

## Capítulo 6

# DOMESTICAÇÃO DE PAISAGENS E PLANTAS AMAZÔNICAS - A INTERAÇÃO DE ETNOBOTÂNICA, GENÉTICA MOLECULAR E ARQUEOLOGIA

CHARLES R. CLEMENT

Coordenação de Pesquisas em Ciências Agrônomicas  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA

cclement@inpa.gov.br

### Introdução

A interação entre a etnobotânica e a arqueologia tem uma história respeitável, desde quando Alphonse de Candolle (1882) afirmou que essas disciplinas possuem uma sinergia natural para ajudar a decifrar a origem de agricultura e de plantas cultivadas. Recentemente, a disciplina de biologia molecular, especialmente a genética molecular, tem oferecido novas possibilidades para uma interação sinérgica ainda mais interessante (Smith 2001). As técnicas de biologia molecular, especialmente a análise de isoenzimas e de ADN, permitem análises genéticas da filogenia de populações de plantas de interesse humano, o campo da etnobotânica. Análises filogenéticas permitem examinar a história da domesticação e dispersão de populações de plantas, bem como identificar o(s) centro(s) de origem das plantas cultivadas, todos assuntos de muito interesse na arqueologia.

A sinergia entre estas três disciplinas é especialmente forte em Mesoamerica (Smith 2001), onde a etnobotânica, a arqueologia e a genética molecular ajudaram a decifrar a origem e domesticação de abóbora (*Cucurbita pepo*) (Sanjur et al. 2002), milho (*Zea mays*) (Matsuoka et al. 2002), e feijão (*Phaseolus vulgaris*) (Papa & Gepts 2003), o tripé de produção de alimentos naquela região. As épocas em que os eventos iniciais de domesticação ocorreram estão sendo reavaliadas com a técnica de espectrometria de massa acelerada (e.g., Piperno & Flannery 2001). Os camponeses em Mesoamerica mostram como populações humanas tradicionais praticam a seleção e propagação que resultam na domesticação de populações de plantas (e.g., Casas et al. 1997; Cleveland et al. 2000, Louette 2000, Gonzalez-Soberanis & Casas 2004). Este conjunto de informações permite uma maior compreensão das adaptações humanas a seu meio que levaram à produção de alimentos.

Na Amazônia, a síntese de Piperno & Pearsall (1998) é o estado-da-arte e integra a informação acumulada ao longo do século passado, bem como examina as hipóteses do século sobre as origens da agricultura e a capacidade de carga da região. Desde esta

síntese, algumas novidades merecem destaque. Uma síntese da informação paleoecológica sugeriu onde os principais biomas amazônicos foram localizados no final do Pleistoceno e início do Holoceno (Harnmen & Hooghiemstra 2000), que é essencial para examinar a origem de plantas domesticadas. Uma hipótese sobre os recursos genéticos de plantas cultivadas e sua biogeografia na época da conquista (Clement 1999ab) sugeriu o tamanho do esforço de domesticação realizado desde os primórdios da transição até a produção de alimentos e os dias atuais. Uma hipótese sobre a origem de mandioca (*Manihot esculenta*) (Olsen & Schall 1999, 2001) —a base energética da maioria da produção de alimentos na Amazônia— e outra sobre a origem da pupunha (*Bactris gasipaes*) (Rodrigues et al. 2004) —a palmeira frutífera mais importante domesticada nos Neotrópicos— sugeriram o sudoeste da região como centro de domesticação destas duas espécies. Uma análise das técnicas e ferramentas usadas para manipular a paisagem sugeriu que os sistemas de produção de alimentos desenvolvidos na região foram sofisticados (Denevan 2001). Um estado-da-arte (Lehmann et al. 2003) sobre terra preta de índio —um solo de origem antropogênica— sugeriu que 5 a 10% da Amazônia foi modificado pelas práticas que resultaram em terra preta e terra mulata (Kern et al. 2003) —que deve ser adicionado aos 10 a 12% modificado para criar florestas antropogênicas (Balée 1989), embora possa haver um certo grau de sobreposição entre estes dois tipos de artefatos humanos (Clement et al. 2003).

Este ensaio define dois tipos de domesticação, a da paisagem e a de populações de plantas, bem como apresenta uma síntese das idéias sobre a distribuição de biomas amazônicos entre final do Pleistoceno e meados do Holoceno, e suas implicações para a arqueologia. Finalmente apresenta um resumo das novas hipóteses sobre a origem da mandioca e da pupunha como cultivos, que permitirão aos etnobotânicos, arqueólogos e geneticistas moleculares examinar e ampliar essas hipóteses em conjunto.

## A Domesticação de Paisagens

*Homo sapiens* tem transformado paisagens em todo o mundo desde que apareceu na África na sua forma moderna há 100 mil anos (Templeton 2002), principalmente com o uso de fogo, que também foi usado antes por *Homo erectus* (Pyne 1998). Usarei a seguinte definição para a domesticação de paisagens: um processo inconsciente e consciente de manipulação de componentes da paisagem que resulta em mudanças na demografia de suas populações de plantas e animais, fazendo a paisagem mais produtiva e segura para humanos (Clement 1999a). Embora a domesticação da paisagem seja um processo, vale distinguir algumas categorias ao longo do contínuo: promovida, manejada, cultivada. As ferramentas usadas foram os pés, as mãos, o fogo, e ferramentas fabricadas de madeira (especialmente palmeiras), ossos, pedra e, finalmente, metais.

