Paulo Vanzolini e a diversidade da fauna neotropical

Paulo Vanzolini and the diversity of the Neotropical fauna.

Francisca C. do Val[1]

1
Profa. Colaboradora do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva do Instituto de Biociências da USP. Livre-docente em Genética, Evolução, USP (1993), Museu de Zoologia da USP (1967 – 2005).

Já me acostumei... com dia a dia
em vez de vida inteira,
relógio em vez de retrato na cabeceira...
"Cara limpa", P. E. Vanzolini

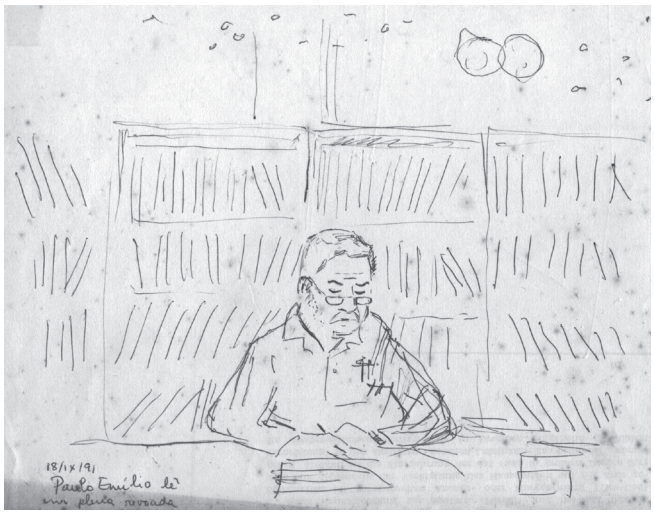


Figura 1
Paulo Emílio lê em plena revoada.
Desenho em caneta esferográfica sobre papel sulfite.
F.C. do Val, 18. ix. 91.

A famosa frase do Lord Kelvin - "Você não sabe sobre o que está falando, a menos que tenha medido" - poderia ter inspirado o zoólogo Paulo Emílio Vanzolini. Metódico, disciplinado, Vanzolini costumava dizer que sua trincheira era a linha reta. Ainda menino, traçou sua meta e dela não se afastou durante as seis décadas de sua vida acadêmica, medindo répteis e contando escamas ao microscópio. Sua disciplina permitiu que, além de pesquisador e professor, ele exercesse uma função administrativa, a de diretor do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, entre 1963 e 1994. Assim foi que o conheci, por recomendação de meu pai, que fora seu amigo de noitadas,

nos anos de juventude. Na década de 60, o Professor Vanzolini oferecia cursos aos sábados no museu; ensinava Zoogeografia, Estatística, Sistemática e Evolução. Aderiu com entusiasmo ao programa da pós-graduação no Instituto de Biociências da USP estabelecido em 1970, com base nos padrões americanos, após a reforma universitária durante o regime militar. Formou um grande número de doutores e mestres. Ministrava aulas somente no primeiro semestre letivo, reservando o segundo semestre para as viagens de coleta de campo. Sua paixão foi sempre estudar para entender a complexidade da biota neotropical, em especial o padrão de distribuição das espécies de lagartos sul-americanos.

Muito já foi escrito sobre a contribuição de Vanzolini à ciência brasileira, mas não é demais repetir que ele modernizou os estudos de zoologia com o enfoque evolutivo e populacional que adotou. Nutria certo desprezo por colegas, principalmente por entomólogos que ainda pensavam estudos e coleções científicas como "coleções de selos", em busca de espécies novas a serem descritas. Vanzolini ampliou significantemente as coleções do museu, coletando séries para amostrar e entender a variabilidade dentro de populações e entre populações diferentes. O aprendizado durante o doutorado em Harvard, que incluiu a convivência com pesquisadores brilhantes, permitiu que ele combinasse, em seus trabalhos, o enfoque da genética de populações ao da sistemática evolutiva.

