

ECOLOGIA GEOGRÁFICA E EVOLUÇÃO
NAS FLORESTAS NEOTROPICAIS



Keith S. Brown Jr.

Universidade Estadual de Campinas

1979

ECOLOGIA GEOGRÁFICA E EVOLUÇÃO

NAS FLORESTAS NEOTROPICAIS

Parte VI na Série, "Padrões Geográficos
de Evolução em Lepidópteros Neotropicais"

Keith S. Brown, Jr.

Universidade Estadual de Campinas

Abril de 1979

Tese apresentada à Universidade
Estadual de Campinas como parte
das exigências de um Concurso de
Livre Docência, área de Ecologia



Keith S. Brown, Jr.

Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia
Universidade Estadual de Campinas, C.P. 1170
Campinas, São Paulo, Brasil 13.100



Impressa na DGA-6, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil, e distribuída a todas as pessoas e instituições mencionadas nos Agradecimentos (páginas v-vii) e na Seção de Materiais e Métodos (páginas 14-20), bem como às principais bibliotecas e aos museus nas Américas e na Europa.

Printed by DGA-6, State University of Campinas, São Paulo, Brazil, and distributed to all persons and institutions mentioned in the Acknowledgements (pages v-vii) and Materials and Methods section (pages 14-20), as well as major libraries and museums in North and South America and Europe. Copies available from the author.

English summary on pages xxv-xxxi.

Í N D I C E S

a. ÍNDICE DE CAPÍTULOS E SEÇÕES	página
Introdução.....	1
Visão Geral e Histórico.....	9
Materiais e Métodos.....	13
Resultados.....	40
A. Sistemática.....	40, 44-56, Apêndice III
B. Geografia.....	40, Apêndice I
C. Quadrantes.....	42, Apêndice II
D. Vicariância.....	42, 57-101
E. Centros de Endemismo.....	42, 102-147
F. Refúgios do Quaternário.....	43, 103-146, 148-149
G. Situação Atual dos Centros de Endemismo.....	43, 102-146
Discussão.....	150
I. Sistemática.....	151
II. Geografia: Fixação de Procedências e a Busca de Padrões.....	154
III. Distribuições Geográficas das Espécies: Regiões Biogeográficas	
Maiores.....	158
IV. Distribuições Geográficas das Espécies: Amplitudes Ecológicas.....	165
V. Padrões de Preferências Altitudinais.....	168
VI. Distribuições Geográficas das Espécies e das Biotas: Barreiras.....	169
VII. Distribuições Geográficas das Biotas: Gênese de Padrões Regionais..	172
VIII. Distribuições Geográficas das Biotas: Centros de Endemismo.....	175
A. Subcentros de Endemismo.....	178
B. Afinidades entre Centros.....	179
C. A Questão da Riqueza dos Centros.....	180
IX. Centros de Endemismo: Padrões Mais Finos.....	184
A. Endemismo em Heliconiini e Ithomiinae.....	184
B. Largura das Zonas de Hibridização.....	185
C. Posição das Zonas de Hibridização.....	188
D. O Fenômeno da "Inundação".....	190
E. Anomalias ao Lado de Savanas Amazônicas.....	191
X. Distribuições Geográficas das Biotas: Diversidade Específica.....	193
XI. Correlação entre Endemismo e Fatores Ecológicos.....	196
A. Clima Atual.....	196
B. Paleoclima.....	203
C. Geomorfologia.....	206
D. Solos.....	208

E. Vegetação.....	212
F. Paleoecologia: Refúgios de Floresta Tropical no Quaternário.....	221
G. Correlação entre Endemismo e Paleoecologia.....	221
XII. Correlação entre Diversidade e Fatores Ecológicos.....	224
XIII. O Debate sobre Modelos de Diversificação Biológica nos Trópicos..	227
XIV. Previsões.....	229
XV. Aplicações.....	235
Referências Citadas.....	238
Apêndices I, II, III.....	Em Caderno Separado

b. ÍNDICE DE RESUMOS

Resumo	xix
Summary	xxv

c. ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1: Comparação Entre as Utilidades de Vários Grupos de Lepidópteros para uma Análise Biogeográfica Quantitativa.....	7
Tabela 2: Sumário dos Dados de Distribuição Geográfica (Março de 1979)...	31
Tabela 3: Diversidade de Espécies em Regiões Periféricas aos Centros de Endemismo.....	195
Tabela 4: Nomenclatura, Características, Classificação e Vegetação Típica dos Solos das Florestas Neotropicais.....	213

RESUMO

Foram procuradas evidências que levariam à definição geográfica de regiões de floresta neotropical que se tenham mantido em relativa estabilidade e continuidade ecológicas, durante as flutuações climáticas dos últimos 20.000 anos. Considerando as relações conhecidas entre clima, topografia, solos, formações vegetais e processos de evolução de biotas regionais, foram desenvolvidas e confrontadas duas abordagens para chegar a tal definição: uma genética e outra, paleoecológica. Os resultados obtidos de ambas as abordagens mostraram-se concordantes entre si.

Nas análises genéticas, foram usados padrões regionais de diferenciação em desenhos e cores nas asas de dois grupos de borboletas aposemáticas das florestas neotropicais, *Heliconiini* e *Ithomiinae* (Nymphalidae). Ambos os grupos foram escolhidos entre vários outros potenciais, pelo grau de conhecimento biológico, sistemático e genético a seu respeito, pela sua diferenciação geográfica bastante nítida, e pela sua preferência por áreas restritas de floresta úmida (Tabela 1). Informações sobre populações e condições ecológicas locais foram obtidas, durante trabalhos de campo ao longo de 14 anos, visitas a coleções, e em registros de literatura, representando este conjunto mais de um milhão de dados biogeográficos, em 376 localidades com coordenadas fixadas (Apêndice I) e 1519 quadrantes (de 30' x 30') da floresta neotropical (Figuras 1 e 3, Tabela 2). A revisão biosistemática das 174 espécies dos *Heliconiini* e das primeiras cinco tribos dos *Ithomiinae* (Quadros 6-18, Apêndice III) (mais três gêneros em outras duas tribos), levou à escolha de 123 espécies apropriadas à análise biogeográfica quantitativa, e à exclusão de outras 41 espécies e de algumas raças de 7 das escolhidas (Quadro 3). A sobreposição dos padrões de diferenciação das espécies estudadas (Figuras 5-84 e mapas menores no meio das Figuras 86-129) permitiu o reconhecimento de 44 regiões geográficas com número suficiente de subespécies associadas (mais de 10 para 41 regiões, mais de 5 para as outras três bastante isoladas), e suficiente integridade geográfica, a ponto de permitir o mapeamento por isolinhas de endemismo. Essas isolinhas foram construídas a partir de valores corrigidos de endemismo, determinados com as listas de subespécies para cada quadrante (Quadro 4; Apêndice II), através de uma fórmula que incluiu uma correção dupla para hibridização em qualquer população endêmica na região calculada.