Na promoção da paisagem, o fogo foi usado para reduzir a densidade da vegetação para posteriormente renová-la. Outras ferramentas foram usadas para limpeza ao redor de

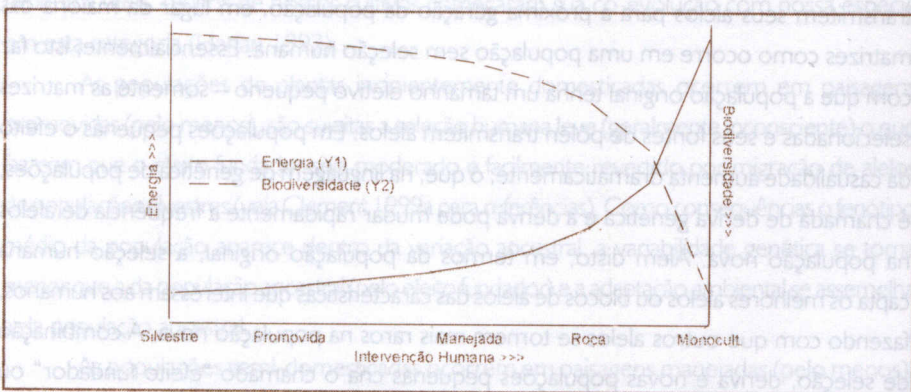
recursos preferidos. As consequências destas ações foram a expansão de zonas de transição ecológica, a atração de caça e o favorecimento da reprodução de indivíduos de espécies desejáveis (veja Clement 1999a para referências). Como Rindos (1984) demonstrou, essa promoção pode causar mudanças importantes nas populações de plantas que ocupam a paisagem, aumentando a disponibilidade de recursos e preparando o caminho para a domesticação das plantas. Lentz (2000) ampliou esta discussão com exemplos específicos dos Neotrópicos.

No manejo da paisagem, as atividades anteriores continuam, agora complementadas com a semeadura e transplante de espécies desejáveis e o uso de adubos. As consequências são como no caso da promoção, e ainda uma maior densidade de espécies desejáveis e maior produtividade de estas espécies (veja Clement 1999a para referências). Peters (2000) ampliou a discussão sobre manejo de espécies arbóreas com exemplos da Amazônia e Mesoamérica.

Na domesticação de paisagens a categoria mais intensiva é o cultivo na paisagem. O cultivo começa com a remoção da vegetação original (quase sempre com apoio do fogo) e continua com a lavra da terra para semeadura e transplante, e conta com o uso de adubos, irrigação etc. Este processo cria agroecossistemas temporários com maior produtividade das espécies cultivadas e voluntárias desejáveis (veja Clement 1999a para referências). Uma consequência é que o sedentarismo é quase obrigatório, pois o agroecossistema requer muito esforço para ser mantido. As terras pretas e mulatas da Amazônia são as consequências desta categoria, as terras mulatas nas áreas agrícolas e as terras pretas nas áreas habitadas (Erickson 2003).

Duas tendências merecem destaque ao longo do contínuo: a energia necessária aumenta continuamente (Harris 1989) e a biodiversidade não usada pelos humanos diminui continuamente nas paisagens domesticadas (Figura 1). Como corolário ao aumento de

Figura 1



Duas tendências importantes ao longo do contínuo de domesticação de paisagens. A energia necessária para fazer e manter as intervenções aumenta gradualmente de promoção até manejo e rapidamente de cultivo das roças até a agricultura moderna. A presença de biodiversidade nas paisagens domesticadas diminui a medida que a energia investida aumenta

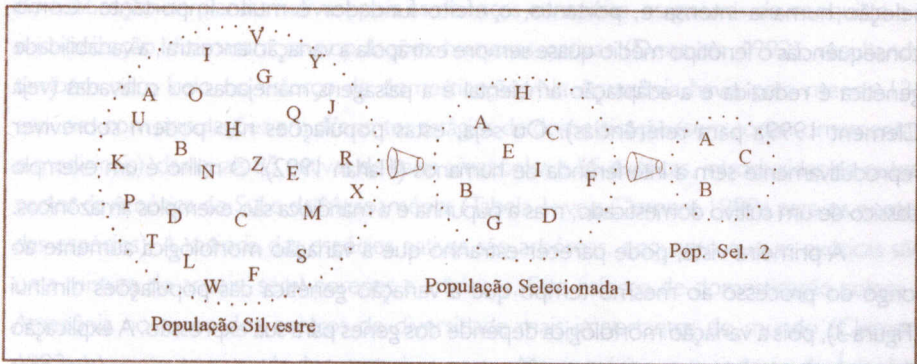
energia, o conhecimento necessário aumenta também. Na arqueologia, o aumento de energia usada é evidente na forma de aumento na frequência de fogo, a presença de ferramentas fabricadas e, finalmente, um aumento no número de sítios arqueológicos de tamanho cada vez maior. O aumento de conhecimento e a diminuição da biodiversidade são inferências derivadas de pesquisas modernas, pois não são facilmente detectados nos sítios arqueológicos, exceto em termos de ferramentas cada vez mais sofisticadas. Como mencionado na introdução, a área modificada ao longo do contínuo é significativa: 10 a 12% de florestas antropogênicas (Balée 1989) e 5 a 10% de solos antropogênicos (Kern et al. 2003).

## **A Domesticação de Plantas**

Ao mesmo tempo que humanos domesticaram paisagens, geralmente de forma intencional, também começaram a domesticar populações de plantas, inicialmente de forma inconsciente e finalmente de forma consciente (Darwin 1859, Rindos 1984, Zohary 2004). Usarei a seguinte definição para a domesticação de plantas: um processo co-evolucionário em que a seleção humana nos fenótipos de plantas em populações promovidas, manejadas ou cultivadas muda as frequências genotípicas das populações, tornando as plantas mais úteis e melhor adaptadas à intervenção humana na paisagem (Clement 1999a). Como no caso de domesticação de paisagens, algumas categorias ao longo do contínuo podem ser destacadas: incidentalmente co-evoluída, incipientemente domesticada, semi-domesticada, domesticada. As "ferramentas" usadas são a seleção (baseada nas preferências das pessoas) e a propagação (amplamente definida como qualquer prática que aumenta a probabilidade de reprodução das progênes da matriz selecionada). A propagação está intimamente relacionada com as técnicas usadas na domesticação de paisagens.