Uma escolha importante de Vanzolini foi trabalhar exclusivamente com a fauna brasileira e com equipamento simples para não depender de importações de insumos estrangeiros. Com a chegada dos computadores, frequentei com ele um curso de programação em "Fortran IV", no Instituto de Física (USP), pois ele acreditava que não era confiável usar programas prontos, ou "pacotes" que não tivessem sido desenvolvidos pelo próprio pesquisador. Ele acompanhou as mudanças e a simplificação das "linguagens" eletrônicas e criou seus próprios programas. Trabalhou com estatísticas de variáveis discretas e contínuas, ou seja, contagens de características morfológicas e medidas dos animais. No caso

da interpretação de medidas, preferia usar análises de regressão em detrimento das análises multivariadas, utilizadas por muitos, mas com resultados pouco informativos, segundo Vanzolini. Ao lado das viagens e observações de campo, as análises estatísticas foram ferramentas essenciais para o entendimento da variabilidade dentro e entre populações, como a diferenciação de subespécies, também chamadas de raças geográficas, ou simplesmente raças, da fauna herpetológica da América do Sul.

A constatação de áreas de "refúgio" como parte dos trabalhos de Vanzolini, apesar da importância para a zoologia e da repercussão internacional, foi interpretada de forma equivocada tanto por pesquisadores como em artigos de divulgação que o incomodaram até o final da vida. Ele tentou esclarecer seu ponto de vista em entrevistas e publicações, mas não foi bem compreendido.

Um aspecto importante da perspectiva dos refúgios foi a substituição da crença na estabilidade climática e ambiental das florestas Amazônica e Atlântica pela dinâmica da alternância de ciclos climáticos relativamente recentes no tempo geológico, para justificar a riqueza de espécies da fauna e da flora dessas florestas tropicais (Simpson e Haffer, 1978). Outro fato importante foi ter despertado o interesse de especialistas de várias áreas do conhecimento, inclusive de pesquisadores do hemisfério norte, pelo continente sul-americano e a região Neotropical. Isso resultou em inúmeros projetos de pesquisa, coleta de dados, acúmulo de informações e discussões em simpósios.

Vanzolini (1967) comentou que a relevância dos paleoclimas não havia sido cogitada entre os zoólogos até poucos anos antes daquele Simpósio sobre a Biota Amazônica, em Manaus (fevereiro de 1966). Havia pouca informação disponível e acreditava-se na lentidão das mudanças climáticas, e mesmo na importância relativa do clima na faixa intertropical. Entretanto, evidências geomorfológicas, arqueológicas e do estudo de pólens fósseis do Quaternário haviam sido acumuladas mais recentemente. Vanzolini entendeu as implicações para distribuição atual da fauna, que resultavam das novas

evidências de que grandes áreas florestadas, como no oeste do estado do Paraná e na Serra do Mar (Mata Atlântica), haviam se tornado áreas áridas, sem as matas, havia poucos milhares de anos. Ele escreveu que, na Serra do Mar, haviam sido encontradas evidências da persistência de "**refúgios** florestados", certamente semelhantes aos "brejos" de altitude das caatingas. Ficou claro que durante o Terciário superior e o Quaternário haviam ocorrido vários ciclos semelhantes. Vanzolini concluiu então não ser mais necessário evocar uma grande quantidade de "especiação ecológica" para explicar a complexidade da fauna em extensas áreas atualmente homogêneas, onde convive um grande número de espécies filogeneticamente próximas em simpatria (Vanzolini, 1967).

Tais refúgios, ou ilhas de matas durante períodos de clima mais frio e seco do Quaternário na América do Sul, foram detectados por geógrafos e geólogos, em meados do século XX. Entretanto, já haviam sido associados à diferenciação da biota na região Holártica. Vanzolini (1981) não cansou de repetir que a proposta de refúgios não era original, mas foi usada por ele, de acordo com o que já havia sido discutido.