Foram preparadas para os 44 centros de endemismo, folhas (Figuras 86-129) incluindo mapas de projeção das distribuições de todas as entidades associadas com cada centro, mapas de endemismo não corrigido e corrigido para hibridização (estes resumidos na Figura 130), inclusive mapas separados para endemismo corrigido em *Heliconiini* e *Ithomiinae*; e mapas de topografia + clima atual, paleoclima, domínios naturais no fim da última época glacial, classes de solos, tipos de vegetação, e prováveis refúgios florestais do fim do Pleistoceno, em forma de isolinhas resultantes da somatória dos dados paleoecológicos dos quatro mapas anteriores (resumidos na Figura 132).

O conjunto de dados e sua projeção em mapas levaram às seguintes considerações de maior importância ou generalidade:

(A) A associação das subespécies em espécies politípicas pode ser testada por desenho cruzado: qualquer subespécie desenhada com as necessárias modificações por cima da figura de uma outra subespécie da mesma espécie adquire uma aparência natural, o que não acontece se é desenhada por cima do modelo de uma subespécie de outra espécie.

(B) Há várias dificuldades inerentes ao trabalho biogeográfico adequado, que tendem a reduzir a cobertura dos interflúvios na floresta neotropical, o que leva a vícios de amostragem e padrões biogeográficos espúrios, que só podem ser corrigidos com transectos que incluam estes interflúvios.

(C) A cobertura biogeográfica de análise de diferenciação genética regional, tende a chegar a um limiar de densidade adequada para essa análise, quando trabalhos contribuem tanto para aprimorar os padrões regionais quanto para descobrir fenômenos anômalos locais. Isto ocorre quando aproximadamente um terço dos quadrantes de uma região de endemismo for amostrado.

(D) A fauna analisada pode ser dividida adequadamente, ao nível de espécies, entre três grandes regiões biogeográficas (Transandina, Hiléia Amazônica e Atlântica), sendo que a região Andina mostra ainda alto índice de espécies endêmicas. Três subregiões adicionais da Hiléia, cada uma com poucas espécies endêmicas, já correspondem às distribuições de algumas subespécies, enquanto dez regiões, com número ainda menor de espécies endêmicas (geralmente só uma) correspondem a centros de endemismo subespecífico, reconhecidos aqui. Apenas 13 espécies das 123 mapeadas ocorrem em duas das regiões maiores, e oito em todas as três. Os Ithomiinae mais primitivos estão concentrados nos Andes; a região Transandina apresenta uma proporção exagerada de *Heliconiini* endêmicos, incluindo um número reduzido de grupos de espécies.

(E) Quinze espécies possuem amplitudes ecológicas exageradas (representadas por faixas de altitudes ocupadas) em relação às suas distribuições geográficas. Entre as razões aparentes deste fenômeno figuram a migração, a ocupação de ambientes marginais ou periféricos (especialmente serras próximas ao mar, nas extremidades dos Neotrópicos), associações miméticas especiais, e associações frágeis entre semiespécies com preferências altitudinais diferentes. Cinco espécies com ampla distribuição geográfica, mas pequena amplitude ecológica, aparentemente mantêm este estado por contínuos ciclos de migração, colonização e rápido crescimento populacional. *Heliconius erato* e *H. melpomene* demonstram uma quebra brusca de abundância a 1200 m, aparentemente por competição com *H. clysonymus* e *H. cydno* acima desta altitude.

(F) Os padrões de preferência altitudinal das espécies indicam uma concentração entre 200 e 1200 m, com um pico entre 600 e 1200 m. Este fato sugere uma adaptação fisiológica a temperaturas cerca de 5°C menores que as reinantes na maioria das florestas neotropicais atualmente. Esta adaptação foi possivelmente adquirida durante períodos longos de frio no passado.

(G) As barreiras físicas e ecológicas tradicionais, e reconhecíveis, para a dispersão de organismos da floresta neotropical (rios largos, serras altas, vegetação aberta) parecem atuar imperfeitamente nas espécies estudadas, que se mostram bastante adaptáveis, e ultrapassam a maioria de tais barreiras com facilidade. Os limites de distribuição das subespécies podem estar condicionados por tais barreiras, na ausência de barreiras genéticas, mas estas últimas são do tipo que mais aparece entre subespécies, havendo relativamente pequena correlação com as barreiras físicas e ecológicas.

(H) Os padrões regionais de distribuição das biotas (mapas de projeção) concordam em dois casos (Chimborazo e Sucre/Trinidad) com áreas relativamente ilhadas por barreiras fortes em três lados; em 29 casos, com biotas que parecem ter sido mais compactas no passado, com dispersão subsequente e variável por dois lados (10

casos), três lados (12 casos) ou quatro lados (7 casos); em sete casos, com regiões de alguma complexidade interna de sub-centros; e em quatro casos (Magdalena, Maranhão, Pantepui e Araguaia) com centros bastante desintegrados, apresentando várias ilhas internas no presente. Esses padrões regionais são adequados à análise quantitativa por isolinhas de endemismo (os três centros com menos de 10 espécies associadas não foram analisados, mas Manaus/Guiana foi examinado em dois componentes separados).