Uma das características da seleção é que somente uma ou algumas poucas matrizes transmitem seus alelos para a próxima geração da população, em lugar da maioria das matrizes como ocorre em uma população sem seleção humana. Essencialmente, isto faz com que a população original tenha um tamanho efetivo pequeno – somente as matrizes selecionadas e seus fontes de pólen transmitem alelos. Em populações pequenas o efeito da casualidade aumenta dramaticamente, o que, na linguagem de genética de populações, é chamada de deriva genética e a deriva pode mudar rapidamente a frequência de alelos na população nova. Além disto, em termos da população original, a seleção humana capta os melhores alelos ou blocos de alelos das características que interessam aos humanos, fazendo com que outros alelos se tornem mais raros na população nova. A combinação de seleção, deriva e novas populações pequenas cria o chamado "efeito fundador" ou "colo de botelho" (Figura 2) e, quando tratando da primeira vez que uma planta vai ser selecionada e cultivada, é chamado de "evento fundador". Este efeito explica porque as populações domesticadas apresentam menor variabilidade genética que as populações silvestres que lhes deram origem (Doebly 1989). Atualmente, o evento fundador de

Figura 2



Um modelo do efeito fundador no início do processo de domesticação. Observe que o primeiro evento fundador reduz dramaticamente o número de alelos diferentes presentes na nova população e que o segundo ciclo de seleção reduz este número ainda mais.

diversas espécies está sendo estudado intensivamente com técnicas de genética molecular. Um estudo recente em milho sugere que apenas 20 plantas de milho silvestre (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) deram origem ao milho cultivado (*Zea mays* ssp. *mays*), hoje um dos cultivos mais diversos morfológicamente (Tenaillon et al. 2004).

As populações de plantas que são incidentalmente co-evoluídas com humanos são chamadas de ervas daninhas pelos agrônomos e voluntárias ou pioneiras pelos ecólogos, pois são adaptadas a ambientes perturbados, inclusive por humanos (veja Clement 1999a para referências). Embora presentes em paisagens domesticadas, são sujeitas a seleção natural, sem seleção humana. Como conseqüências a seleção natural favorece melhor adaptação à paisagem humana e estas plantas estão disponíveis para seleção humana se oferecerem produtos úteis. Muitos de nossos cultivos começaram sua co-evolução com nossa espécie em esta categoria (Harlan 1992).

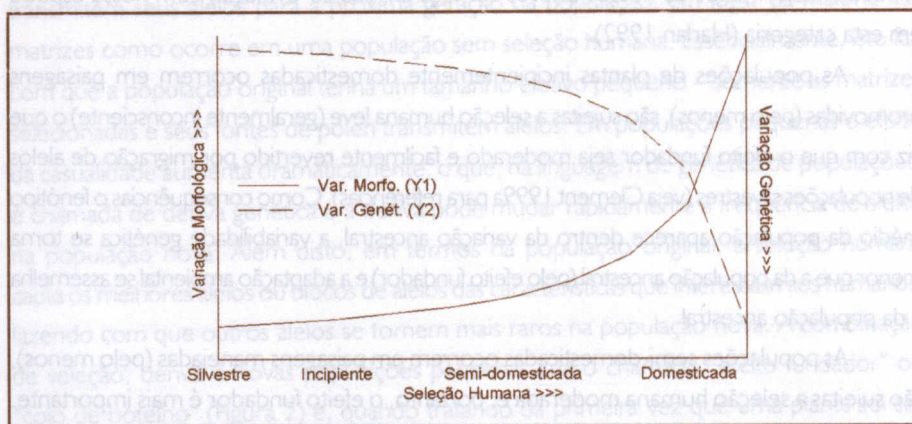
As populações de plantas incipientemente domesticadas ocorrem em paisagens promovidas (pelo menos), são sujeitas a seleção humana leve (geralmente inconsciente) o que faz com que o efeito fundador seja moderado e facilmente revertido por migração de alelos de populações silvestres (veja Clement 1999a para referências). Como conseqüências o fenótipo médio da população aparece dentro da variação ancestral, a variabilidade genética se torna menor que a da população ancestral (pelo efeito fundador) e a adaptação ambiental se assemelha a da população ancestral.

As populações semi-domesticadas ocorrem em paisagens manejadas (pelo menos), são sujeitas a seleção humana moderada e, portanto, o efeito fundador é mais importante. Como conseqüências o fenótipo médio pode extrapolar a variação ancestral mas a variabilidade genética é menor que antes e a adaptação ambiental é reduzida (veja Clement 1999a para referências).

As populações domesticadas ocorrem em paisagens cultivadas, onde são sujeitas a seleção humana intensa e, portanto, o efeito fundador é muito importante. Como consequência o fenótipo médio quase sempre extrapola a variação ancestral, a variabilidade genética é reduzida e a adaptação ambiental é a paisagens manejadas ou cultivadas (veja Clement 1999a para referências). Ou seja, estas populações não podem sobreviver reprodutivamente sem a interferência de humanos (Harlan 1992). O milho é um exemplo clássico de um cultivo domesticado, mas a pupunha e a mandioca são exemplos amazônicos.

A primeira vista, pode parecer estranho que a variação morfológica aumente ao longo do processo ao mesmo tempo que a variação genética das populações diminui (Figura 3), pois a variação morfológica depende dos genes para sua expressão. A explicação é que o número de alelos "melhores" para as características selecionadas aumenta, mas não são alelos idênticos porque são oriundos de seleções feitas por diferentes pessoas com diferentes preferências. Como consequência, o número de alelos melhores aumenta gradativamente nas populações domesticadas. Ao mesmo tempo, as características selecionadas são apenas uma pequena fração de todas as características morfológicas, fisiológicas e genéticas das plantas, e são estas outras características que perdem alelos ao acaso durante os sucessivos colos de botelho. Esta dicotomia também está sendo estudada a nível da genética molecular em milho (Clark et al. 2004), demonstrando que os melhores alelos são sempre conservados para as características selecionadas enquanto que os alelos não selecionados variam normalmente, embora gradativamente diminuindo em número, o que representa a perda de variabilidade genética. O aumento na variação morfológica é visível nos sítios arqueológicos e nos estudos etnobotânicos de plantas vivas, enquanto a perda de variação genética somente é visível com as técnicas de genética molecular.