De grande valor didático foi a publicação, em português, de um fascículo da "Série de Teses e Monografias" do Instituto de Geografia (Vanzolini, 1970, reeditado em 2010), onde Vanzolini resumiu em palavras e ilustrou as possíveis etapas na formação de novas espécies, e a importância do isolamento geográfico de acordo com modelo de "especiação geográfica" (Mayr, 1942, 1963). Uma população inicial é subdividida em áreas distintas, separadas por barreiras ecológicas, onde as subpopulações sofrerão acúmulo de divergências genéticas. No segundo momento, a barreira desaparece e as subpopulações voltam a se encontrar e, se ainda forem compatíveis, poderá haver a fusão total dos conjuntos em uma só população, ou uma fusão parcial ocorrendo em uma faixa de fusão ou zona de hibridização que separa duas novas subespécies. Por outro lado, se as subpopulações forem incompatíveis, ou seja, já diferenciadas como novas espécies, ao se

encontrarem poderão simplesmente conviver em simpatria secundária, sofrer extinção, ou tornarem-se parapátricas. O modelo dos refúgios é, portanto, um modelo de alopatria e de especiação geográfica, com todas as limitações inerentes. Como expressou Vanzolini (1981), obviamente os refúgios podem não ter aplicação universal, e seu uso deveria ser restrito às espécies com rígida fidelidade ecológica, que sofreram diferenciação em passado recente.

Em 1979, o botânico inglês Ghillean T. Prance coordenou um simpósio internacional na Venezuela para discutir a "Diversificação biológica nos trópicos", e a "teoria dos refúgios" foi escolhida como tema central devido à sua influência entre biogeógrafos. O foco do simpósio foi o conjunto das discussões sobre os refúgios de florestas em terras baixas da Amazônia durante os últimos dois milhões de anos. Prance (1982) justificou que muito já havia sido escrito sobre a importância de períodos anteriores (Terciário), e que era novidade o reconhecimento da importância de períodos mais recentes da escala geológica (Pleistoceno). Segundo ele, a "teoria dos refúgios" fora claramente proposta pela primeira vez por Jürgen Haffer (1969). O artigo de Haffer, publicado na revista *Science,* obviamente teve maior impacto do que qualquer artigo em revista brasileira da época. Vanzolini[2] comentou seu misto de frustração e entusiasmo ao receber o pedido para revisar para publicação o trabalho de Haffer, geólogo e ornitólogo amador. Na ocasião, Vanzolini e Ernest Williams, colega de Harvard, colaboravam na compilação e interpretação de dados do estudo de um lagarto relativamente abundante, com distribuição numa ampla área geográfica da Amazônia, o *Anolis chrysolepis* (Vanzolini, Williams, 1970). A decisão de trabalhar com espécies comuns, ou seja, não raras, foi muito importante na perspectiva de Vanzolini. Os três autores, Haffer, Vanzolini e Williams discutiram áreas de refúgio em terras altas (topos de morros) na periferia da bacia Amazônica.

Prance (1982) reiterou, por sua vez, que as flutuações climáticas durante o Pleistoceno, com períodos de glaciação alternados com períodos mais quentes, já descritos para regiões de clima

2
"Ver Vazolini por Vanzolini" (página 182).

temperado, também teriam afetado as faixas tropicais na África e no continente americano. Eventos do Pleistoceno certamente não podem ser isolados da história antiga da região, e seria um erro tentar explicar todos os padrões de distribuição tendo em vista apenas eventos recentes ou as mudanças de vegetação. Prance também comentou que savanas e cerrados que ocuparam áreas mais extensas no passado, hoje são fragmentos ou ilhas isoladas na Amazônia e podem ser refúgios para organismos que dependem mais de sol e do calor. Padrões semelhantes emergiram de muitos estudos, mas seria necessária uma investigação cuidadosa para discernir as causas destas semelhanças e das diferenças. As diferenças geralmente refletiam respostas diferentes de organismos muito diferentes; não era de se esperar os mesmos padrões de distribuição (congruência) na comparação entre grandes angiospermas, tucanos e insetos, pois a capacidade de dispersão, a duração das gerações e as pressões de seleção, entre outros fatores, eram muito diferentes.

O entendimento dos padrões atuais da distribuição de um grupo de animais deve obrigatoriamente considerar a história dos continentes e das ilhas, além da história da vegetação, do desenvolvimento das biotas e da estrutura do próprio grupo em questão. A região Neotropical do ponto de vista de tectônica de placas é uma região heterogênea. A América do Sul foi parte da Gondwana até os limites entre o Jurássico e o Cretáceo, depois esteve isolada durante quase todo o Terciário e conectada finalmente à América Central no fim do Plioceno. O México e o sul da América do Norte foram parte da Laurásia. A região do Caribe tomou sua configuração moderna durante o Cenozóico. Não se pode esquecer que as mudanças do nível do mar e o soerguimento dos Andes também influenciaram toda a história da composição atual da fauna e da flora locais.

