

**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

IMPRESSO
DGA₆

Diretoria de Serviços Gerais
UNICAMP

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.

Dedico esta tese aos que suportaram minhas ausências durante as muitas e longas viagens de coleta de dados no campo: aos alunos de graduação e pós-graduação, aos colegas do Departamento de Zoologia que me substituíram nas aulas e na orientação, e especialmente aos meus filhos Eric, Julia, George e Elizabeth, e à minha esposa Kay, cujo paciente apoio me sustentou durante todos estes anos.

AGRADECIMENTOS

A base de dados que tornou possível esta tese foi obtida com a livre e agradável colaboração de todos os coletores, colegas e curadores destacados no início do capítulo de Materiais e Métodos; a eles e especialmente aos incluídos na Figura 1, devo a minha sincera gratidão.

Destaque especial é devido aos que facilitaram sobremaneira, em diversas épocas, os trabalhos de coleta de dados, providenciando infraestrutura, ajuda e informações científicas: Gordon B. Small (Panamá), o Dr. Ernesto W. Schmidt-Mumm (Bogotá), o Dr. Francisco Fernández Yépez e Juvenal Salcedo (Maracay), o Dr. Stephen S. Tillett (Caracas) e Malcolm Barcant (Trinidad). Ajuda especial nos trabalhos com coleções foi fornecida em várias épocas por R.I. Vane-Wright, P.R. Ackery e R.L. Smiles no British Museum (Natural History), os Drs. Lee D. e Jacqueline Y. Miller e Arthur A. Allyn no Allyn Museum of Entomology, e o Dr. Henri Descimon no Muséum National d'Histoire Naturelle. Várias pessoas adicionais providenciaram ajuda nos trabalhos de campo, em horas críticas, e também merecem meus agradecimentos: o Prof. Hipólito Ferreira Paulino Filho (UNESP-Araraquara), Claudionor e Paulo Cesar Elias (Linhares, Espírito Santo), Madre Raymunda Maureen (Cochabamba, Bolívia), Adolfo Bruno (Macapá, Amapá), o Dr. Koroku Negishi (Kanazawa, Japão), o Dr. Lawrence E. Gilbert (Austin, Texas), o Dr. Edwin O. Willis (Campinas), o Dr. O.H. Knowles (Porto Trombetas, Pará), e A.C.M. Cattaneo (Boa Vista, Roraima).

O Dr. Sergio Porto, e as secretárias administrativas Valéria de Souza e Maria Lúcia Gigolotti, da Coordenadoria Geral dos Institutos da UNICAMP, conseguiram, por seu apoio contínuo, que fosse realizada a última e mais importante viagem de campo, em janeiro e fevereiro de 1979.

Apoio logístico de grande importância nos trabalhos de campo foi fornecido por várias agências: entre elas destacam-se o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, o Museu Goeldi, a Força Aérea Brasileira, o Projeto Rondon (Campus Avançado de Humaitá), a Companhia de Mineração de Santarém, a Companhia de Mineração Rio de Norte, a Missão Evangélica da Amazônia (Boa Vista), o Instituto Lingüístico del Verano (Equador), as Irmãs de Santa Clara (Equador), a Fundação Brasileira de Conservação da Natureza e Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal - Departamento de Conservação da Natureza, e especialmente o Projeto RADAMBRASIL (doação dos volumes 5-18).

Apoio financeiro adicional para viagens no campo e a museus veio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (inclusive uma bolsa de Pesquisador-Conferencista no período 1968-1973), da Coordenação

do Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior - CAPES, do Conselho de Pesquisas e Ensino para Graduados da Universidade Federal do Rio de Janeiro, do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, do Banco Nacional do Desenvolvimento Econômico (FUNTEC 47 e 101), da Financiadora de Projetos - Fundo Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Contrato 140/CT), e do Centro de Pesquisas de Produtos Naturais da Universidade Federal do Rio de Janeiro; e, suplementando essas verbas em diversas épocas, da National Science Foundation (Grants GB 5389 X e XI), da Rockefeller Foundation, e da Carnegie Foundation (1964-1969), da Allyn Foundation (1973), da Royal Society of London (1974), e da Association for Tropical Biology (1979).

O incentivador o orientador inicial desta tese foi o Dr. Philip M. Shepard, F.R.S., do Departamento de Genética da Universidade de Liverpool, Inglaterra, que inicialmente me acendeu o interesse em padrões geográficos de diferenciação genética nos Heliconiini em 1971, durante um jantar no restaurante "O Maranhense" em Manaus, Amazonas. Colegas que contribuíram substancialmente à tese em todas as fases do seu desenvolvimento incluem o Dr. Woodruff W. Benson, que sempre aprimorou e fez evoluir minhas idéias pelo fogo da sua percepção ecológica, e ainda me acompanhou em muitos longos dias no campo e contribuiu com abundantes dados geográficos e ecológicos para as análises; o Dr. Michael G. Emsley, que me apresentou os aspectos biológicos e genéticos dos Heliconiini em Trinidad em janeiro de 1966 e sempre me ajudou no desenvolvimento de trabalhos sobre este grupo; o Dr. Romualdo Ferreira D'Almeida, que desempenhou papel semelhante com relação aos Ithomiinae, e o Prof. Olaf H.H. Mielke, que me orientou em todos os aspectos sistemáticos, morfológicos e biológicos dos Lepidoptera neotropicais; o Dr. John R.G. Turner, que foi um dos primeiros a sugerir os fenômenos aqui descritos, e tomou interesse especial no desenvolvimento desta tese desde o início, fornecendo críticas, dados abundantes e idéias novas; o Dr. Gerardo Lamas M., que primeiro desenvolveu um mapa de centros de endemismo e evolução para os Ithomiinae, e continuou a oferecer idéias e dados para esta tese até sua apresentação; o Dr. Heinz Ebert, que me deu livre acesso a sua vasta biblioteca e seu banco de dados sobre Lepidoptera neotropicais; o Dr. Jürgen Haffer, que forneceu bibliografia, comentários, e muitas idéias para a tese; o Dr. Ghilleen T. Prance, que ajudou em tudo que se relaciona com plantas e vegetação, e não perdeu a esperança de que este projeto fosse terminado quando mesmo eu a perdera; o Dr. Paulo E. Vanzolini, que abriu as facilidades do Museu de Zoologia da USP à minha utilização e discutiu muitos aspectos do projeto comigo em diversas épocas; o Dr. Hilton S. Pinto, que me ajudou a entender as complexidades de clima; o

Dr. Nelson Papavero, que ajudou muito na localização de topônimos, especialmente de coleções antigas; o Dr. Aziz N. AbSáber, que me deu orientação contínua nos últimos três anos sobre fatores de geomorfologia, paleoclima, geologia, pedologia e paleoecologia; o Dr. David Gifford, que orientou e corrigiu minhas idéias sobre solos, vegetação e preferências ecológicas dos Lepidoptera; o Dr. Igo Lepsch, orientador principal das partes pedológicas da análise; e o Dr. Gary Wetterberg, que forneceu quase todas as informações relacionadas com conservação de ambientes neotropicais. Sem os auxílios oferecidos por essas pessoas, a tese nunca teria chegado a ser escrita e apresentada na sua forma atual.

O manuscrito da tese foi cuidadosamente revisado pelos colegas Drs. Pierre C. G. Montouchet, Jocélia Grazia, Bernardo Beiguelman, Paulo F. Bührnheim e Jacques Vielliard e os Srs. Ivan Sazima e Thomas Michael Lewinsohn, que contribuíram com correções e aprimoramentos na linguagem, na gramática e na expressão, além de comentários luminosos sobre minhas idéias e interpretações.