(I) Os centros de endemismo demonstram, na maioria dos casos, uma boa coerência, com isolinhas bastante regulares, indicando que é provável que também sejam centros de evolução das biotas subespecíficas analisadas. Além disso, concordam bem com os centros de endemismo sugeridos por outros autores, para certas espécies de aves, lagartos, árvores, e outros organismos estudados da floresta neotropical (Figura 134). Os centros de endemismo geralmente incluem entidades que apresentam cinco a nove dos 14 padrões miméticos reconhecidos nos organismos estudados (o mínimo é três, o máximo onze). Isto é evidência a favor de longos períodos de coevolução destes animais *in situ*, em resposta às condições ecológicas locais de cada centro.

(J) Alguns dos centros de endemismo demonstram subcentros distintos, em casos extremos com faunas endêmicas apreciavelmente diferentes (mas sempre compartilhando mais de dois terços das suas subespécies residentes). Um centro (Rio de Janeiro) está atualmente dividido em dois, quase iguais em composição, por uma extensão do centro Araguaia, provavelmente recente.

(K) É possível perceber afinidades genéticas entre os conjuntos de organismos nos vários centros, em alguns casos indicando faunas antigamente unidas de maneira muito inconsistente com as barreiras físicas e as condições ecológicas do presente. Essas afinidades (Figura 135) sugerem tanto a existência de ligações antigas excepcionais (como Rondônia com Huallaga e Napo), como de centros unidos de maneiras diferentes em épocas distintas do passado.

(L) Os centros de endemismo especialmente ricos em espécies associadas apresentam geralmente dimensões grandes, diversidade ecológica apreciável, solos ricos e alguma complexidade interna de sub-centros que ainda apresentam extensões grandes. Os centros com poucas espécies são de modo geral pequenos, às vezes com solos e clima relativamente desfavoráveis no presente, e sempre com muita subdivisão interna para formar fragmentos demasiadamente pequenos para servirem na geração de biotas endêmicas regionais. Sete centros das encostas andinas são de uma riqueza específica excepcional. Cinco outros centros, que são excepcionalmente pobres mesmo após consideração de tamanho e continuidade, têm extremos e desvios climáticos evidentes. De modo geral, a riqueza de espécies nos centros corresponde bem com fatores ecológicos favoráveis no presente, mas a localização geográfica dos centros não demonstra tal correlação.

(M) Os padrões separados de endemismo corrigido em Heliconiini e Ithomiinae são às vezes bastante diferentes, especialmente em regiões apresentando micro-heterogeneidade ambiental - mais evidente quando há mosaicos de solos arenosos com floresta densa (favorecendo os Heliconiini) e solos básicos finos com floresta aberta (favorecendo os Ithomiinae). As diferenças devem ser em grande parte devidas à dependência de diferentes plantas de alimentação, tanto para as larvas como para os adultos. A única diferença em padrões de endemismo regional que modificaria

bastante os contornos dos centros de endemismo (a grande continuidade de Ithomiinae mas não de Heliconiini entre os centros Manaus/Guiana e Oyapock) é o oposto do que seria previsto ao considerar apenas as condições ecológicas atuais da região entre os dois (o interior do Suriname), mais favoráveis à continuidade nos Heliconiini.

(N) Certas espécies podem ultrapassar barreiras de diferentes tipos com bastante facilidade, dando origem a zonas de hibridização muito largas. Essas e outras espécies transformam barreiras em corredores de dispersão, por acúmulo ao longo das mesmas e passagem nas suas extremidades ou através de corredores de ambientes mais favoráveis (Figura 136). Assim, formam-se padrões difusos de limites entre biotas adjacentes, pois as barreiras servem de filtros ecológicos seletivos. Há muitos casos de espécies bem próximas, inclusive o par mimético Heliconius erato e H. melpomene, com padrões de diferenciação bastante distintos, devido a parâmetros populacionais diferentes e variações de comportamento em relação a barreiras. Isto resulta na formação de zonas de hibridização desencontradas, obedecendo a barreiras genéticas variáveis. Mesmo com todas essas variações no estabelecimento das barreiras genéticas entre diferentes membros de biotas adjacentes, os centros de endemismo regional mantêm sua coerência geral.

(O) Existem vários casos de "inundação parcial" de uma biota ou de uma subespécie por outra - isto é, expansão geográfica ou genética excessiva de uma às custas da outra, indicando que muitas distribuições atuais deveriam ser maiores ou menores que no passado, quando as subespécies e as biotas se firmaram em isolamento maior. A relativa raridade do fenômeno (40 casos citados entre as 866 raças analisadas) indica que o processo de inundação deve ser relativamente recente, e provavelmente destinado a aumentar com o passar do tempo.

(P) Foram descobertas algumas anomalias biogeográficas, representadas pela existência de complexos gênicos em pontos muito afastados dos seus centros normais, quase sempre ao lado de áreas de savanas amazônicas, do tipo que deveria ter ocupado maiores áreas no passado (se se considerar as relações florísticas e faunísticas evidentes entre as biotas dessas savanas, atualmente separadas). Essas anomalias, que poderiam representar fenômenos de espécies relictas ou de colonização aleatória de áreas reocupadas por florestas, merecem muito mais investigação.

(Q) Os mapas de endemismo não corrigido para hibridização, aproximando diversidade de espécies em diferentes pontos, demonstram nítidos máximos de diversidade em pontos isolados dispostos em anéis nas periferias dos centros endêmicos, onde muitas subespécies já existem em populações hibridizadas. Este padrão de diversidade, confirmado por transectos realizados através de diversos centros de endemismo, parece estar ligado à micro-heterogeneidade do ambiente em certas zonas periféricas, dando multiplicação de microclimas, sucessão secundária contínua, e, portanto, maiores oportunidades para acomodação de espécies diferentes (Figura 137). Existe uma variedade de espécies, quase todas elas encaradas como primitivas em termos de morfologia e filogenia, que se encontram quase exclusivamente nessas comunidades periféricas de alta diversidade biótica e ambiental. Assim, reconhecem-se dois fenômenos: diversidade periférica exaltada, e marginalização de taxa primitivos.