**Figura 3**



A acumulação de variação morfológica e a perda de variação genética são características do processo de domesticação de populações de plantas

A época da conquista europeia representou o auge do esforço americano de domesticação de plantas nativas, pois as doenças europeias, as guerras de conquista e a missionização dizimaram as populações humanas nativas (Denevan 1992), resultando também num freio no esforço de domesticação. Na Amazônia havia pelo menos 138 espécies com populações em diferentes estágios de domesticação (sem contar ornamentais e medicinais), das quais 83 nativas da bacia amazônica e 55 exóticas, introduzidas de outras partes da América do Sul e da Mesoamérica (Tabela 1; veja Clement 1999a para os nomes das espécies). A maioria das espécies nativas são arbóreas, enquanto que as exóticas são uma mistura de anuais, semi-perenes e arbóreas. Este esforço de domesticação coloca a Amazônia no mapa dos centros de diversidade mais importantes do mundo (Clement 1999a,b), junto com os Andes centrais e norte, Mesoamérica, e o sudeste da Ásia. Isto certamente modificou a capacidade de carga dos ambientes amazônicos, especialmente os ecossistemas antropogênicos, possibilitando populações humanas importantes.

**Tabela 1**

	Incipiente Dom.		Semi-Domesticada		Domesticada	
	Nativas	Exóticas	Nativas	Exóticas	Nativas	Exóticas
Famílias	17	6	21	11	13	19
Gêneros	27	9	22	13	16	26
Espécies	36	9	28	13	19	33
Espécies	45		41		52	

Número de famílias, gêneros e espécies que provavelmente estavam presentes na Amazônia na época da conquista, conforme sua categoria de domesticação (Clement 1999a)

### **A Co-Domesticação de Paisagens e Populações de Plantas**

É evidente que os conceitos de domesticação apresentados se complementam e se interagem, tanto que os povos indígenas não fazem distinção entre estes conceitos (Clement 1999a). No entanto, existem paisagens domesticadas sem plantas domesticadas – pelos Aborígenes de Austrália, por exemplo – e plantas silvestres podem ser cultivadas – sem que mudem seus genótipos (pelo menos inicialmente). Weirsum (1997) apresentou a idéia da co-domesticação de paisagens e de populações de plantas, baseada na arboricultura dos povos nativos de Borneo, Indonésia, e este conceito certamente é que realmente aconteceu ao longo do desenvolvimento de sistemas de produção de alimentos desde o final do Pleistoceno. Em termos de arqueologia, no entanto, a complementaridade é visível inicialmente como a domesticação de paisagens enquanto que a domesticação das plantas é visível mais tarde.

A co-domesticação também é evidente no modelo biológico de domesticação (derivado do melhoramento genético moderno), que tem duas partes (Falconer 1981):

$$\begin{aligned}\hat{\sigma}_p^2 &= \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_E^2 + \hat{\sigma}_{G \times E}^2 \\ R &= \hat{\sigma}_p i h^2\end{aligned}$$

A primeira equação trata de variâncias fenotípicas (P), genéticas (G), ambientais (E) e suas interações (GxE), que são as variações contidas em e enfrentadas por qualquer espécie. Esta é a variabilidade que Darwin (1859) definiu na sua teoria de evolução (embora ele não usou as variâncias especificamente). A segunda equação trata da resposta (R) a seleção (i), o que é condicionada pela variabilidade disponível (agora a raiz quadrada da variância fenotípica -  $\hat{\sigma}_p$ ) e a herdabilidade (a importância relativa de herança dos pais na variância fenotípica de suas progênes). Em termos de nossa discussão, a domesticação da paisagem trata com  $\hat{\sigma}_E^2 + \hat{\sigma}_{G \times E}^2$  e a domesticação de populações de plantas trata com  $\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_{G \times E}^2$ . É evidente, então, que a resposta (R) pode mudar por ambas razões, o que complica a interpretação de restos arqueológicos de plantas. Acredito que é seguro afirmar que mudanças fenotípicas de uma população de uma espécie nativa no início de uma sequência arqueológica sejam devido à domesticação da paisagem e somente mais tarde aos dois tipos de domesticação.

## A Questão do Tempo

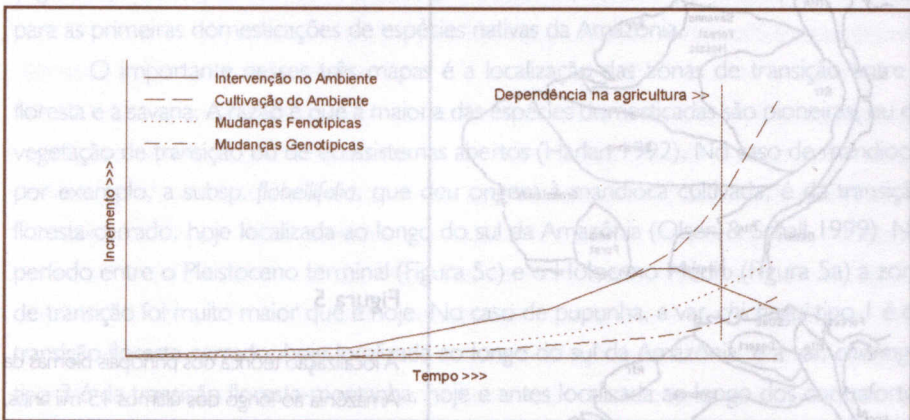
Após estudar as definições acima, é evidente que a questão de tempo é importante, especialmente para a arqueologia. É também evidente, no entanto, que o início das domesticações é imperceptível (Figuras 1 e 3), especialmente no registro arqueológico. A razão é que, no início, uma população de caçadores e coletores adotaram apenas uma técnica nova no seu repertório de técnicas usadas na subsistência – uma técnica além do fogo, logicamente. O impacto de uma técnica individual – por exemplo, limpando ao redor de uma fruteira preferida – seria imperceptível em termos de subsistência, mesmo que tenha contribuído para aumentar a reprodução da população que aprendeu e adotou a técnica. Isto é a essência de sucesso evolutivo: um aumento no sucesso reprodutivo da população. Ao longo do tempo, a população que adotou a primeira técnica nova poderia adotar novas técnicas em uma sequência gradual, certamente secular, talvez milenar, até um conjunto de técnicas e plantas associadas tornarem-se um sistema de produção de alimentos. No registro arqueológico a maioria deste processo é imperceptível. Somente quando o sistema de produção responde por uma parte significativa de subsistência é que a nova estratégia se torna visível arqueologicamente. Isto é a razão, embora certamente

não a única, que a "Revolução Neolítica" parece ser uma revolução e não uma evolução (Rindos 1984, Tudge 1999). Esta evolução tem sido modelada numerosas vezes (e.g., Harris 1989, Harlan 1992; Rindos 1984), mas o modelo de Rindos mostra o gradualismo mais claramente (Figura 4).