Haffer esteve no Brasil diversas vezes para examinar material ornitológico. Ele e Vanzolini tornaram-se amigos, compartilharam longas horas estudando mapas e conversando na diretoria do Museu de Zoologia da USP. Além das preciosas coleções de animais preservados a seco ou em via úmida

(álcool ou formol), Vanzolini investiu esforços, tempo e dinheiro na organização de uma biblioteca herpetológica e em sua mapoteca, doadas posteriormente ao museu. Colecionou também livros com relatos de viajantes, incluídos num setor especial da biblioteca do museu.

Vanzolini (1981) não considerava o estudo de refúgios uma "teoria", nem mesmo um "modelo", que apenas corroborava o "modelo ortodóxico" de especiação por isolamento geográfico. Um modelo (com ou sem refúgios) não pode explicar todos os casos de especiação e não exclui a validade de outros. Já como hipótese, os refúgios foram amplamente confirmados por dois conjuntos de dados independentes, dados geológicos, geomorfológicos e palinológicos, e dados de estudos da fauna e da flora recentes (d'Horta et al. 2011).

Também em relação à "Teoria da Evolução" verifica-se certa confusão, pois após mais de um século e meio de evidências reunidas em estudos de genética, e da compreensão dos diversos componentes nos níveis macromoleculares, químicos e físicos dos organismos, graças ao contínuo avanço tecnológico, ela deixou de ser uma mera hipótese.

Eventualmente, a autoria da proposta de refúgios para a interpretação de padrões da distribuição atual das faunas de aves e lagartos da Amazônia foi atribuída de forma equivocada ao geógrafo e grande amigo de Vanzolini, Aziz Nácib Ab'Saber. É certo que Vanzolini aprendeu muito com o Professsor Aziz, nunca deixou de agradecê-lo e de citá-lo nas publicações, mas Aziz, de fato, nunca estudou lagartos.

Quanto a uma das questões centrais da discussão, se os refúgios podem ou não ser associados ao aumento do número de espécies (cladogênese) nas matas neotropicais, será preciso considerar fatores de outra natureza, além dos aspectos geográficos. É consenso entre biólogos, inclusive geneticistas, que os principais fatores envolvidos tanto em processos de cladogênese como nos de anagênese (evolução filética) sejam: mutação, recombinação, seleção e deriva genética. Entretanto, no caso de especiação,

fatores demográficos (tamanho da população) e geográficos também são importantes (Carson, 1985).

Carson (1985) comentou que evolução entendida como "herança com modificações" pode resultar tanto em adaptações como em novas espécies. O surgimento de adaptações em populações é bem compreendido; a seleção natural atua sobre o conjunto gênico de diversos indivíduos tendendo a maximizar as probabilidades de reprodução e de sobrevivência que, em conjunto, são expressas como o valor adaptativo da população submetida a certas condições ambientais. Quando a subdivisão de uma antiga população ocorre de forma mais ou menos permanente, adaptação é apenas uma parte do que acontece, ou uma das possibilidades. Adaptação envolve eventos genéticos intrapopulacionais e evolução filética, ao passo que, na especiação, pelo menos na etapa inicial, é essencial a subdivisão da população, conforme se observa na grande maioria dos casos bem estudados. Assim, na especiação estão envolvidos fatores demográficos e geográficos associados a novas respostas adaptativas. É possível, também, que as características que servem para o isolamento reprodutivo entre populações isoladas sejam meramente associadas de forma incidental ao processo adaptativo, ou seja, são resultantes do processo de deriva genética. Contrariando a visão de muitos zoólogos, a coesão do conjunto gênico das espécies não é seriamente ameaçado por hibridizações interespecíficas (Carson, 1985).

Devido à grande complexidade do genoma dos organismos bissexuados, muito autores acreditam que a dificuldade no entendimento da especiação também resulte das evidências de que cada evento é único e diferente, ou seja, de que cada caso seria um caso, e as tentativas de generalização esbarrariam nas particularidades (Bush, 1982). Sene (2010) também resumiu as mesmas ideias em seu livro *"Cada caso é um caso... puro acaso"*.