O mapa-base original para as análises foi desenhado por Maria Isabel Agnello. Em diversas ocasiões, foi oferecida ajuda em datilografia e ortografia por Rita de Cassia Pires da Silva. Os desenhos de borboletas nas Figuras 5 a 84 foram muito facilitados pelas ilustrações em $\frac{2}{3}$ tamanho natural no catálogo de tipos de Heliconiini no Museu Britânico (Ackery & Smiles, 1976), pelas fotografias dos Tithoreini na tese de Gerardo Lamas M. (1973), e pelas ilustrações em Fox & Real (1971) e Takahashi (1973, 1978).

O Dr. Walter B. Mors incentivou o desenvolvimento deste trabalho durante o período antes a 1974, quando eu trabalhava com ele no Centro de Pesquisas do Produtos Naturais da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Apoio geral, em muitas fases do projeto, foi recebido do Dr. Paulo F. Bührnheim, chefe do Departamento de Zoologia da UNICAMP, que em diversas ocasiões me livrou de responsabilidades acadêmicas e administrativas para poder trabalhar nesta tese, e conseguiu auxílios para várias viagens no campo.

Agradeço especialmente, em último lugar, os meus pais, que pacientemente esperavam as minhas visitas por ocasião de algumas das viagens que ajudaram a financiar nos últimos anos, que me deram uma iniciação em trabalhos biológicos e que garantiram a manutenção do meu interesse em zoologia e ecologia durante toda uma formação e uma carreira em ciências exatas.

A todos os mencionados, ofereço minha gratidão pela sua ajuda, esperançoso de que o resultado atual seja recompensador dos sacrifícios e das bondades que oferecerem em forma de tempo, conhecimento, colaboração e dinheiro.

E R R A T A

Página	Linha	Onde se lê	Deveria ler	
xv (Índice)	Figura 120	p. 137	p. 132 (junto com Ventuari)	
xxix (Summary)	6	avallability	availability	
xxx	7 do fundo	endemicy	endemcity	
xxxi	3 de fundo	application	applicatons	
21 (siglas)	Hayward, 1936	HS	HP	
	Lamas, 1976b	LT	LS	(veja página 23 dos Apêndices)
	Sanders, 1904	SN	SD	
28	45 à esquerda	siringa	seringa	
	14 à direita	bonê	bonê	
33 (Figura 3)		ponto em 3-39dS	eliminar	
39 (Quadro 4)	Lista E	Tithorea harmonia ssp. nov.*	retirar asterisco	Retirar também as parênteses do asterisco em Tithorea harmonia Martina. O valor corrigido do quadrante permanece U -10.
		Melinaea menophilus ssp. nov.*	retirar asterisco	
		Hypothyria moebiusi moebiusi	acrescentar asterisco	
45 (Quadro 7)	isabella pavana	i. arcuata	i. arcuata	
47 (Quadro 9)	numata	robigus	acrescentar Da	
		ethra	acrescentar Fa	
		florida	floridus	
48 (Quadro 10)	melpomene	cognatus	cognata	
49 (Quadro 11)	clysonymus à esquerda	clysonymus	clysonymus	
70 (Figura 26)	no fundo	cognatus	cognata	
71 (Figura 27)	3-39dS		eliminar e	
96 (Figura 73)	daphnia	"r" para Humaitá	eliminar (ponto mais a norte para d. daphnia - erro).	
113 (Figura 96)	lista de espécies	ethilla melicerts	ethilla metalilis	
126 (Figura 109)	mapa de solos	legenda: "Veg (H,S,RDB)"	So (P/D,RDB)	(mapa superior à direita, em baixo)
137 (Legenda)	inferior à direita	porcentagem	percentagem	
157 (Quadro 19)	roda-pé	falta explicação do *	*Quadrantes visitados e amostrados por outros cientistas nos últimos anos (veja Figura 1).	
179	Parágrafo 3, linha 3	Cauca	Chocó	
181 (Figura 135)	legenda	dividido por 10	dividido por 17 (após redução)	
203	linha 18	Paes de Camargo	Paes de Camargo	
212	linha 17	que a acompanharem	que o acompanharam	
213 (Tabela 4)	última linha	desenvolvimento	desenvolvimento	
215 (Figura 150)	legenda	hacurado	hachurado	
217 (Quadro 21)	Volume 5, Belém	HG2 T(E)	W(F); e acrescentar, HI4 = I(B)	
219 (Figura 151)	Legenda, categoria 1	terno	terreno	
229	linha 31	ê	ê	
235	linha 2	esboçado	esboçada	
238	linha 2	Haffer (1964,	Haffer (1974,	
241	Brown & Ab'Sáber	coorelation	correlation	
247	Fox, 1953	..in the Ithomiinaein the Ithomiidae (Lepidoptera).	

APÊNDICES:

p.25: Falta o símbolo (⊕) para indicar quadrante sem valor positivo (linha 16).

p.115: Falta o nome de moebiusi no desenho de genitália à esquerda do desenho de mansuetus (no meio do grupo).

Comentários mais gerais:

(a) Todos os dados registrados para os quadrantes 3-72cN (San José del Cuavire) e 2-72aN (El Retorno) devem ser deslocados 30° para o oeste, localizando-se nos quadrantes 3-73d e 2-73b. Os dois quadrantes são negativos para todos os centros de endemismo. As mudanças afetam as posições de dados nas seguintes páginas e figuras: p.18 (Figura 1), p. 33 (Figura 3), p.64 (Figura 18), p. 65 (Figura 20), p. 70 (Figura 26), p. 71 (Figura 27), p. 72 (Figura 28), p. 78 (Figura 40), p.84 (Figura 51), p. 86 (Figura 53), p. 95 (Figura 71), p. 98 (Figura 77), p. 106 (Figura 89), p. 113 (Figura 96), p. 116 (Figura 98), p. 117 (Figura 100), p. 118 (Figura 101), p. 133 (Figura 116), p. 138 (Figura 121), e p. 147 (Figura 130).

(b) As áreas inundadas durante o ótimo climático foram incluídas nos mapas de paleoclima apenas nas Figuras 86, 87, 96, 101 e 129. Todas essas áreas foram reunidas na Figura extra na página 146A, que também reúne as áreas de maior pluviosidade durante o período glacial (ocupa Figura 144, página 205).

NOTAR BEM QUE ESTAS ÁREAS NÃO REPRESENTAM INVASÃO DO MAR, mas são todas regiões que tenham uma tendência sazonal de ficarem inundadas no presente, por serem de drenagem impedida. Supõe-se que, quando o mar era ainda mais alto que no presente, e a pluviosidade maior, essas áreas ficariam em baixo de água por períodos ainda maiores em cada ano.

(c) No retrabalhar de todos os dados para bater os Apêndices em forma final, foram descobertas diversas inconsistências no tratar de certas entidades invasoras em centros não nativos delas, assim dando erros nos cálculos de valores corrigidos para endemismo em diversos quadrantes. A vasta maioria desses erros faria pouca ou nenhuma diferença nos padrões quantitativos expostos nos mapas. Alguns, entretanto, levariam a ligeiras modificações nos contornos dos centros de endemismo. Uma lista destes segue abaixo:

Quadrante:	Centro:	Valor:	Deve ser:	Quadrante:	Centro:	Valor:	Deve ser:
1A-93cN	Guatemala	3 (3/0)	4 (3/1)	5-77cN	Chocó	3/2/1	5/4/1
9-80bN	Chiriquí	(8)	(10)	5-77bN	Chocó	6/6/0	4/4/0
9-82cN	Chiriquí	12 (3/9)	10 (3/7)	2-76dN	Putumayo	3/0/3	5/2/3
9-79aN	Chiriquí	(6)	(7)	2-74bN	Putumayo	-3/-1/-2	-1/1/-2
8-82aN	Chiriquí	10 (3/7)	8 (3/5)	1-77bN	Putumayo	8/3/5	10/5/5
8-83bN	Chiriquí	15 (7/8)	13 (7/6)	1-75aN	Putumayo	4/0/4	6/2/4
8-81bN	Chiriquí	-1 (-2/-1)	1 (0/1)	0-75dS	Napo	2/-1/3	-4/-1/-3
5-77cN	Chocó	3	5	3-78cS	Sucúa	4/2/2	5/3/2
6-60aN	Pantepui	1	-1	3-78dS	Sucúa	0/1/-1	2/1/1
7-65aN	Pantepui	-3	-1	6-77cS	Huallaga	6/1/5	8/3/5
9-61dN	Imataca	0	2	6-76cS	Ucayali	-9	-3
5-59aN	Manaus/Guiana	1	0	6-76dS	Ucayali	4/-2/6	0/-4/4
(elimina a projeção da isolinha para o norte)				10-76aS	Huallaga	1/-/1	3/-/3
3-67cN	Ventuari	0	2	9-76aS	Huallaga	4/1/3	5/2/3
	Imerí	2	0	9-75dS	Ucayali	10	8
(faz o centro Ventuari estender-se mais a SW)				16-68bS	Yungas	12	8
9-79bN	Nechí	(6)	(5)	4-61aN	Pantepui	8	(6)
5-52cN	Manaus/Guiana	(10)	(9)	1-80aN	Manaus/Guiana	0 (12)	-3 (11)
7-58cN	Manaus/Guiana	-2	-4	4-69aS	Loreto	-	1
	Imataca	-3	-1	4-70bS	Loreto	-	0 (4)
5-62dN	Pantepui	1	-	5-67cS	Tefé	0 (2)	2
	Roraima	-	1	14-40dE	Bahia	7	5 (7)
2-84aN	Ventuari	-1	-2	18-42b	Bahia	2 (6)	4 (6)
	Roraima	-	(2)	19-40c	Bahia	5 (9)	7 (9)
2-63aE	Roraima	(3)	(1)	20-43b	Bahia	5 (7)	7
	Ventuari	-2	-1	20-40a, 21-43c	Bahia	2 (4)	4
24-27E	Ric de Janeiro	1 (9)	3 (9)	21-42b	Ric de Janeiro	9 (13)	11 (13)

ÍNDICES

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

d. ÍNDICE DE QUADROS

Quadro 1: Fluxo de Atividades no Programa de Pesquisa desta Tese, 1966-1979.....	14
Quadro 2: Material Levado nas Excursões no Campo, de Uma a Seis Semanas.....	28
Quadro 3: Espécies não Incluídas nas Análises Quantitativas por Quadrante.....	35
Quadro 4: Listas Representativas para Cinco Quadrantes, com Valores Corrigidos e Não.....	39
Quadro 5: Fluxo de Elementos na Análise Quantitativa dos Dados Biogeográficos.....	41
Quadros 6 - 18: Revisões Blossistemáticas.....	44
6: <u>Heliconiini</u> : Gêneros Primitivos.....	45
7: <u>Eueides</u>	46
8: <u>Neruda</u> , <u>Laparus</u> , e <u>Heliconius</u> primitivos.....	47
9: <u>Heliconius</u> (continuação).....	48
10: <u>Heliconius</u> (continuação).....	49
11: <u>Heliconius</u> (continuação).....	50
12: <u>Tithoreini</u>	51
13: <u>Melinaea</u>	52
14: <u>Sais</u> , <u>Forbestra</u> e <u>Scada</u>	53
15: <u>Mechanitis</u>	54
16: <u>Napeogenes</u>	55
17: <u>Hypothyris</u>	56
18: <u>Epityches</u> , <u>Placidula</u> , <u>Garsauritis</u> , <u>Rhodussa</u> e <u>Hyaliris</u>	56
Quadro 19: Localidades Tradicionais de Coleta de Lepidoptera, dando Grandes Conjuntos de Exemplares em Coleções Públicas.....	157
Quadro 20: Épocas mais Favoráveis para Amostragem Intensiva de <u>Heliconiini</u> e <u>Ithomiinae</u> , em Diferentes Partes da Floresta Neotropical.....	159
Quadro 21: Classificação das Unidades de Solo nos Mapas da FAO/UNESCO e do RADAMBRASIL.....	216-217

e. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Sumário de Informações Recentes Obtidas sobre Ecologia Geográfica e Evolução de Lepidópteros nas Florestas Neotropicais.....	18
Figura 2: Cartões de Dados: Espécies, Subespécies, Localidades e Fontes (1977).....	23
Figura 3: Localidades Neotropicais com Dados Biogeográficos sobre Heliconiini e Ithomiinae, por Quadrante de 30' x 30'.....	33
Figura 4: Amostra de Tabela Grande de Espécies em Cada Localidade (1977).....	34
Chave e Legenda para as Figuras 5-84 (páginas 58-101).....	57
Figuras 5-84: Distribuições de Raças Geográficas e Preferências Altitudinais (§ = Espécie Monotípica)	
5: <i>Eueides procula</i>	58
6: <i>Eueides lineata</i> §, <i>E. libitina</i> e <i>E. emsleyi</i>	58
7: <i>Eueides lampeto</i> (parte).....	59
8: <i>Eueides pavana</i> §.....	59
9: <i>Eueides eanes</i>	59
10: <i>Eueides lybia</i> (parte).....	60
11: <i>Eueides tales</i>	60
12: <i>Neruda godmani</i> § e <i>Neruda metharme</i> (uma raça).....	61
13: <i>Neruda aoede</i>	61
14: <i>Heliconius hecuba</i>	62
15: <i>Heliconius xanthocles</i>	62
16: <i>Heliconius hierax</i> , <i>H. wallacei</i> (parte) e <i>H. nattereri</i> §.....	63
17: <i>Heliconius burneyi</i> (parte), <i>H. egeria</i> e <i>H. astraee</i>	63
18: <i>Heliconius numata</i>	64
19: <i>Heliconius ismenius</i>	65
20: <i>Heliconius pardalinus</i>	65
21: <i>Heliconius hecale</i>	66
22: <i>Heliconius atthis</i> § e <i>H. ethilla</i>	67
23: Superespécie <i>Heliconius cydno</i> (<i>H. cydno</i> , <i>H. pachinus</i> §, <i>H. heurippa</i> §, <i>H. timareta</i> , <i>H. luciana</i> , <i>H. elevatus</i> e <i>H. besckei</i> §).....	68
24: <i>Heliconius hecalesia</i> e <i>H. telesiphe</i>	69
25: <i>Heliconius hortense</i> § e <i>H. clysonymus</i>	69
26: <i>Heliconius melpomene</i>	70
27: <i>Heliconius erato</i>	71
28: <i>Heliconius sara</i>	72

29: <i>Heliconius demeter</i>	73
30: <i>Heliconius hewitsoni</i> § e <i>H. antiochus</i> (parte).....	73
31: <i>Heliconius eleuchia</i> e <i>H. congener</i>	74
32: <i>Heliconius sapho</i>	74
33: <i>Eutresis dilucida</i> § e <i>Roswellia acrisione</i>	75
34: <i>Patricia oligyrtis</i> e <i>Olyras insignis</i>	75
35: <i>Patricia derycillidas</i> e <i>Athyrtis mechanitis</i>	75
36: <i>Eutresis hypereia</i>	76
37: <i>Olyras crathis</i>	76
38: <i>Elzunia pavonii</i> § e <i>Elzunia humboldt</i>	77
39: <i>Tithorea tarricina</i>	77
40: <i>Tithorea harmonia</i>	78
41: <i>Melinaea mnasias</i>	79
42: <i>Melinaea marsaeus</i>	79
43: <i>Melinaea lilis</i> e <i>M. ethra</i>	80
44: <i>Melinaea ludovica</i>	81
45: <i>Melinaea maenius</i>	81
46: <i>Melinaea menophilus</i>	82
47: <i>Sais rosalia</i>	82
48: <i>Forbestra proceris</i> § e <i>Sais browni</i> §.....	82
49: <i>Forbestra equicola</i>	83
50: <i>Forbestra olivencia</i>	83
51: <i>Mechanitis polymnia</i>	84
52: <i>Mechanitis lysimnia</i>	85
53: <i>Mechanitis menapis</i> e <i>M. mazaesus</i>	86
54: <i>Scada kusa</i> §, <i>S. karschina</i> e <i>S. zibia</i>	87
55: <i>Scada zemira</i> § e <i>S. reckia</i>	87
56: <i>Epityches eupompe</i> § e <i>Garsauritis xanthostola</i>	88
57: <i>Placidula euryanassa</i> § e <i>Rhodussa cantobrica</i>	88
58: <i>Napeogenes peridia</i>	89
59: <i>Napeogenes cyrianassa</i> e <i>N. achaea</i>	89
60: <i>Napeogenes cranto</i> e <i>N. harbana</i>	89
61: <i>Napeogenes tolosa</i> e <i>N. aethra</i>	90
62: <i>Napeogenes stella</i>	91
63: <i>Napeogenes omissa</i>	91
64: <i>Napeogenes glycera</i>	91
65: <i>Napeogenes apulia</i>	92
66: <i>Napeogenes sylphis</i>	92
67: <i>Napeogenes pheranthus</i>	93
68: <i>Napeogenes inachia</i>	93