(R) O clima intertropical atual parece ser, em grande parte, analisável em termos de ventos marítimos úmidos, interagindo com a topografia e influenciados por encontros de massas de ar sobre a bacia amazônica. Seu efeito principal na vegetação

intertropical parece se dar através da disponibilidade de água (com algumas modificações próximo aos oceanos ou em altitudes maiores), que pode ser estimada por uma combinação de índices de pluviosidade anual e comprimento da estação seca.

(S) O clima intertropical durante o fim da última época glacial caracteriza-se por uma redução global de temperatura e de pluviosidade, resultando em condições de semi-aridez em muitas regiões atualmente cobertas por florestas (especialmente nas grandes depressões interiores do continente sul-americano). Parece que os ventos atlânticos predominantes no inverno vinham mais da direção nordeste que atualmente, fato que, em interação com a topografia continental, deu origem a grandes diferenças de clima local com relação ao atual, favorecendo algumas áreas que no presente são mais secas, e secando outras que são úmidas agora (Figuras 144-145).

(T) Diversas evidências geomorfológicas, especialmente linhas de seixos re-trabalhados nos horizontes mais superficiais do solo (Figura 146), indicam semi-aridez amplamente distribuída na época glacial, em zonas de floresta moderna. O mapa de domínios naturais dessa época, desenvolvido por Ab'Sáber (1977: Paleoclimas 3) com base nestas e outras evidências, foi aceito como modelo geohistórico de padrões de vegetação no fim da época Würm-Wisconsin (Figura 147).

(U) A interpretação de mapas exploratórios de solos da região neotropical, especialmente os da FAO/UNESCO e do RADAMBRASIL, usando padrões regionais (Figura 148) e avaliando os solos em termos de capacidade em manter água e nutrientes continuamente disponíveis para a rizosfera de uma floresta durante longos períodos de clima seco (apoiados em observações em lugares mais secos no presente do que no passado), permite a confecção de um mapa que indica regiões de longa estabilidade de sistemas ecológicos de floresta tropical, baseadas em tipo de substrato (Tabela 4; Figuras 149-150; Quadro 21).

(V) A interpretação dos mapas de vegetação na região neotropical, usando observações sobre sistemas ecológicos completos, indica que além de savanas, caatingas, cerrados e outras formações abertas (que ocupam 15% da parte da Hiléia já mapeada pelo RADAMBRASIL), existem onze tipos diferentes de florestas tropicais reconhecíveis (Figura 151). Destas, apenas cinco (florestas em solos aluviais ricos ao lado das várzeas dos rios maiores, florestas abertas ricas e florestas densas em solos bons e terreno ondulado, florestas semidecíduas em terreno ondulado, e florestas úmidas de montanhas baixas) podem ser sinais de longa estabilidade dos sistemas ecológicos que representam, através de períodos climáticos desfavoráveis.

(W) Os refúgios florestais paleoecológicos na área neotropical (Figura 132), representados por isolinhas de probabilidade derivadas de sobreposição das informações paleoecológicas favoráveis das análises em (S), (T), (U) e (V), correspondem muito bem, em posição geográfica, com os centros corrigidos de endemismo subespecífico, mas não com os pontos de diversidade específica nas florestas neotropicais modernas (Figuras 152-153). A correlação é menor em oito centros com baixo número de subespécies endêmicas, solos jovens ou pobres, e maior grau de isolamento atual, e que assim poderiam representar ilhas de evolução divergente no presente (Cauca, Magdalena, Roraima, Ventuari, Marajó, Madeira, Tefé e Loreto). A correlação entre diversidade e paleoecologia é mínima, e parece que alta diversidade está mais relacionada com as condições ecológicas atuais (veja (L)). Assim, endemismo e diversidade são fenômenos muito diferentes nas florestas neotropicais, que

não deveriam ser confundidos em trabalhos biogeográficos, ecológicos, ou histórico-evolutivos sobre esses sistemas. Este fato, associado às indicações de que os fatores paleoecológicos examinados levaram principalmente à diferenciação genética só até o nível de subespécies geográficas, torna irrelevante a maioria das teorias e controvérsias sobre refúgios florestais quaternários na região neotropical. Pelos dados analisados aqui, esses refúgios nem levaram a especiação extensa, nem a uma multiplicação de diversidade específica local, mas sim serviram principalmente para gerar padrões regionais de endemismo ao nível de subespécies ou sêmiespécies. Tais refúgios deveriam ser definidos em termos das geociências e de estatística, sempre relacionados a uma certa época paleoecológica e discutidos em termos de arquiteturas genéticas e parâmetros ecológicos dos organismos em questão.

(X) Existe um modelo alternativo adequado para explicar muitos fenômenos de diferenciação biótica nas florestas neotropicais (biologia populacional com diferenciação parapátrica), já avançado de maneira elegante por diversos autores. As previsões desse modelo, de modo geral, não correspondem com os dados aqui apresentados, os quais contudo estão muito de acordo com modelos baseados em refúgios paleoecológicos. Entretanto, o modelo populacional serve para enfatizar a necessidade de estudos ecológicos maiores sobre mais organismos das florestas neotropicais, e ajuda a eliminar as falhas evidentes em muitas aplicações do modelo paleoecológico. Ao menos nos organismos estudados, que poderiam, em hipótese, sofrer diferenciação parapátrica, parece que o modo alopátrico de diferenciação tem dominado longos períodos da história evolutiva recente, com formação de subespécies em áreas menores do que as ocupadas atualmente por esses organismos.