Assim, exceto em clones e gêmeos univitelinos, não existem dois indivíduos geneticamente iguais. A regra geral entre animais e plantas é que as mudanças hereditárias (mutações e recombinações gênicas) ocorrem na passagem de cada geração

para a seguinte, entre todas as gerações. Em populações subdivididas no espaço, mesmo os ambientes sendo idênticos, ocorre diferenciação devido à deriva genética (efeito aleatório de amostragem). Entretanto, nos casos de fragmentação de território, é preciso distinguir entre a separação em grande escala, dos efeitos de gargalo resultantes da redução do tamanho da população *in situ*, do "efeito de fundação" e da deriva genética (Val, 1988). A diferenciação geográfica de lagartos bem estudados por Vanzolini, em *Drosophila paulistorum* e em drosófilas havaianas, e a importância dos cenários de provável redução do tamanho das populações em refúgios do Quaternário foi discutida durante o simpósio sobre o "efeito de fundação", realizado em Honolulu, em 1985 (Val, 1988).

Até o presente, permanece a grande lacuna apontada por Lewontin (1974) entre a descrição do processo de especiação em termos gerais e uma teoria quantitativa em termos de frequências genotípicas. Apesar do grande avanço da biologia molecular, ainda não se sabe que porcentagem do genoma estaria envolvida nas primeiras etapas da divergência entre populações. Uma das principais dificuldades é a rara possibilidade de se detectar as mudanças no início das divergências, que Lewontin chamou de especiação em "flagrante delito". Trabalha-se, em geral, com espécies já bem diferenciadas, quando as populações separadas já sofreram evolução filética posteriormente. Fica difícil, portanto, discernir entre as causas e as características que surgem como consequência da diferenciação.

De acordo com Nicolis (1995), a grande maioria dos fenômenos naturais não é bem descrita por sistemas lineares de simples proporcionalidade. A descrição de fenômenos complexos, como os de mudanças evolutivas ou de cladogênese, deve ser feita por meio de leis apropriadas aos sistemas não lineares. Em sistemas lineares, o resultado de duas ações diferentes, quando combinadas, corresponde ao efeito somado das duas ações. Porém, em sistemas não lineares como são os genomas, a combinação de duas ações ou de dois elementos pode resultar em efeitos completamente diferentes da somatória,

refletindo a cooperação ou o antagonismo entre os elementos, como no caso de epistasia.

O enfoque predominantemente espacial (e linear) no entendimento da evolução dos organismos talvez esteja impedindo a percepção de aspectos essenciais na organização dos seres vivos, como a diferenciação temporal (Menna-Barreto, 2003). Para discutir a origem das espécies ou tentar entender os diversos aspectos que compõem o processo de especiação, seria preciso entender bem o que seja uma espécie em toda sua complexidade, desde sua estrutura molecular, citológica, morfológica, à plasticidade fenotípica, à fisiologia, genética, ritmos endógenos e comportamentos entre tantos outros aspectos, e em toda a área geográfica de sua ocorrência. Entretanto, somente um número relativamente pequeno de plantas e de animais chamados de organismos modelos é bem conhecido (Val, 2003).

Por outro lado, o estudo de animais e de plantas durante os últimos séculos permitiu a compreensão de alguns processos básicos e mecanismos, que se acredita terem permeado a história desses organismos no planeta, desde sua origem até o presente. Desembaraçar a somatória de fatores e atores para entender e explicar um cenário atual, requer muita informação, lógica, intuição, bom senso, esforço, capacidade e persistência além de sorte, que às vezes pode significar "acaso".

Concordar ou discordar de evidências e de premissas na reconstrução imaginária ou virtual de cenários ecológicos passados invariavelmente envolve especulações e a experiência de cada pesquisador. Há quem veja mistério em tudo na natureza, há os que inventam novos termos para dizer a mesma coisa, ou discordam de tudo para chamar a atenção dos outros. Felizmente há os que conseguem simplificar e acertam, deixando de lado os detalhes para tratar das questões de primeira ordem, as essenciais. Vanzolini acertou, deixando de lado as especificidades da composição florística das matas, e pensou em formações abertas ou fechadas, que para seus lagartos significavam sol ou sombra. Acertou também ao resumir que "cada homem para si mesmo é o maior e quer respeito".