Então, quando começaram as domesticações? Sem dúvida a domesticação da paisagem começou quando *Homo erectus*, e depois *Homo sapiens* dominaram fogo durante o Pleistoceno. Nas Américas, Piperno (1994) detectou o uso de fogo para modificar paisagens em Panamá a 11000 anos antes do presente (AP). Outras áreas nas Américas requerem a mesma análise. Para Tudge (1999) algumas das técnicas certamente foram desenvolvidas antes da chegada de humanos nas Américas, ou seja, os primeiros povos das Américas chegaram com algumas dessas técnicas e desenvolveram outras posteriormente. Embora seja difícil detectar estas técnicas no registo arqueológico, é possível detectar mudanças nas plantas.

Na América do Sul a primeira espécie que apresentou um fenótipo que mostra sinais de domesticação foi uma *Cucurbita*, cujas fitólitos mostram mudanças começando a pelo menos 10000 anos AP no sudoeste de Equador (Piperno & Stothert 2003). Com base nas mudanças no tamanho do fruto de pupunha brava (*Bactris gasipaes* var. *chichagu*) e nas raças primitivas de pupunha cultivada (*B. gasipaes* var. *gasipaes*) mais as derivadas (as raças Putumayo e Vaupés), que são da ordem de 1000% (~1 g vs ~100 g), Clement (1988) sugeriu que o processo de domesticação deveria ter iniciado a pelo menos 10000 anos AP, pois uma intensidade de seleção (i) pequena em um carácter com herdibilidade

Figura 4



As curvas representam a acumulação gradual resultante da adição de novas técnicas de domesticação da paisagem, de mudanças nas populações de plantas vistas via o acúmulo de variações fenotípicas e genéticas, diferente da figura original de Rindos (1984), que incluía todas as mudanças numa curva. Nota-se que o sistema de produção é claramente visível no registo arqueológico quando as populações humanas começam a depender do sistema mais do que da caça e da recolção

(h<sup>2</sup>) média a baixa precisaria deste tempo para mostrar esta resposta (R). Existem restos arqueológicos de *Manihot esculenta* a 8000-6000 anos AP em Peru (Pearsall 1992), embora Betty Meggers (com. pess., esta reunião) alertou que a data é questionável devido a ser estratográfica em lugar de derivada de C<sub>14</sub> ou espectrometria de massa acelerada. Mesmo com esta dúvida, é evidente que a mandioca começou a ser domesticada antes desta data, pois a espécie é originária do sudoeste da Amazônia e não do litoral de Peru.

Embora a data de domesticação da mandioca seja questionável e a de pupunha seja especulação baseada no modelo biológico, ambas estão na mesma ordem de magnitude temporal como a data de domesticação da *Cucurbita*. Todas as três são da transição entre o final do Pleistoceno e o início do Holoceno. Aí, vale a pena examinar a paleoecologia deste intervalo, pois é o momento crítico para estas espécies.

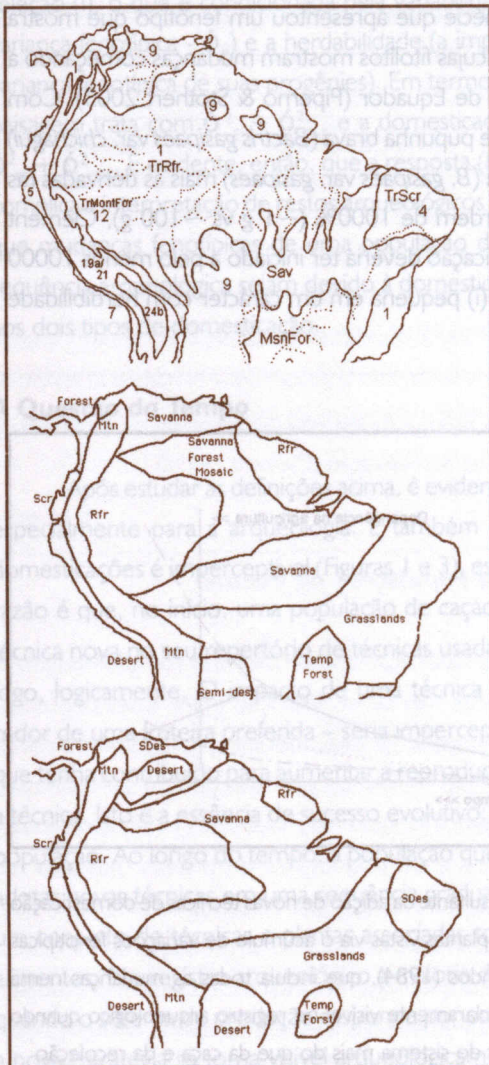


Figura 5

A localização teórica dos principais biomas da Amazônia ao longo dos últimos 15 mil anos, baseada nas projeções da Quaternary Environments Network (Adams & Faure 1998). A. Hipótese para o Holoceno médio (5000 anos AP). B. Hipótese para o Holoceno inicial (10000 anos AP). C. Hipótese para o Pleistoceno terminal (14000 anos AP)

## A Paleoecologia da Amazônia e a Origem dos Cultivos Amazônicos

As relações entre o clima, o solo e a vegetação de América do Sul estão sendo objeto de estudo desde meados do século 20, estimulado inicialmente pela teoria dos refúgios pleistocênicos de Haffer (1969). Os estudos de mudanças climáticas sugerem que o Pleistoceno foi mais seco, a floresta tropical úmida foi reduzida, a transição floresta-cerrado foi expandida, o Pleistoceno terminou rapidamente e o Holoceno começou entre 12 e 10000 anos AP. Ainda, *Homo sapiens* estavam presentes durante o Pleistoceno terminal, se não antes, e é provável que estavam melhor adaptados às zonas de transição do que à floresta, pois provavelmente haviam chegado nas terras baixas da América do Sul via a bacia do Orinoco (Keyeux et al. 2002).

van der Hammen & Hooghiemstra (2000) examinaram a evidência paleoecológica sobre a localização dos biomas de América de Sul no fim do Pleistoceno e apresentaram um mapa de sua hipótese. Um outro projeto sobre a vegetação paleoecológica, localizado no Oak Ridge National Laboratory, do governo dos EUA, oferece uma sequência de mapas desde o final do Pleistoceno até o presente (Adams & Faure 1998) (Figura 5).