(Y) São aqui identificadas 60 regiões neotropicais onde os modelos de paleoecologia e de biologia populacional prevêm diferentes padrões de endemismo e de diversidade nas borboletas analisadas. São regiões ricas no passado, mas com ambientes atuais mais pobres (que deveriam ter padrões bem formados de endemismo, mas baixa diversidade, pelo modelo paleoecológico, porém baixo endemismo pelo modelo populacional), ou então, regiões secas no passado mas muito ricas hoje (que deveriam ter baixo endemismo mas alta diversidade pelo modelo paleoecológico, porém alto endemismo pelo modelo populacional). Dados preliminares, de aproximadamente um terço dessas regiões, apoiam o modelo paleoecológico, mas as outras regiões devem ser visitadas para efetuar um teste dicotômico melhor das previsões e dos modelos. Também são previstas 33 áreas que atualmente poderiam apresentar grande riqueza e diversidade de subespécies endêmicas, com base nos seus caracteres de clima, paleoclima, solos e vegetação; são previstas ainda 104 subespécies a serem descobertas ou reconhecidas, nos grupos analisados no presente trabalho.

(Z) Os dados apresentados e analisados aqui já tiveram ampla aplicação em planejamento de prioridades para a implantação de unidades de conservação na região neotropical, pois tratam de fenômenos fundamentais tais como patrimônios genéticos existentes e suas distribuições, diversidade específica e ecológica, e parâmetros de sobrevivência de populações em áreas restritas. A base teórica de conservação das florestas neotropicais parece já bem fundamentada, mas a efetivação de áreas de fato preservadas ainda é muito lenta. Outras aplicações dos dados são previstas, tanto na ciência pura como em aplicação ao bem-estar do homem e ao futuro dos ambientes naturais neotropicais.

S U M M A R Y

GEOGRAPHICAL ECOLOGY AND EVOLUTION IN THE NEOTROPICAL FORESTS

Sufficient evidence was sought to permit a geographical definition of regions in the neotropical forest which retained a relative ecological stability and continuity, during the climatic fluctuations of the past 20,000 years. The known relationships among climate, topography, soils, vegetation and the processes of regional biotic evolution were taken into consideration in the development of two separate approaches to this question, one genetic and the other paleoecological. The results of these two approaches, when compared with each other, showed a high level of coincidence.

The genetic analysis was based on regional patterns of differentiation of the wing color-patterns in two groups of aposematic neotropical forest butterflies, Heliconiini and Ithimiinae (Nymphalidae). These two groups were chosen in preference to many other possible Lepidoptera, for the large quantity of biological, systematic and genetical information available on them, as well as for their clear geographic differentiation and their preference for restricted areas of humid forest (Table 1). Information about local populations and ecological conditions was obtained during 14 years of fieldwork, as well as visits to all major collections and a literature survey, giving a total of over a million biogeographical notes, for 3776 localities whose coordinates were determined (Appendix I), in 1519 quadrants (of 30' x 30') in the neotropical forests (Figures 1 and 3, Table 2). Bio-systematic revision of the 174 species in the Heliconiini and the first five tribes of the Ithimiinae (Diagrams 6-18, Appendix III) (plus three genera in a further two tribes) led to the choice of 123 species judged to be appropriate for quantitative biogeographical analysis, and the exclusion of 41 species and some races of seven of the chosen species (Diagram 3). Superimposition of the differentiation patterns of the analyzed species (Figures 5-84 and smaller maps in the middle of Figures 86-129) led to the recognition of 44 geographical regions with a sufficient number of associated subspecies (more than 10 for 41 regions, more than 5 for the other three more isolated areas), and enough geographical integrity, to permit isoline mapping of endemism. The lines were drawn from corrected endemism values, determined from the subspecies lists for each quadrant (Diagram 4; Appendix II) by a formula including a double correction for hybridization detected in any population normally endemic to the region whose value was being calculated.

Sheets were prepared for each of the 44 endemic centers, which showed projection maps for the distributions of all the entities associated with the center, maps of uncorrected and corrected isolines for endemism (the latter united in Figure 130), including separate maps for corrected endemism in Heliconiini and Ithimiinae; and maps of topography plus present climate, paleoclimate, natural domains in the later part of the last glacial period, soil classes, vegetation types, and probable forest refuges at the end of the Pleistocene, represented by isolines of probability, resulting from summation of the paleoecological data from the four preceding maps (united in Figure 132).

The data-set and its projection onto maps led to the following considerations of greater importance or generality:

(A) The association of subspecies to form polytypic species could be tested by their correspondence in minor details of pattern. When a subspecies was drawn,

with the necessary modifications, over a figure of another subspecies of the same species, it acquired a perfectly natural appearance, which was not true if it was drawn over a model of a subspecies of another species, which led to distortions in the proportions and changes in important details of the pattern.

(B) A number of difficulties which are inherent in adequate biogeographical investigation in the neotropical forests, usually lead to deficient coverage of the interfluvial regions; this results in sampling bias and spurious biogeographical patterns, which can only be corrected through the undertaking of transects which include the regions between rivers.

(C) Biogeographical coverage for the analysis of regional genetic differentiation tends to arrive at a constant limit of adequate density of data, when new work contributes as much to improvement of the regional patterns as to the "noise" level in these, in the form of anomalous local phenomena. This occurs when about a third of the quadrants in an endemic region have been sampled.

(D) At the species level, the fauna analyzed can be adequately divided into three principal biogeographical regions (Transandean, Amazonian Hylaea and Atlantic), with the Andean region also showing a high proportion of endemic species. Three additional subregions of the Hylaea, each with a smaller number of endemic species, already correspond to the distributions of some of the endemic subspecies, and a further ten subregions with very small numbers of endemic species (usually only one) correspond closely to the centers of endemism for subspecies recognized here. Of the 123 species mapped, only 13 occur in two of the principal regions, and eight in all three. The most primitive Ithomiinae occur in the Andes; the Transandean region shows an exaggerated proportion of Heliconiini, in a reduced number of species-groups.

(E) Fifteen species show an increased ecological amplitude (as indicated by altitude range occupied) in relation to their limited geographical distributions. Among the apparent reasons for this phenomenon are migration, occupation of marginal or peripheral environments (especially coastal mountains at the extremes of the Neotropics), special mimetic associations, and the fragile union of semispecies with different altitudinal optima. Five species with a broad geographic distribution but narrow ecological amplitude apparently maintain this state by continuous cycles of migration, colonization and rapid population growth. Heliconius erato and H. melpomene demonstrate a sharp break in abundance at 1200 m, apparently due to competition with H. clysonymus and H. cydno above this altitude.