Uma escolha certamente idealista de Paulo Vanzolini foi a de publicar em inglês, bons trabalhos em revistas brasileiras, para criar massa crítica e incentivar a pesquisa científica no país. A maior parte de seus artigos foi publicada em *Papéis Avulsos de Zoologia*, uma das duas revistas do Museu de Zoologia.

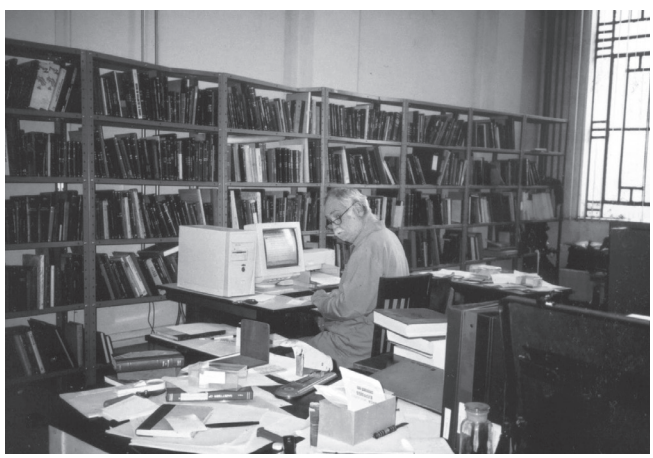
Atualmente, mesmo nossas instituições de fomento avaliam que uma publicação em revista estrangeira seja mais valiosa do que se for publicada no Brasil. Sem dúvida, todos os resultados de pesquisas devem ser publicados, entretanto, depois do advento da lamentável política do "Publish or perish", instalou-se o critério quantitativo em detrimento da qualidade das publicações. Surgiu então a prática de subdividir um trabalho em vários artigos para aumentar o número total de publicações de um dado autor. Os professores passaram a assinar os trabalhos de seus orientados, afinal a orientação não deixa de ser um tipo de coautoria. Vanzolini não aprovou essa modernização, nem a coautoria de membros de um laboratório inteiro na publicação de apenas um detalhe de uma pesquisa mais extensa. Posteriormente, surgiu o índice de citações como um critério para avaliar a importância de uma publicação, mas que permite a camaradagem desonesta de alguns cientistas: você cita meu artigo e eu retribuo citando o seu, que citou o meu. Outra desilusão de Vanzolini foi constatar a prática estimulada talvez por revisores, talvez em concursos, ou ainda pela preguiça ou pela má formação dos alunos de não consultarem a literatura original a respeito de um assunto, considerando prioritária a citação de artigos mais recentes, onde muitas vezes a bibliografia foi simplesmente copiada do autor antecessor, que também copiara do anterior, sem conferir os originais. Detecta-se facilmente essa prática, quando é constatada a perpetuação de erros. Vanzolini (1967) também criticou a publicação de listas de espécies com as respectivas localidades de ocorrência, ainda em voga no presente, sem nenhuma contribuição original feita pelo compilador de dados secundários.

Uma das últimas satisfações de Vanzolini foi ter acompanhado o trabalho de biogeografia de aves

da região Neotropical com ênfase na Mata Atlântica, tese de doutorado de Fernando d'Horta, orientado por Cristina Yumi Miyaki. Na publicação de parte da tese (d'Horta *et al*; 2011) Fernando e seus colaboradores examinaram o caso da espécie politípica *Sclerus scanson* em linhagens com distribuição ao longo da Mata Atlântica. Fernando é filho de artistas, é neto de um grande amigo de Vanzolini, Arnaldo Pedroso d´Horta, jornalista, artista plástico e nosso companheiro de viagens.