Seguindo as projeções da Quaternary Environments Network, a paleoecologia da Amazônia tem sido relativamente constante ao longo dos últimos 5000 anos, ou seja, desde meados do Holoceno (Figura 5a). No início do Holoceno, aos 10000 anos AP existiam zonas de transição floresta-cerrado-savana na maioria da Amazônia central (de norte a sul) e a savana ocupava todo o sul da região (de leste a oeste) (Figura 5b). No final do Pleistoceno (14000 anos AP) é provável que a zona de transição foi ocupada principalmente por savana (Figura 5c). Esta sequência de 10000 anos (14 a 5 mil AP) é provavelmente o período crítico para as primeiras domesticações de espécies nativas da Amazônia.

O importante nesses três mapas é a localização das zonas de transição entre a floresta e a savana. A razão é que a maioria das espécies domesticadas são pioneiras, ou de vegetação de transição ou de ecossistemas abertos (Harlan 1992). No caso de mandioca, por exemplo, a subsp. *flabellifolia*, que deu origem à mandioca cultivada, é da transição floresta-cerrado, hoje localizada ao longo do sul da Amazônia (Olsen & Schall 1999). No período entre o Pleistoceno terminal (Figura 5c) e o Holoceno Médio (Figura 5a) a zona de transição foi muito maior que é hoje. No caso de pupunha, a var. *chichagui* tipo 1 é da transição floresta-cerrado, hoje localizada ao longo do sul da Amazônia, e a var. *chichagui* tipo 3 é da transição floresta-montanha, hoje e antes localizada ao longo dos contrafortes dos Andes. Uma dessas variedades deu origem à pupunha cultivada. Como no caso da mandioca, estas zonas foram mais amplas e mudaram de posição entre o final do Pleistoceno e meados do Holoceno.

Durante o Pleistoceno, é provável que populações de mandioca e pupunha brava existiam nas zonas de transição floresta-savana muito ao norte de onde existem hoje. Quando as florestas úmidas expandiram no início do Holoceno, muitas populações de

mandioca e pupunha brava seguramente foram extintas e outras conseguiram “migrar” geneticamente para o sul, até as suas localizações atuais. Certamente algumas ficaram restritas a refúgios de seu ecossistema original dentro da floresta atual. Para usar as técnicas de genética molecular com o objetivo de identificar as origens dos cultivos amazônicos precisamos trabalhar a partir das populações atuais, mesmo que algumas delas poderiam estar localizadas em áreas diferentes das áreas onde as populações humanas as encontraram no final do Pleistoceno e início do Holoceno. Como veremos, isto funciona, mas as mudanças da vegetação ao longo do período de interesse precisam ser levadas em conta durante a interpretação das análises filogenéticas.

## **A Origem dos Cultivos Amazônicos**

As duas espécies que deram origem aos cultivos mais importantes da Amazônia oferecem exemplos do poder das técnicas de genética molecular para decifrar as origens de plantas cultivadas. O que segue é um resumo sintético de resultados recentes e serve mais como guia do que como exposição completa.

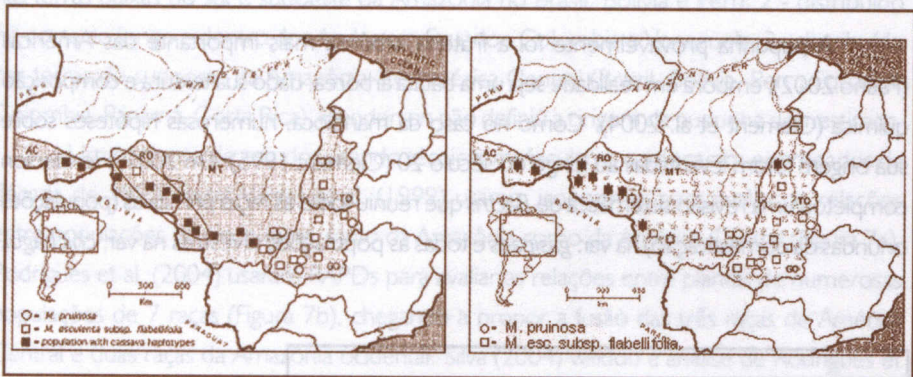
### **O Caso da Mandioca \_ A Raiz Mais Importante**

Numerosas hipóteses sobre a origem da mandioca foram levantadas ao longo do século 20, sempre baseadas em similaridades morfológicas de espécies a fins (veja Piperno & Pearsall 1998 e Olsen & Schall 1999, 2001 para resumos). A maioria das hipóteses enfocaram a América do Sul, mas a Mesoamérica também foi cogitada. As hipóteses novas deixam a Mesoamérica fora da história.

Fregene et al. (1994) examinaram 16 espécies do gênero *Manihot*, usando sequências de DNA do cloroplasto e de ribossomos nucleares, incluindo espécies da Mesoamérica e América do Sul. Três espécies foram identificadas como sendo o grupo gênico primário (as que tem maior afinidade genética e poderiam cruzar em situações favoráveis) de mandioca: *Manihot esculenta* (com distribuição Neotropical), *M. tristis* (do escudo das Guianas) e *M. irwinii* (do escudo brasileiro). As espécies Mesoamericanas foram excluídas deste grupo. Embora Fregene et al. não definiram a origem da mandioca domesticada, eles melhoraram significativamente o foco das buscas: o norte da América do Sul. Ainda demonstraram claramente que a subsp. *flabellifolia* é, de fato, o ancestre da mandioca cultivada.