(F) The altitudinal preferences of the species show a concentration between 200 and 1200 m, with a peak between 600 and 1200 m. This fact suggests a physiological adaptation to temperatures about 5°C lower than those which reign in most of the neotropical forests today. This adaptation may have been acquired during long periods of colder climate in the past.

(G) Traditional and recognizable physical and ecological barriers to the dispersal of neotropical forest organisms (wide rivers, high mountain ranges, open vegetation) seem to have at best an imperfect action in the species investigated, which are highly adaptable and manage to pass through most barriers with relative ease. The distributional limits of the subspecies may be conditioned by these barriers, in the absence of genetic barriers; but the latter represent the type most

often encountered between subspecies, usually showing little correlation with physical and ecological barriers.

(H) The regional distribution patterns of the biotas (projection maps) agree in two cases (Chimborazo and Sucre/Trinidad) with the pattern predicted for biotas relatively isolated on three sides; in 29 cases, with predicted patterns for biotas which were more compact in the past, with subsequent and variable dispersion of species along two (10 cases), three (12) or four (7) sides; in seven cases, with the pattern predicted for regions of some internal complexity of sub-centers; and in four cases (Magdalena, Marañón, Pantepui and Araguaia) with patterns indicating extensive disintegration into internal islands at present. These regional patterns are well adapted to quantitative analysis of endemism by isolines (the three centers with fewer than ten species were not analyzed, but Manaus/Guiana was examined in two separate parts).

(I) A majority of the centers of endemism show coherent patterns of regular isolines, indicating a high probability that they are also centers of evolution of the subspecific biotas analyzed. They also agree with the centers of endemism suggested by other authors for certain species of birds, lizards, trees and other organisms studied in the neotropical forests (Figure 134). The endemic centers generally include entities showing five to nine of the mimetic color-patterns recognized in the insects examined (the minimum is three, the maximum eleven). This is evidence in favor of long periods of coevolution of these animals in situ, in response to local ecological conditions in each center.

(J) Some of the endemic centers show distinct subunits, in extreme cases with appreciably different endemic faunas (but always sharing more than two-thirds of their resident subspecies). One center (Rio de Janeiro) is presently divided into two parts, almost identical in composition, by an extension (probably recent) of the Araguaia center.

(K) Genetic affinities can be detected between the organisms in different endemic centers, in some cases indicating faunas formerly united in ways highly inconsistent with present physical barriers and ecological conditions. These affinities (Figure 135) suggest both the existence of exceptional older ties (such as Rondônia with Huallaga and Napo) and different types of links in different periods in the past.

(L) Centers of endemism which are especially rich in associated species usually have large dimensions, appreciable ecological diversity, rich soils, and some internal complexity in the form of large subcenters. Centers with few species are usually small, sometimes with relatively unfavorable soils and climate in the present, and always with much internal subdivision into fragments too small to generate regional endemic biotas. Seven centers of the Andean slopes are especially rich in species. Five other centers, exceptionally poor in species even after taking into account size and internal continuity, all show obvious extremes and aberrations in climate. In general, species richness in the centers corresponds well with modern ecological factors, but their geographical position does not show such a correlation.

(M) The separate patterns of corrected endemism in Heliconiini and Ithomiinae are at times quite different from each other, especially in regions showing

environmental microheterogeneity - most evident where there are mosaics of sandy soils bearing dense forest (favoring the Heliconiini) with fine-textured basic soils bearing rich open forest (favoring the Ithomiinae). In large part, the differences seem to be due to dependence on different food-plants, both of the larvae and of the adults. The only difference in regional endemic patterns which would appreciably modify the picture for endemic centers (the great sharing of Ithomiinae but not of Heliconiini between Manaus/Guiana and Oyapock) is the opposite of that predicted by consideration of the ecological conditions in the intervening region (the interior of Suriname), which are more favorable to continuity in the Heliconiini.

(N) Certain species are able to pass through different types of barriers with great ease, thereby producing especially wide hybridization zones between subspecies. These and other species transform barriers into corridors for dispersal, accumulating near their edges and spreading laterally along them, eventually going around their extremities or crossing them in corridors of less unfavorable habitat (Figure 136). In this way, diffuse patterns of boundaries between adjacent biotas are formed, since the barriers serve as selective ecological filters. There exist many cases of very closely related species, including the mimetic pair Heliconius erato and H. melpomene, with distinct differentiation patterns, due to different population parameters and variations in behavior with relation to barriers. This results in the formation of incongruent hybrid zones, in accord with variable genetic barriers. Even with all of these variations in the establishment of genetic barriers between different members of adjacent biotas, the centers of endemism retain their general patterns of coherence.

(O) There exist various cases of "partial inundation" of one biota or subspecies by another - that is, an excessive genetical or geographical expansion of one at the expense of the other, suggesting that many present distributions should be larger or smaller than in the past, when the subspecies and biotas became fixed in greater isolation. The relative rarity of the phenomenon (40 cases cited among the 866 races analyzed) indicates that the process of inundation is probably fairly recent, and destined to increase with time.

(P) Some biogeographical anomalies were uncovered, represented by the existence of gene complexes in places far from their usual centers, almost always alongside areas of Amazonian savannas, of the sort which probably occupied larger areas in the past (considering their floral and faunal relationships between each other). These anomalies, which may represent phenomena of relict species or random colonization of areas recently reoccupied by forests, merit much more investigation.

(Q) The maps of uncorrected endemism, approximating species diversity in different areas, demonstrate clear maxima in isolated points disposed in rings on the peripheries of the endemic centers, where many subspecies already exist in hybridized populations. This pattern of diversity, confirmed by transects across several endemic centers, seems to be related to environmental microheterogeneity in certain peripheral zones, giving multiplication of microclimates, continuous secondary succession, and therefore greater opportunities for accommodation of different species (Figure 137). A number of species, almost all regarded as primitive in terms of morphology and phylogeny, are encountered almost exclusively in these

ecologically diversified peripheral communities. Thus, two phenomena are recognized: exalted peripheral diversity and marginalization of primitive taxa.