69: <i>Hypothesis ninonia</i>	94
70: <i>Hypothesis meterus</i> , <i>H. connexa</i> e <i>H. thea</i>	94
71: <i>Hypothesis fluonia</i>	95
72: <i>Hypothesis vallonía</i> e <i>H. semifulva</i>	95
73: <i>Hypothesis gemella</i> , <i>H. daphnis</i> e <i>H. mansuetus</i>	96
74: <i>Hypothesis moebiusi</i>	96
75: <i>Hypothesis lepieuri</i>	97
76: <i>Hypothesis mamercus</i>	97
77: <i>Hypothesis euclea</i>	98
78: <i>Hypothesis lycaste</i> e <i>H. anastasia</i>	99
79: <i>Hyaliris flammetta</i> [§] e <i>H. coeno</i>	100
80: <i>Hyaliris latilimbata</i>	100
81: <i>Hyaliris juninensis</i> [§] e <i>H. praxilla</i>	100
82: <i>Hyaliris oulita</i> e <i>H. leptalina</i>	101
83: <i>Hyaliris frater</i>	101
84: <i>Hyaliris antea</i> [§] e <i>H. excelsa</i>	101

Figura 85: Centros Qualitativos de Endemismo para Lepidópteros Aposemáticos da Floresta Neotropical, Primeira Aproximação (de Brown, 1977b).....	102
--	-----

Legenda para as Figuras 86-129.....	137
-------------------------------------	-----

Figuras 86-129: Mapas de Endemismo Corrigido (Ambos os Grupos, Heliconiini e Ithomiinae Separados), Endemismo não Corrigido, Projeção das Distribuições Geográficas (com Lista das Entidades Consideradas), Topografia + Clima Moderna, Paleoclima, Domínios Naturais de 13.000-18.000 Anos Atrás, Solos (Interpretativo), Vegetação, Refúgios Paleoecológicos e Condições de Preservação de Cada Centro Endêmico	
86: Guatemala e Pacífico.....	103
87: Chiriquí.....	104
88: Darién.....	105
89: Nechí.....	106
90: Chocó.....	107
91: Chimborazo.....	108
92: Cauca.....	109
93: Magdalena.....	110
94: Santa Marta.....	111
95: Catatumbo.....	112
96: Rancho Grande.....	113

97: Sucre/Trinidad.....	114
98: Apure.....	115
99: Villavicencio.....	116
100: Putumayo.....	117
101: Napo.....	118
102: Andes.....	119
103: Abitagua + Baeza.....	120
104: Sucúa.....	121
105: Marañón.....	122
106: Huallaga.....	123
107: Ucayali.....	124
108: Chanchamayo.....	125
109: Inambari.....	126
110: Yungas.....	127
111: Guaporé.....	128
112: Imataca.....	129
113: Pantepuí.....	130
114: Roraima.....	131
115: Ventuari.....	132
116: Imerí.....	133
117: Manaus + Guiana + Jari-Trombetas.....	134
118: Oyapock.....	135
119: Belém.....	136
120: Marajó + Tapará.....	137
121: Tapajós + Maués + Cachimbo.....	138
122: Rondônia.....	139
123: Madeira.....	140
124: Tefé.....	141
125: Loreto.....	142
126: Pernambuco.....	143
127: Araguaia.....	144
128: Bahia + Rio Doce.....	145
129: Rio de Janeiro.....	146

Figura 130: Centros de Endemismo na Região da Floresta Neotropical.....	147
---	-----

Figura 131: Refúgios Quaternários na Região da Floresta Neotropical, Terceira Aproximação (de Brown, 1977b: Acta Amazonica, 7).....	148
--	-----

Figura 132: Refúgios Paleoecológicos de Floresta Neotropical, no Fim da Época Glacial Würm-Wisconsin, Representados por Iso- linhas de Probabilidade de Longa Estabilidade de Sistemas Ecológicos de Floresta Úmida Tropical.....	149
--	-----

Figura 133: Padrões de Projeção para Biotas Regionais.....	173
Figura 134: Correlação Geográfica entre Centros de Endemismo para Borboletas, Aves, Lagartos e Árvores da Floresta Neotropical....	177
Figura 135: Afinidades Genéticas entre Centros de Endemismo na Floresta Neotropical.....	181
Figura 136: Maneiras de Ultrapassagem de Barreiras Físicas e Ecológicas..	186
Figura 137: Padrões de Diversidade e Endemismo nas Florestas Neotropicais...	194
Figura 138: Isoletas Anuais para a Região Neotropical.....	198
Figura 139: Cobertura Média Anual de Nuvens para a Região Neotropical, 1400h Local, 1967-1970.....	199
Figura 140: Cobertura Média de Nuvens em cada Mês para a Região Neotropical, 1400h Local, 1967-1970.....	200
Figura 141: Zonas Climáticas para a Região Neotropical, Baseadas em Número de Meses de Estação Seca por Ano, 1967-1970.....	201
Figura 142: Deficiências Hídricas Anuais para o Brasil.....	202
Figura 143: Variações de Temperatura, Formações Vegetais, e Nível de Água, nos Últimos 30.000 Anos, na Região do Lago Fúquene, a Norte de Bogotá, Colômbia (5°28' N., 73°44' W., 2500 m) (Van Geel e Van der Hammen, 1973) (de Brown, 1977b: Acta Amazonica, 7).....	204
Figura 144: Paleoclima: Correntes Oceânicas Importantes, Isotermas da Superfície do Mar, Células de Pressão, Ventos Predominantes, e Depressões de Temperaturas Continentais (para Áreas de 4° x 5°), para Julho e Agosto de 18.000 Anos Atrás (Gates, 1976), e Padrões de Pluviosidade sobre o Continente Sul-Americano e América Central Durante o Inverno nessa Época, Inferidos da Interação dos Ventos Úmidos com a Topografia. Os Contornos da Terra são Determinados por um Rebaixamento de 90 m no Nível do Mar.....	205
Figura 145: Os Mesmos Aspectos Climáticos da Figura 144, para Julho e Agosto do Presente.....	205
Figura 146: "Stone-Lines" em Horizontes Brasileiros (Rodovia Trans-Amazonica, Planalto de Roraima, Planície do Rio Catrimani).....	207