Em seguida, Olsen & Schall (1999) sequenciaram o gene da importante enzima G3pdh e depois usaram microssatélites (Olsen & Schall 2001) para examinar o mesmo conjunto de plantas. O conjunto incluiu representantes de muitas populações da subsp. *flabellifolia* distribuídas ao sul da Amazônia, de leste a oeste do território brasileiro (Figura 6). Os autores compararam estas populações com mandioca cultivada de diversas

Figura 6



Os mapas da localização das populações de mandioca (*Manihot esculenta*) subsp. *flabellifolia* e *M. pruinosa* usadas por Olsen & Schall (1999, 2001), com as populações que tem os mesmos haplotipos de G3pdh (a) e os mesmos alelos dos microssatélites (b), indicando as populações mais afins da mandioca cultivada. (a) com permissão dos Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, Copyright (1999) National Academy of Sciences, U.S.A.; (b) com permissão da American Journal of Botany, Copyright (2001) The Botanical Society of America

procedências e com *Manihot pruinosa*, ocasionalmente considerada um membro do grupo gênico primário. Os dois tipos de marcador molecular geraram resultados muito similares e os autores sugeriram que o sul/sudoeste da Amazônia é o provável centro de domesticação, não por acaso uma zona de transição floresta-cerrado (Figura 6). Os autores não discutiram a possibilidade de que estas populações poderiam ter sido localizadas mais ao norte no início do Holoceno.

Elias et al. (2004) usaram microssatélites para examinar a divergência genética entre mandioca (maior conteúdo de HCN) e macaxeira (menor conteúdo de HCN). Eles sugeriram um único evento fundador, com seleção subsequente para usos distintos. Ou seja, a seleção diferencial criou mandioca e macaxeira, como sugerido numerosas vezes ao longo do século passado (e.g., Dufour 1993, McKey & Beckerman 1993). Este assunto merece confirmação com outras técnicas moleculares, mas faz sentido biológico, pois muitas outras espécies com populações domesticadas apresentam o mesmo tipo de diferenciação entre linhagens selecionadas [o exemplo clássico são as variações de *Brassica oleracea*, Cruciferae (Hodgkin 1995): couve, repolho, couve-flor, brócoli etc.].

A arqueologia de mandioca sugere que o evento fundador aconteceu antes de 8000 anos AP, pois Pearsall (1992) registra a presença de mandioca no litoral Pacífico do Peru entre 8000 e 6000 anos AP (lembrando que Betty Meggers, com. pess., 2004, alertou para possíveis discrepâncias de data devido às técnicas usadas – veja acima). Para estar presente no litoral do Peru nessa data, a espécie deveria ter sido domesticada antes na Amazônia.

### O Caso da Pupunha - Uma Árvore Domesticada

A pupunha provavelmente foi a fruteira arbórea mais importante das Américas (Patiño 2002), embora em realidade seja uma batata arbórea, dado sua textura e composição química (Clement et al. 2004). Como no caso da mandioca, numerosas hipóteses sobre sua origem foram levantadas ao longo do século 20 (Clement 1995). Em 2001, Henderson completou uma revisão sistemática de *Bactris* que reuniu todas as raças primitivas (populações oriundas da domesticação) na var. *gasipaes* e todas as populações silvestres na var. *chichagui*.

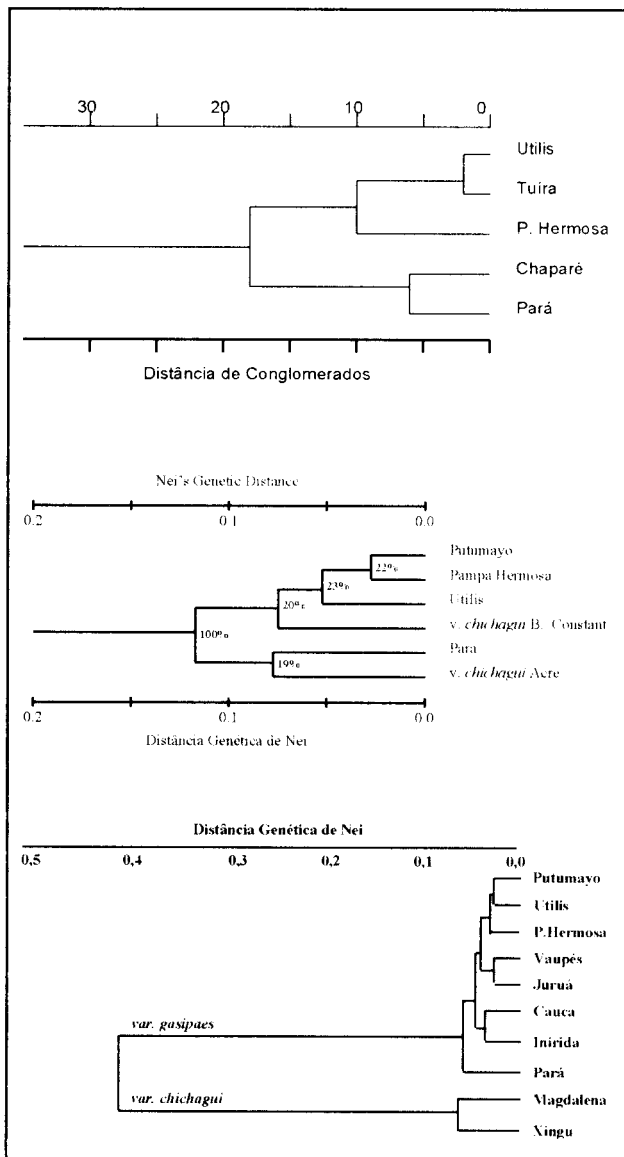


Figura 7

Dendrogramas das relações filogenéticas entre populações e raças primitivas de pupunha. A. Rojas-Vargas et al. (1999) usaram isoenzimas. B. Rodrigues et al. (2004) usaram RAPDs. C. Silva (2004) usou RAPDs. Observe que todos os dendrogramas tem um dicotomia fundamental que aponta na direção do sudoeste da Amazônia.