(R) The modern intertropical climate seems to be in large part analysable in terms of humid onshore winds, interacting with topography and influenced by meetings of air masses over the Amazon Basin. Its principal effect on tropical vegetation seems to occur through water availability (with some modifications near to oceans or at higher altitudes), which can be estimated by a combination of annual precipitation indices and length of the local dry season.

(S) The intertropical climate during the end of the last glacial period was characterized by a global reduction of temperature and rainfall, resulting in semi-arid conditions in many regions presently covered by forest (especially in the large interior depressions of the South American continent). It would seem that the predominant Atlantic winter winds came more from the northeast than today's; this fact, in interaction with the topography of the continent, gave rise to great differences in local climate with relation to that of today, favoring some areas which are dryer in the present, and drying others which are more humid now (Figures 144-145).

(T) Many different geomorphological indications, especially reworked (exogenous) stone-lines in upper soil horizons (Figure 146), indicate widely distributed semi-aridity in the late glacial period, in zones covered by forest today. The map of natural domains for this period, developed by Ab'Sáber (1977: Paleoclimas 3) based on these and other surface features, was accepted as a geohistorical model for vegetation patterns in the end of the Würm-Wisconsin glaciation (Figure 147).

(U) The interpretation of exploratory soil maps of the neotropical region, especially those of FAO/UNESCO and RADAMBRASIL, using regional patterns and classes (Figure 148) and evaluating the soils in terms of their capacity to maintain water and nutrients continuously available to the rhizosphere of a forest even during long periods of dry climate (supported by observations in areas dryer in the present than in the past), permits the drawing of a map which indicates regions of long-term stability of tropical forest ecological systems, based on the type of substrate (Table 4; Figures 149-150; Diagram 21).

(V) The interpretation of vegetation maps of the neotropical region, using observations on entire ecological systems, indicates that, in addition to savannas, caatingas, cerrados and other open formations (which occupy 15% of the part of the Hylaea already mapped by RADAMBRASIL), there exist eleven different recognizable types of tropical forest (Figure 151). Of these, only five (forests on rich alluvial soils alongside varzeas of larger rivers, rich open forests and dense forests on good soils and rolling terrain, semideciduous forests on rolling terrain, and humid submontane forests) could be signs of long stability of the ecological systems which they represent, through periods of unfavorable (dryer) climate.

(W) Paleoecological forest refuges in the Neotropical region (Figure 132), represented by isolines derived from superimposition of the favorable paleoecological information present in the analyses in (S), (T), (U) and (V), correspond very well in geographic position with the centers of corrected endemism in subspecies, but not with the places of high species diversity in modern neotropical

forests (Figures 152-153). The correlation is less good in eight centers which show a low number of endemic subspecies, young or poor soils, and greater present-day isolation than the others, and which thereby may represent islands for divergent modern evolution (Cauca, Magdalena, Roraima, Ventuari, Marajó, Madeira, Tefé and Loreto). The correlation between diversity and paleoecology is very small, and it seems that high diversity of species is more related to modern ecological conditions (see (L)). Thus, endemism and diversity are very different phenomena in the neotropical forests, and should not be confused in biogeographical, ecological or historico-evolutionary studies on these systems. This fact, coupled with the indications that the paleoecological factors examined led principally to genetic differentiation up to the subspecies level, makes most of the theories and controversies surrounding the question of neotropical paleoecological forest refuges irrelevant. According to the data analyzed here, these refuges did not lead to extensive species multiplication, nor to a large increase in local species diversity, but rather served to generate regional patterns of endemism at the subspecies or semispecies level. Such refuges should be defined in geoscientific and statistical terms, always related to a specific paleoecological period, and discussed in terms of genetic architectures and ecological parameters of the organisms in question.

(X) There exists an alternative model, adequate to explain many phenomena of biological diversification in the neotropical forests (population biology with parapatric differentiation), already advanced in an elegant manner by several authors. The predictions of this model, in general, do not coincide well with the data presented here on regional patterns of subspecific differentiation, which however are in agreement with models based on paleoecological refuges. However, the population model serves to explain many of the finer details presented here, and to emphasize the necessity for broader ecological study on a larger number of neotropical forest organisms; it also helps to eliminate many of the more obvious faults resulting from misapplications of the paleoecological refuge model. At least in the organisms studied here, which could in hypothesis undergo parapatric differentiation, it seems as if the allopatric mode of diversification has dominated long periods of recent evolutionary history, with the formation of subspecies in areas smaller than those occupied today by these organisms.

(Y) Sixty neotropical regions are identified here, in which the models of paleoecology and population biology predict different patterns of endemism and diversity in the butterflies examined. These are either regions which were favored in the past but show poorer environments today (which, by the paleoecological model, should show clear endemic faunas but in low species diversity, but according to the population biology model should show low endemism also), or else regions dry and deforested in the past but very rich today (which should show low endemism and high diversity by the paleoecological model, but high endemic values by the populational model). Preliminary data from about a third of these regions support the paleoecological model, but the other areas should be visited and analyzed in order to perform a better dichotomous test of the predictions and of the models themselves. Also predicted are 33 quadrants not yet sampled which should

show both high subspecies endemic values and high species diversity, based on the factors of climate, soils and vegetation observed in them today, and their favorable situation with respect to paleoclimate and geomorphology; and 104 subspecies which ought to be discovered or recognized in the future, in the groups analyzed in this work, on the basis of the regional patterns established.

(2) The data presented and analyzed here already have had wide applications in the planning of priorities for the implantation of conservation units in the neotropical region, for they deal with such basic considerations as existing gene stocks and their distributions, species and ecosystem diversity, and survival parameters for populations in restricted areas or under changing climatic regimes. The theoretical basis for conservation of the neotropical forest systems seems to be well established, but the effective preservation of these areas is still moving very slowly. Other applications of the data can be visualized, both in basic science (taxonomy and systematics, genetics, theoretical ecology, climatology, paleoecology) and in applied endeavors (land use planning, management of forest populations with economic interest, prediction of environmental impacts from the intervention in tropical forest systems by man) (Brown & Ab'Sáber, 1979: Paleoclimas 5). It is hoped that these application may be adequately developed, and that they prove in fact useful to others and beneficial to human welfare, now and in the future.