Figura 147: Domínios Naturais de 13.000-18.000 Anos Antes do Presente (Ab'Sáber, 1977; Brown & Ab'Sáber, 1979).....	209
Figura 148: Unidades de Solo na Região de Jarú, Rondônia, em Quatro Classificações e Escalas Diferentes (FAO/UNESCO, 1:5.000.000; RADAMBRASIL, 1:1.000.000; CEPLAC, 1:200.000; e Transecto de Amostras de 200 em 200 Metros, a 1:50.000).....	211
Figura 149: Classificação dos Solos Neotropicais, Seguindo os Critérios na Tabela 4.....	214
Figura 150: Solos da Região Neotropical, Classificados como Favoráveis (Preto) ou Aceitáveis (Hachurado) a uma Hipótese de Cobertura Florestal Contínua nos Últimos 20.000 Anos; Detalhes das Regiões no Interior do Suriname (A) e no Sul de Rondônia (B) nos Mapas Inferiores (de Brown & Ab'Sáber, 1979).....	215
Figura 151: Vegetação da Bacia Amazônica Brasileira (dos Mapas do RADAMBRASIL), Classificada em 14 Categorias.....	219
Figura 152: Sobreposição dos Centros de Endemismo Subespecífico para Lepidópteros Aposemáticos da Floresta Neotropical (Figura 130) e Refúgios Paleocológicos Neotropicais no Fim da Última Época Glacial (Figura 132).....	222
Figura 153: Sobreposição dos Centros de Endemismo para Lepidópteros, Aves, Lagartos e Árvores da Floresta Neotropical (Figura 134) e Refúgios Paleocológicos (Figura 132).....	223
Figura 154: Unidades de Conservação na Região Neotropical, Efetivas, Propostas, e Aqui Sugeridas.....	237

"Prestei-lhes atenção muito especial, tendo verificado que esta tribo, mais que qualquer outro grupo de animais, serviria para fornecer os dados que ilustrassem as modificações que todas as espécies sofrem na natureza, sob condições modificadas do meio. Esta superioridade acidental é devida, em parte, à simplicidade e distinção dos caracteres específicos dos insetos e em parte à facilidade com que se pode coligir e colocar lado a lado série muito copiosa de espécimes. A separação dos caracteres específicos é provavelmente devido ao fato de que todos os sinais superficiais de modificação de organização são exagerados, e se tornam bem evidentes porque afetam a nervação, a forma e cor das asas, caracteres que, como todos os anatomistas acreditam, são expansões da pele em torno dos orifícios respiratórios do tórax dos insetos. Tais expansões são revestidas de pequeníssimas penas ou escamas, coloridas e formando desenhos regulares, que variam de acordo com a mais tênue alteração das condições a que ficam expostas as espécies. Pode-se dizer, portanto, que nestas membranas expandidas a Natureza escreve, como numa tábua, a história das modificações das espécies, de tal maneira que aí se registram todas as modificações de organização. Além disso os mesmos desenhos coloridos das asas mostram, de modo geral, os grupos de parentesco das espécies, com a maior regularidade. Como as leis da Natureza devem ser as mesmas para todos os seres, as conclusões fornecidas por este grupo de insetos devem aplicar-se a todo o mundo orgânico. Portanto, o estudo das borboletas - criaturas escolhidas como tipos de levandade e frivolidade - em vez de ser menosprezado, será um dia valorizado como um dos ramos mais importantes da ciência biológica."

Henry Walter Bates, "A Naturalist on the River Amazons" (Traduzido por Candido de Mello-Leitão); Brasíliana, Série 5, Volume 237, Companhia Editora Nacional, Rio de Janeiro, 1944, tomo 2, páginas 330-331.

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 3776 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 nomeado 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 das 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 das 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 se parece 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 círculo 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 a 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* na não de *Heliconiini* entre os centros Manaus/Guiana e Oyapock) é o oposto do que se previu 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 recobertas 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, confinado 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 caracterizou-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 semiespécies. 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 preservação das florestas neotropicais em áreas restritas. A base teórica de conservação de áreas de fato preservadas parece já bem fundamentada, mas a efetivação prevista, tanto na ciência pura como em aplicação ao bem-estar do homem e ao futuro dos ambientes naturais neotropicais.

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 eposematic neotropical forest butterflies, Heliconiini and Ithomiinae (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 Ithomiinae (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 Ithomiinae; and maps of topography plus present climate, paleoclimatic, 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 areas 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 Sacre/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) Paleoeological forest refuges in the Neotropical region (Figure 132), represented by isolines derived from superimposition of the favorable paleoeological 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.

(Z) 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.

INTRODUÇÃO

A Biogeografia é uma ciência antiga, frequentemente associada com a Sistemática Zoológica e Botânica e com a Ecologia e Evolução (Andrewartha & Birch, 1954). Até há dez anos desenvolvia-se com relativa morosidade, seja por causa da ênfase exagerada dada à descrição e à nomenclatura especializada (Udvardy, 1969), seja pela falta de uma base teórica, universalmente aceita, que permitisse previsões e generalizações científicas. Os métodos de trabalho e de análise freqüentemente apresentaram-se muito empíricos, e cada cientista adotava uma maneira própria, às vezes até muito criativa, de apresentar seus dados e interpretações. Por conseguinte, a Biogeografia como ciência era muito artesanal, e foi merecidamente criticada por suas "teorias" narrativas e não testáveis, e pelas afirmações particularizadas de cada investigador sobre a história de grupos biológicos isolados (Ball, 1976).

Um interesse científico muito mais amplo, recentemente ressurgido nesta ciência (Pittkau *et al.*, Eds., 1969; Mayr, 1970; MacArthur, 1972; Cox, Healey & Moore, 1973; Meggers, Ayensu & Duckworth, Eds., 1973; *The Journal of Biogeography*, Blackwell's, Oxford, com início em 1974), deve-se em grande parte às revelações espetaculares de três teorias difundidas na segunda metade da década de 1960-1970:

- (1) A análise quantitativa de equilíbrio insular (MacArthur & Wilson, 1967), e a extensão da mesma até comunidades continentais (Rosenzweig, 1975);
- (2) As descobertas de tectônica de placas em escala global, indicando a existência de ligações antigas entre continentes e caráter insular de subcontinentes, até há 50.000.000 de anos ou menos (Kurtén, 1969; Dewey & Horsfield, 1970; Dietz & Holden, 1970; Keast, 1971; Raven & Axelrod, 1972);
- (3) A sugestão de evolução relativamente recente em refúgios ecológicos tropicais durante flutuações climáticas no Quaternário (Moreau, 1966; Haffer, 1969; Hall & Moreau, 1970; Vanzolini & Williams, 1970; Vanzolini, 1970).

Estas novas perspectivas, juntamente com técnicas modernas de análise quantitativa, provocaram uma apreciação mais profunda da importância dos fenômenos fundamentais de dispersão e de vicariância na geração de padrões biogeográficos (Croizat, 1964; Udvardy, 1969; Croizat, Nelson & Rosen, 1974; Croizat, 1976), e revolucionaram o campo prosaico da Biogeografia. Surgiram explicações de muitos fenômenos, antes enigmáticos, relacionados à distribuição e à diferenciação de espécies de plantas e animais bem como de biotas inteiras. Além disso, a extrapolação das teorias levou a previsões sobre afinidades filogenéticas entre organismos vicariantes, preferências ecológicas de várias espécies, números e tipos de espécies esperados em áreas limitadas, compartilhamento de recursos por espécies potencialmente concorrentes, padrões geográficos de evolução, e até sobre os organismos e caracteres específicos a serem esperados em regiões ainda pouco exploradas (as regiões mais importantes e interessantes também foram previstas pelas mesmas extrapolações). Trabalhos experimentais e de campo, realizados recentemente em muitas partes do mundo, confirmaram com freqüência

essas previsões da nova Biogeografia.

A situação especial de ilhas marítimas facilita uma elegante análise matemática de padrões biogeográficos (Holloway, 1970, 1973). Essa análise é mais complicada em áreas continentais (Holloway, 1969, 1974) devido, principalmente, à definição menos clara das barreiras à dispersão de organismos. Em áreas continentais, é freqüente a observação, em certos locais ou faixas de contato, de mesclas de patrimônios genéticos característicos de populações vicariantes, que possivelmente divergiram entre si durante períodos de maior isolamento no passado. Entretanto, o conceito de vicariância e a teoria de equilíbrio insular, tomados juntamente com o modelo de refúgios ecológicos que variavam em tamanho através das épocas passadas, permitem o desenvolvimento de uma nova visão dinâmica e quantitativa de biogeografia continental (Turner, 1977). Esta visão associa espaço, tempo e forma em um sistema unificado e teórico (Croizat, 1964), permitindo a padronização de métodos e a previsão de fenômenos ainda desconhecidos.