Depoimento por Cristina Yumi Miyaki[3]

A hipótese dos refúgios florestais tem sido muito útil em estudos de caracterização da biodiversidade, em especial, de biogeografia histórica, que tem como objetivo caracterizar e compreender como foi gerada a distribuição geográfica dos organismos. Os estudos de biogeografia histórica expandiram-se bastante com o relativamente recente desenvolvimento de metodologias que permitem acessar informações genéticas dos organismos. Além da caracterização da distribuição espacial da diversidade genética, como é possível modelar como a molécula de DNA evolui, podemos estimar quando determinados eventos ocorreram, por exemplo, divergências entre grupos, expansão demográfica. Nesse contexto, a hipótese dos refúgios tem sido bastante discutida e utilizada, tanto para explicar os padrões encontrados quanto como hipótese inicial de trabalho.



Fotografia 1
Vanzolini surpreendido ao computador em sua sala no Museu de Zoologia.
Foto: F.C. do Val, Agosto, 2002.

3 Departamento de Genética e Biologia Evolutiva Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Assim como qualquer hipótese científica, a hipótese dos refúgios foi refutada por alguns conjuntos de dados empíricos, enquanto outros dados não a rejeitaram. Isso reflete a complexidade e a beleza da evolução biológica.

Agradecimentos

Agradeço as correções e sugestões feitas por Dione Seripierri, Carlos R. Vilela, Cristina Y. Miyaki, Sergio R. Matioli e Silvia Sterling; as conversas com Fábio de M. Sene e Fernando M. d'Horta. Pela minha formação científica, agradeço aos orientadores Paulo E. Vanzolini e Hampton L. Carson.

Referências

Bush GL. What We Really Know About Speciation. *In*: Mielkman, R. (org.), *Perspectives of Evolution*. Sunderland: Mass./Sinauer Ass, 1982:119-128.

Carson HL. Unification of Speciation Theory in Plants and Animals. *Systematic Botany*. 1985, 10(4): 380-390.

d'Horta FM, Cavonne GS, Meyer D, Miyake CY. The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. *Molecular Ecology*. 2011, n(20): 1923-1935.

Haffer J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*. 1969, n(165) v(3889): 131-137.

Lewontin RC. *The genetic basis of evolutionary changes*. New York: Columbia University Press, 1974. (Columbia biological Series no. 25).

Mayr E. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press, 1942.

_____. *Animal species and evolution*. Cambridge: Mass./The Belknap Press of Harvard University Press, 1963.

Menna-Barreto L. O Tempo na biologia. In: Marques N, Menna-Barreto L. (Eds.) *Cronobiologia: princípios e aplicações*, 3. ed. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 2003: 25-29.

Nicolis G. *Introduction to nonlinear science*. Cambridge: United Kingdom/Cambridge University Press, 1995.

Prance GT. The refuge theory; introduction. In: Prance GT. (Ed) *Biological Diversification in the Tropics, Proceedings of the International Symposium of the Association for Tropical Biology*. New York: Columbia University Press, 1982: 3-5.

Simpson BB, Haffer J. Speciation Patterns in the Amazonian Forest Biota. *Annual Review Ecology and Systematic*. 1978, n(9): 318-497.

Sene FM. *Cada caso, um caso... Puro acaso: Os processos de evolução biológica dos seres vivos*. Ribeirão Preto (SP): Sociedade Brasileira de Genética, 2009.

Val FC. Speciation in the Neotropics and the Founder Principle, *Pacific Science*. 1988, v(42)n(1-2): 105-113.

_____. O tempo no estudo de evolução. In: Marques N, Menna-Barreto L. (Eds.) *Cronobiologia: princípios e aplicações*, 3. ed. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 2003: 281-295.

Vanzolini PE. Problems and programs in Amazonian zoology. *In: Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*. Zoologia. Rio de Janeiro: Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq). 1967, v(5): 5-95.

_____. *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. São Paulo: Inst. Geogr. USP, 1970 (Ser. Monografias e Teses 5).

_____. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo. 1981, v(34)n(19): 189-204.

_____. *Evolução ao nível de espécie: répteis da América do Sul*. Bartorelli A, Lisboa Matesso-Neto MAL, Seripierri D. (Orgs.). São Paulo: Beca, 2010.

_____, Williams EE. 1970. South American anoles: the geographic differenciation of the *Anolis chrysolepsis* species group (Sauria, Iguanidae), *Arquivos de Zoologia,* São Paulo, 1970 v(19) n(1-4): 1-298.