Campinas, São Paulo, Brasil - maio de 1979

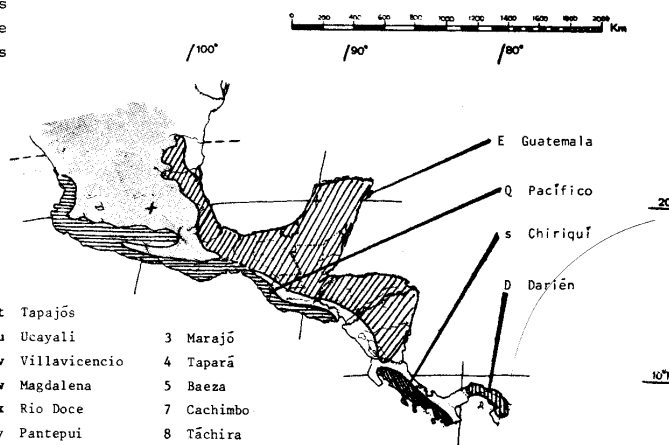


Keith S. Brown, Jr.

CHAVE E LEGENDA PARA AS FIGURAS 5-84 (páginas 58-101)

Letras usadas para os centros endêmicos
(assinalados de modo aproximado aqui) e
para os organismos associados com eles

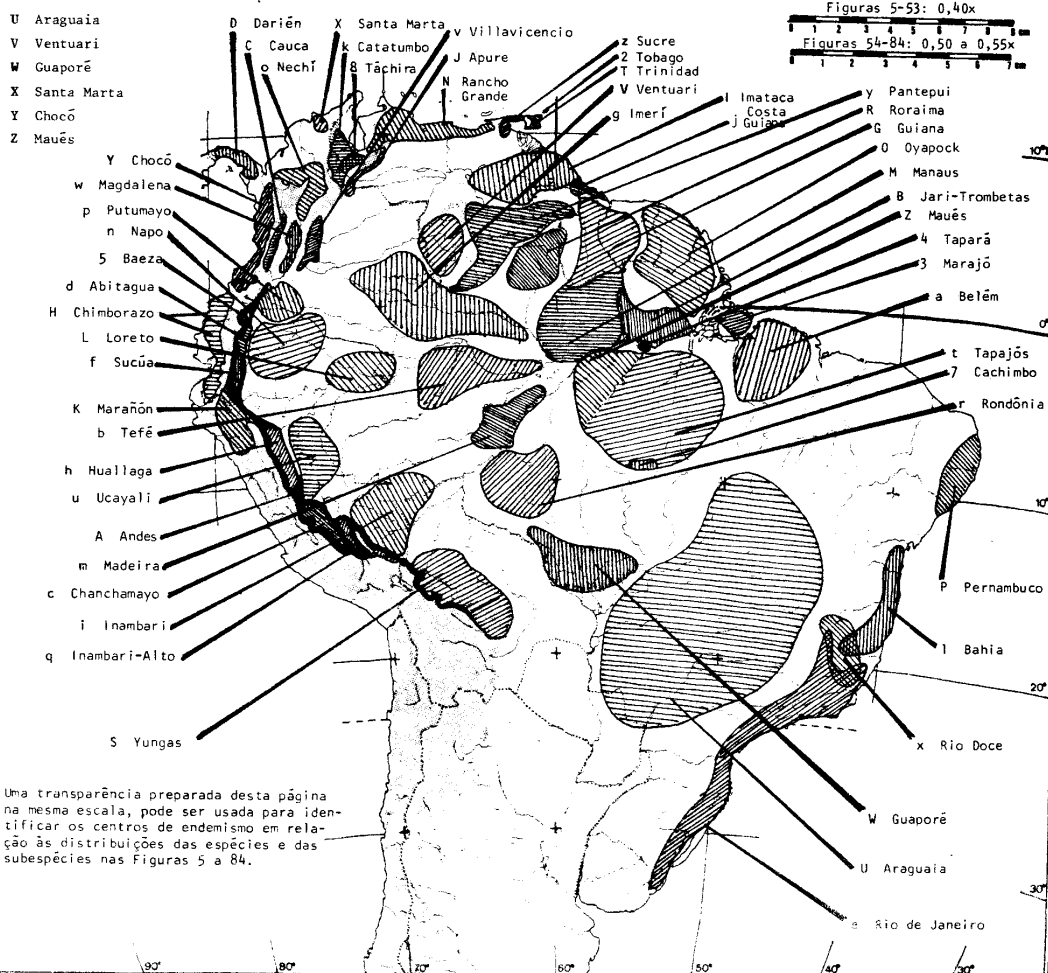
A Andes	a Belém	t Tapajós	3 Marajó
B Jari-Trombetas	b Tefé	u Ucayali	4 Tapará
C Cauca	c Chanchamayo	v Villavicencio	5 Baeza
D Darién	d Abitagua	w Magdalena	7 Cachimbo
E Guatemala	e Rio de Janeiro	x Rio Doce	8 Táchira
G Guiana	f Sucúa	y Pantepui	
H Chimborazo	g Imerí	z Sucre	
I Imataca	h Huallaga	2 Tobago	
J Apure	i Inambari		
K Marañón	j Costa-Guiana		
L Loreto	k Catatumbo		
M Manaus	l Bahia		
N Rancho Grande	m Madeira		
O Oyapock	n Napo		
P Pernambuco	o Nechí		
Q Pacífico	p Putumayo		
R Roraima	q Inambari-Alto		
S Yungas	r Rondônia		
T Trinidad	s Chiriquí		



ESCALA DAS BORBOLETAS

Figuras 5-53: 0,40x

Figuras 54-84: 0,50 a 0,55x



Uma transparência preparada desta página
na mesma escala, pode ser usada para iden-
tificar os centros de endemismo em rela-
ção às distribuições das espécies e das
subespécies nas Figuras 5 a 84.