Em regiões continentais identificáveis como centros de alto endemismo de biotas especializadas no sentido ecológico e evolutivo, os processos biológicos locais possivelmente não teriam sofrido as variações temporais que são inevitáveis em pequenas extensões de terra isolada (Willis, 1974; Diamond et al., 1976). Portanto, os mecanismos ecológicos que eventualmente operaram sobre as biotas nestes centros, na evolução de formações vegetais dominantes (associações características de plantas diferenciadas) ou animais (conjuntos miméticos ou redes características de consumidores em diferentes níveis tróficos, com uma interdependência afinada, delicada e identificável), teriam uma importância biológica fundamental (Brown, Sheppard & Turner, 1974; Papageorgis, 1975; Gilbert, 1977, 1979; Brown, 1978; Benson, 1978).

A identificação de regiões de relativa estabilidade ecológica deve ser possível, através de estudos comparativos das zonas de endemismo biótico e de contato secundário de espécies politípicas ou de superespécies, de formações vegetais e animais locais e características, de geomorfologia, paleoclimatologia, palinologia e pedologia. Hoje, nas regiões neotropicais de altitudes baixas e médias, os ambientes de floresta úmida estão pouco aquém de seu máximo de expansão, estando ausentes (quando não eliminados pelo homem) somente em áreas limitadas, de solos impróprios ou de baixa pluviosidade (estas áreas estão servindo de refúgios ecológicos atuais para as biotas adaptadas a suas condições severas; Brown & Benson, 1977). Muitas regiões de clima ou solo menos favorável apresentam florestas semi-caducifólias, que, nas épocas frias ou secas, perdem sua integridade; os ambientes úmidos reduzem-se a poucas áreas mais protegidas, tipicamente ao redor de água permanente. Essas manchas de vegetação mais estável freqüentemente agem como micro-refúgios climáticos para as espécies de flora e fauna adaptadas às condições de floresta úmida. Esses organismos se concentram ou continuam em atividade apenas nesses locais, espalhando-se novamente ou voltando a crescer e reproduzir-se através da floresta inteira durante as épocas mais chuvosas ou quentes. Assim, é possível perceber diferenciação nas populações e nas comunidades em diferentes partes da mesma região de floresta semi-caducifólia

em caracteres ou associações entre espécies, que tenham alto valor adaptativo. Como exemplos de tal diferenciação microgeográfica, podem ser citados dois casos ainda não completamente investigados, mas muito sugestivos, da região de Campinas, São Paulo:

(1) No Horto Florestal de Sumaré, a borboleta *Heliconius erato phyllis* usa e prefere, como planta de alimentação para suas larvas, *Passiflora (Plectostemma) misera*, uma espécie de ampla distribuição na América do Sul, aceita como alimento por quase todas as populações de *H. erato*. Não foi observada oviposição nas plantas simpátricas, *P. (Granadilla) miersii* e *P. (G.) alata*, mas *P. (P.) suberosa* é ocasionalmente atacada. Em Barão Geraldo, 20 Km para o leste, *H. e. phyllis* prefere esta última espécie, também usando *P. (G.) miersii*. Em Valinhos, 20 Km ao sudeste de Barão Geraldo, *H. e. phyllis* usa *P. (G.) alata* (cujas folhas são sumariamente rejeitadas por quase todas as outras populações da espécie); e *P. (G.) sidaeifolia* (também usada por *H. e. phyllis* no Rio de Janeiro, mas não satisfatória para o desenvolvimento de populações de Campinas, Sumaré, ou do norte do Brasil). A adaptação rápida a condições locais de alimentação disponível, nessas populações próximas mas semi-isoladas, é suficientemente forte para não ser diluída apreciavelmente pelo fluxo gênico entre essas populações, que ocorre no fim da época chuvosa (março a maio), quando fêmeas jovens de *H. e. phyllis* espalham-se por toda a região (ver Brown & Mielke, 1972: 4).

(2) Em nível de comunidades, as plantas disponíveis para a alimentação das larvas de Heliconiini (Passifloraceae) e Ithomiinae (Solanaceae e Apocynaceae: Echioideae) são diferentes e são compartilhadas entre essas fitófagos de maneiras diversas, nas três regiões mencionadas acima. Por isso, as abundâncias relativas das espécies de plantas e animais que compõem essas subcomunidades são inteiramente distintos, nas três áreas de estudo. Além disso, as características morfológicas das folhas, flores e frutos, os hábitos de crescimento das plantas, e as proporções de certos genes que determinam elementos menores de padrão de cor e de comportamento nas populações dos lepidópteros, diferem entre os três sítios, às vezes de modo compreensível apenas por intermédio de estudos das relações mutualísticas, competitivas, parasíticas e antagônicas entre os elementos das subcomunidades (K. Brown, J. Vasconcellos Neto e R.F. Monteiro, estudos em andamento).

Esses exemplos de evolução adaptativa de sistemas, na presença de barreiras ao fluxo gênico entre locais próximos durante nove meses de cada ano, promovidas por condições rigorosas de clima, podem parecer triviais ou óbvios. Servem, entretanto, como modelos para entender os processos de diferenciação de biotas vicariantes durante períodos longos de clima analogamente desfavorável no passado. Aliás, é fácil aceitar que semelhantes processos de expansão e de contração de áreas ocupadas por populações de espécies silvestres tivessem operado em escala muito maior, durante os grandes ciclos climáticos do Quaternário. Nos longos períodos de frio ou de seca, devem ter ocorrido extinções em grande escala das espécies silvícolas, nas regiões mais secas ou ensolaradas. Para as populações que ocupassem zonas de clima mais favorável, de extensão suficientemente grande

para não sofrerem também extinção (Willis, 1974), seria possível uma evolução determinada por condições e comunidades locais (Turner, 1977). Estudos recentes na região neotropical indicam que tudo isso provavelmente teria ocorrido, pelo menos para comunidades de aves (Haffer, 1967, 1969, 1970a, 1970b, 1974, 1975, 1978), répteis (Vanzolini & Williams, 1970; Vanzolini, 1970, 1973), vertebrados de modo geral (Müller, 1972, 1973), moscas de frutos (Spassky *et al.*, 1971; Winge, 1973), árvores da floresta (Prance, 1973, 1977, 1979), orquídeas (Dodson, comunicação pessoal) e outras plantas menores (Morley, 1975; Forero, 1976; Lleras, 1978; Steyermark, 1979), e borboletas aposemáticas (Lamas M., 1973, 1976a; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Brown, 1976a, 1977a, 1977b; Brown & Ab'Sáber, 1979).