Dentro da variedade *chichagui* Henderson sugeriu a existência de três tipos: 1 - distribuído nas terras baixas do sul e sudoeste da Amazônia no Brasil, Bolívia e Peru; 2 - distribuído no norte ao longo e dentro dos Andes em Equador, Colômbia e Venezuela; 3 - distribuído nas terras do sudoeste da Amazônia até América Central (Brasil, Bolívia, Peru, Equador, Colômbia, Panamá, Costa Rica). Henderson não definiu a origem da pupunha domesticada.

Um conjunto de estudos usando técnicas moleculares começaram em meados da década de 1990. Rojas-Vargas et al. (1999) usaram isoenzimas para avaliar as relações entre populações de cinco raças, tanto da Amazônia como da América Central (Figura 7a). Rodrigues et al. (2004) usaram RAPDs para avaliar as relações entre plantas de numerosas populações de 7 raças (Figura 7b), chegando a propor a fusão das três raças de América Central e duas raças da Amazônia ocidental. Silva (2004) validou a análise de Rodrigues et al. e examinou a posição filogenética de mais quatro raças (Figura 7c), também usando RAPDs. Rodrigues et al. (2004) sugeriram que uma origem no sudoeste da Amazônia explicaria melhor as relações encontradas, embora a hipótese de múltiplas domesticações (Mora Urpí 1999) ainda não pode ser descartada por falta de análises mais extensas.

Todos os dendrogramas apresentam uma dicotomia primária entre as raças primitivas Tembé (7a) e Pará (7b,c), com populações silvestres associadas (7b), e todas as outras raças primitivas e populações silvestres associadas. A relação estreita entre a população silvestre e a raça primitiva Putumayo (7b) e a relação distante entre as populações silvestres do rio Xingu (tipo 1) e do rio Magdalena (tipo 2), sugerem que o sudoeste da Amazônia é onde o evento fundador da pupunha cultivada ocorreu (Rodrigues et al. 2004). Logicamente, um maior número de análises, inclusive com técnicas moleculares mais precisas, precisará ser feito para confirmar esta hipótese, e pelo menos uma análise deste tipo (com microssatélites) está em andamento na Universidad de Costa Rica (J. Mora Urpí, com. pess., 2005).

A arqueologia da pupunha contrasta fortemente com os dados moleculares. Morcote & Bernal (2001) citam três registros arqueológicos para a pupunha: 2250-1650 anos AP em Costa Rica; 2190 anos AP no litoral Pacífico de Colômbia; 1080 anos AP no leste de Colômbia. A sequência sugere uma origem na América Central, com posterior difusão para América do Sul e finalmente a Amazônia (Morcote-Rios & Bernal 2001), exatamente o contrário da hipótese de Rodrigues et al. (2004). Infelizmente, a arqueologia ainda tem poucos registros da pupunha, ao contrário da informação atual sobre as raças de pupunha, de forma que ainda é cedo para afirmar algo concreto, mas a biologia molecular levantou uma hipótese para ser testada no sudoeste da Amazônia.

## O Sudoeste da Amazônia

O sudoeste da Amazônia inclui a Amazônia boliviana, parte da Amazônia peruana e os estados brasileiros de Rondônia, Acre, o norte de Mato Grosso e o sudoeste do Amazonas. A região inclui os Llanos de Mijos, onde Denevan (1966) estudou os extensos

campos agrícolas levantados, e Erickson (2000) estudou o manejo da pesca por meio da escavação de canais e poços, e a criação de ruas levantadas, ambos sugerindo importantes populações humanas. No estado do Acre, Ranzi (2004) identificou "geoglifos", figuras geométricas escavadas no solo. Todas estas modificações físicas do ambiente são relativamente recentes, mas sugerem uma longa história humana na região. Para ter sustentado as populações necessárias para criar os campos agrícolas, canais, poços e geoglifos parece óbvio que um sistema de produção de alimentos eficiente e diverso seria necessário – justamente o cenário que poderia explicar a origem de cultivos tão importantes como a mandioca e a pupunha milênios antes do enorme esforço necessário para domesticar estas paisagens na época pré-conquista.

Betty Meggers (com. pess., 2004) está estudando sítios arqueológicos datados a mais de 5000 AP em Rondônia e que podem ter algo a ver com a origem de mandioca. William Balée (Tulane Univ., com. pess., 2003), Clark Erickson (Penn State Univ., com. pess., 2003) e outros estão estudando os Llanos de Mojos, tentando entender a história ecológica desta região que parece tão importante para entender a ocupação da Amazônia por povos agrícolas.

## **Integrando os Saberes**

A interação da etnobotânica, genética molecular e arqueologia ajudará a aprofundar os estudos sobre a pre-história da Amazônia, especialmente em termos da transição de coleta para a produção de alimentos. A etnobotânica oferece um conjunto de informações sobre o que sobrou da história amazônica. A genética molecular oferece ferramentas para organizar a informação etnobotânica para entender parte da história amazônica. A arqueologia permite testar as hipóteses das outras disciplinas para entender melhor a história amazônica. A interação certamente criará o mesmo tipo de sinergia na Amazônia como visto atualmente na Mesoamérica.

## **Agradecimentos**

Dedico este ensaio a Víctor Manuel Patiño Rodrigues (1912–2001), um dos principais botânicos econômicos e etnobotânicos de América Latina do século XX, e também fonte de inspiração, além de ser um estudante solidário da origem, domesticação e biogeografia dos cultivos neotropicais. Agradeço ao Prof. Gaspar Morcote-Rios pelo convite para participar desta estimulante reunião e por ter viabilizado o apoio logístico/financeiro que permitiu a minha participação; ao Prof. Carlos E. Franky-Calvo pela hospitalidade em Letícia e apoio em Bogotá (agradecimentos especiais para seus pais que correram incansavelmente atrás de bagagem perdida pela AeroRepública!); ao Prof. Pablo A. Palacios pelo apoio em Letícia; e aos demais participantes da reunião pelo companheirismo e discussões sempre informativas e estimuladoras.