Muitas teorias têm sido aventadas (Pianka, 1966; MacArthur, 1972: 169-238) para tentar explicar a existência de uma grande diversidade de espécies dentro da floresta neotropical, hoje praticamente contínua e com poucas barreiras ecológicas evidentes. Essas teorias, às vezes mutuamente exclusivas e quase sempre propostas na relativa ausência de grandes conjuntos de dados reais sobre essa "diversidade", tornam-se ainda mais paradoxais quando se percebe que muitas das espécies variam em conjunto, mostrando transições abruptas para outros conjuntos relacionados mas diferenciados (compostos de equivalentes taxonômicos ou ecológicos), em regiões sem evidentes barreiras ecológicas de importância suficiente para justificar tal vicariância profunda. Algumas das hipóteses levantadas, tanto no geral como no caso específico de lepidópteros tropicais, para justificar o alto grau de heterogeneidade da flora e da fauna da floresta tropical, são: longa estabilidade de habitat (Fischer, 1960; Margalef, 1968); aumento de competição (Dobzhansky, 1950); aumento de predação com diminuição de competição (Paine, 1966; Janzen, 1970); rios e enchentes como barreiras efetivas (Sick, 1967); mosaicos de solos e de climas no presente (Benson, 1979); aumento de produtividade primária com redução de competição entre consumidores (Connell & Orias, 1964); exageradas restrições ecológicas de espécies (Klopfer & MacArthur, 1960, 1961; Ricklefs & Cox, 1972; Masters, 1973) junto com micro-diversidade de habitats (MacArthur, 1964); aumento de taxas de especiação e diminuição de taxas de extinção (MacArthur & Wilson, 1967); imprevisibilidade de macroclima e do ambiente biótico levando a aumento da instabilidade de populações locais e facilidade de acomodação de novas populações e espécies (K. Brown & D. Gifford, em preparação); movimentos orogênicos durante o terciário (Emsley, 1965); espigões de habitat diferente entre vales tropicais (Mayr & Phelps, 1967; Janzen, 1967); mistura de subespécies seguida por isolamentos aleatórios em espaço e tempo (Sevastopoulo, 1974); diferenciação genética ao longo de gradientes ecológicos ou climas (Endler, 1977); e deslocamento de caracteres por pressão de mimetismo batesiano (Vane-Wright, Ackery & Smiles, 1975). Não há dúvida que cada um destes mecanismos poderia ser admitido em diversos organismos e diversas épocas específicas. Nesta tese avalia-se, à luz de dados biogeográficos e geocientíficos abundantes, um outro mecanismo que tem sido aplicado recentemente a uma larga gama de espécies, famílias, ordens e filos de animais e de plantas da floresta, sendo, por isso, amplamente debatido hoje: o modelo de refúgios ecológicos durante o Quaternário (Vanzolini, 1973; Haffer, 1974; Simpson & Haffer, 1978).

Essa avaliação é feita através de análise quantitativa de dados biogeográficos e ecológicos, e sua correlação entre si e com informações sobre paleoecologia. Pretende-se assim investigar a evolução e a estruturação de comunidades na floresta neotropical. São usados, como organismos indicadores ecológicos e evolutivos, diversos grupos de lepidópteros silvícolas, especialmente os que formam complexos animais (conjuntos de mimetismo). A análise numérica e sistemática de um grande número de espécies e subespécies vicariantes, com variados padrões de cor mimética e parâmetros ecológicos e populacionais, permite a redução da importância relativa dos fatores intrínsecos das espécies individuais usadas na análise, com correspondente valorização de fatores extrínsecos e comunitários, com importância ao nível de biotas inteiras. Sugere-se um número médio de centros de endemismo biótico, provavelmente mais dos que realmente existam para alguns grupos, menos do que em outros, mas próximo ao número que deve ser detectável na maioria dos componentes das biotas silvícolas, de capacidade média de dispersão e razoavelmente bem adaptados a condições de floresta úmida (Brown, 1976a). Estes elementos demonstram padrões paralelos de diferenciação, possivelmente ligados a sua fragmentação em comunidades bióticas dentro de refúgios ecológicos de condições úmidas, durante o Quaternário. Esta análise indica a existência de alguns centros de diferenciação não detectados por outros autores que trabalharam com grupos taxonômicos mais restritos (espécies ou gêneros), menos estudados sistemática e biologicamente, ou mais móveis ou tolerantes a condições ecológicas outras que as da floresta úmida ideal. A maioria dos centros apontados aqui deve representar biotas inteiras que, não estando aparentemente isoladas efetivamente no presente por barreiras fisiográficas evidentes, evoluíram em harmonia com condições locais durante períodos de clima mais seco no passado recente (Ab'Sáber, 1977; Brown & Ab'Sáber, 1979).

Aqui são complementados e completados os dados já publicados sobre padrões de diferenciação na tribo Heliconiini (Brown & Mielke, 1972; Brown & Holzinger, 1973; Brown & Benson, 1974, 1975a, 1975b, 1977; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Brown, 1976a, 1976b, 1977a). Também são analisadas as distribuições de membros de um outro grupo numeroso em espécies, relativamente bem estudado, de borboletas aposemáticas e miméticas das florestas neotropicais: a subfamília Ithomiinae (Nymphalidae), tratada de forma preliminar em Brown (1977b, 1977c) e Mielke & Brown (1979). A análise quantitativa relatada aqui levou à transferência de algumas formas para centros de endemismo diferentes dos sugeridos nas análises publicadas anteriormente, sempre de acordo com suas distribuições reais que iam aparecendo com o acúmulo de mais dados biogeográficos. O conjunto usado aqui abrange 123 espécies e 866 subespécies geográficas, de um total de 164 espécies examinadas pertencentes a seis tribos inteiras mais três gêneros de outras duas tribos; um total de 1014 subespécies, semiespécies ou espécies isoladas (só 10) foram associadas com 44 centros de endemismo determinados por isolinhas corrigidas por hibridização (Brown & Ab'Sáber, 1979). Esses centros empíricos poderiam corresponder a refúgios ecológicos de floresta que, em tempos passados, provocaram a vicariância em antigas espécies silvestres, ampla e continuamente distribuídas (como hoje) nas

florestas neotropicais, resultando num isolamento local de populações e dando origem a subespécies ou até a novas espécies. Esta correlação é testada aqui para cada um dos centros de endemismo, usando dados das geociências independentes e relevantes em cada caso (paleoclima, palinologia, geomorfologia, pedologia).

As formas diferenciadas, em tempos mais recentes, teriam se expandido e encontrado em áreas novamente ocupadas por floresta, entrosando-se com a formação de estreitas zonas de contato secundário ou hibridização (Turner, 1971a). As características dessas zonas (localização, largura, e composição populacional) variam de espécie para espécie (Brown, Sheppard & Turner, 1974), dependendo de parâmetros ecológicos em cada caso (grau de diferenciação e isolamento reprodutivo, e mobilidade). Sua localização geral, entretanto, é surpreendentemente constante através das biotas inteiras. O programa de delimitação quantitativa de centros de endemismo aqui apresentado permite a identificação simultânea tanto desses centros, como das zonas de hibridização. Estas zonas, presumivelmente não florestadas no passado, teriam servido de barreiras à dispersão das formas durante o processo de diferenciação nos refúgios ecológicos de floresta úmida.

Entre os lepidópteros da floresta neotropical, muitos grupos apresentam-se como possivelmente aptos para uma análise de padrões de diferenciação geográfica (Tabela 1). Desses grupos, os Heliconiini e Ithomiinae são as escolhas mais indicadas, tanto por suas características ecológicas e sua abundância, quanto pelo alto nível de conhecimento sistemático e biológico dos grupos. Foi exatamente nesses dois grupos de lepidópteros que fora sugerido, há muitos anos, a possível importância de refúgios florestais Quaternários na diferenciação de animais neotropicais (Fox, 1949; Turner, 1965). Sua taxonomia, bionomia, genética e distribuição são relativamente bem estudadas, se comparados com outros grupos possíveis para análise. Algumas espécies, tais como *Heliconius erato*, *H. ismenius/numata*, *Tithorea harmonia*, *Melinaea lilis/ethra*, *Mechanitis polymnia*, *M. lysimnia*, e *Hypothyris euclea*, podem ser encontradas em uma ou outra de suas numerosas subespécies em quase qualquer localidade de floresta neotropical, desde o México até o norte da Argentina. Isto fornece uma abundância de dados biogeográficos, tanto antigos como novos, bem como sólidas informações ecológicas e sistemáticas sobre um grande número de espécies politípicas, o que é necessário para uma análise biogeográfica com alto nível de confiança (Haffer, 1974: 7). A diversidade dos grupos permite a utilização de dados coletados em diversos ambientes e em todas as partes da região Neotropical, levando simultaneamente à derivação de padrões estatísticos globais de centros de endemismo e de zonas de hibridização, e ao reconhecimento de padrões individuais de espécies indicadoras de diferentes preferências ecológicas, parâmetros de dispersão, e arquiteturas genéticas.

Mais importante ainda, as espécies dos dois grupos associam-se entre si e com outros grupos de lepidópteros de diversas famílias, protegidos ou não contra predação por vertebrados, com a formação de complexos miméticos (três a seis ou mais em cada região; Papageorgis, 1975), que podem ser considerados como formações animais ("faunações", Udvardy, 1969), com significado ao nível comunitário (especialmente quando são considerados também os outros insetos e as plantas com os

TABELA I
COMPARAÇÃO ENTRE AS UTILIDADES DE VÁRIOS GRUPOS DE
LEPIDÓPTEROS PARA UMA ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA QUANTITATIVA

Categorias	Mimético?	Estudo sistemático	Estudo biológico & ecológico	Estudo zoológico & gráfico	Conhecimento evolutivo	Bem diferenciado?	Prefere floresta úmida?	Material abundante?	Comportamento drástico?	TOTAL
Heliconiini	+	3(abc)	5(abode)	5	5	5	6	5	+	34++
Ithomiinae	+	4(afgh)	4(afij)	4	4	5	5	5	+	31++
Papilionidae:										
Troidini	+	4(ano)	3(aopqr)	4	4	5	5	5	±	30+
Morphinae	-	4(ak)	3(lm)	5	4	4	3	5	-	28--
Charaxinae	±	5(a)	3(t)	4	4	3	3	3	-	25-
Callicorini	±	3(u)	2(v)	4	4	4	3	4	±	24
Phyciodes	±	5(wx)	2(y)	3	4	3	4	3	-	24-
Hesperioidae	-	4(xa')	2(b')	3	4	2	2	3	-	20--
Satyrinae/ Brassolinae	±	3(c')	2(d')	3	4	3	1	3	±	19

Cada categoria é avaliada entre 1 (menos) e 5 (mais), ou +/- . O total máximo é 35++.

Algumas informações ecológicas gerais encontram-se para todos os grupos em Ross (1975-77).

- a K. Brown, trabalhos publicados ou em andamento
b Emsley, 1963, 1964, 1965
c Turner, 1966, 1967a, 1968a, 1968b, 1971a, 1976a; Holzinger & Holzinger, 1968, 1969, 1970, 1971, 1974, 1975
d Gilbert, 1972, 1975, 1976; Smiley, 1978; Young, 1973c, 1975, 1978a
e Benson, 1971, 1972, 1978; Benson, Brown & Gilbert, 1976
f D'Almeida, 1922, 1938, 1939a, 1939b, 1941, 1943, 1945, 1949, 1951, 1952, 1954, 1956, 1958, 1960; Mielke & Brown, 1979
g Fox, 1940, 1949, 1953, 1956, 1960, 1965, 1967, 1968; Fox & Real, 1971
h Lamas M., 1973, 1979a, trabalhos em publicação; Takahashi, 1977a
i Negishi, 1971a; Pliske, 1975a, 1975b; Papageorgis, 1975; Drummond, 1976; Haber, 1978
j Young, 1972a, 1973a, 1974a, 1974b, 1974c, 1977a, 1978b, 1978c; Muyshondt, Muyshondt Jr. & Muyshondt, 1976; Benson, 1967; Gilbert, 1969
k LeMoult & Real, 1962
l Otero, 1971
m Young & Muyshondt, 1972, 1973; Young, 1973c, 1974d; Young & Thomason, 1974
n Rothschild & Jordan, 1906; Munroe, 1960; Munroe & Ehrlich, 1960
o d'Almeida, 1966
p Otero, trabalhos em preparação
q Burmeister, 1879; Jones, 1883; Moss, 1919; D'Almeida, 1922, 1924
r Young, 1971, 1972b, 1973d, 1977b; Rauscher, 1978
s Comstock, 1961; Miller & Nicolay, 1971; Miller & Miller, 1976; Descimon, 1977
t Muyshondt, 1973a, 1973b, 1974a, 1974b, 1975a, 1975b, 1976a, 1976b
u Dillen, 1948
v Muyshondt, 1975c; Kesselring, estudos não publicados
w Hall, 1928-1930
x Higgins, revisão em preparação
y Young, 1973b
z Evans, 1951-1955
a' Mielke, 1967, 1968, 1969, 1971, 1972, 1973, 1974; Miller, 1965; Steinhauser, 1974, 1975; Freeman, 1967, 1969; Kendall & McGuire, 1975; Kendall, 1976
b' Mielke, estudos não publicados; Araújo & Silva et al., 1967; Biezanko & Mielke, 1973
c' Miller, 1968, 1972, 1974, 1976, 1978; Blandin, 1977, 1978; Forster, 1964
d' Singer, estudos não publicados; Singer, Ehrlich & Gilbert, 1971

quais estas borboletas coevoluíram; Gilbert, 1977, 1979; Brown, 1978). O padrão de cor aposemático, relativamente uniformizado nestes complexos miméticos, é indicador de seleção convergente em nível de subcomunidade biótica. A significação desse processo acrescenta um elemento de projeção eco-evolutiva geral ao padrão de centros endêmicos de Heliconiini e Ithomiinae, derivado desta análise.

A genética de hibridização de raças de algumas espécies de Heliconiini é bem conhecida (Turner & Crane, 1962; Sheppard, 1963; Emsley, 1964; Turner, 1966, 1971a, 1972; Brown & Benson, 1974; Sheppard, Turner, Brown, Benson & Singer, no prelo). As distribuições das raças são mapeáveis em termos de genes de padrão de cor mimética, o que dá muita confiança aos padrões de diferenciação, mais do que seria possível apenas na base de caracteres taxonômicos grosseiros. A taxonomia do grupo tem sido bem esclarecida nos últimos anos, pelos mesmos pesquisadores que estudaram a sua genética e a sua evolução, usando critérios biosistemáticos globais (Emsley, 1963, 1964, 1965; Turner, 1966, 1967a, 1968b, 1976a; Brown & Mielke, 1972; Brown & Benson, 1974; Brown, 1976a, 1976b, 1977a). A mobilidade relativamente reduzida e o comportamento "doméstico" (delineação estrita de área limitada percorrida pelo indivíduo), características de algumas espécies de Heliconiini (Benson, 1971; Turner, 1971b; Brown, 1972a; Ehrlich & Gilbert, 1973; Brown, Benson, Gilbert, observações não publicadas), ajudam a preservar padrões de diferenciação populacional, decorrentes do isolamento efetivo, como a microdiferenciação discutida anteriormente para *Heliconius erato* na região de Campinas.

Os Ithomiinae possuem exigências ecológicas muito mais estritas que as dos Heliconiini, concentrando-se em "bolsões" pequenos de ambiente úmido e sombrio, dentro da floresta (Gilbert, 1969; Brown & Benson, 1974; Brown & Vasconcellos-Neto, 1976; Drummond, 1976). Entretanto, visto que sua mobilidade é grande, seus padrões globais de nitidez de diferenciação na região neotropical aproximam-se aos dos Heliconiini. A investigação biológica dos Ithomiinae encontra-se num estágio muito mais preliminar que dos Heliconiini, com poucos dados comparativos de bionomia e nenhuma informação genética (D'Almeida, 1922, 1938, 1944; Collenette & Talbot, 1928; Gilbert, 1969; Brown & D'Almeida, 1970; Lamas, 1973; Negishi, 1971a; Young, 1972a, 1973a, 1974a, 1974b, 1974c, 1977a, 1978b; Papageorgis, 1975; Drummond, 1976). Somente a metade da subfamília foi revisada taxonomicamente. Assim, os aspectos sistemáticos desse grupo são mais inseguros, o que diminui um pouco sua utilidade nas análises quantitativas, deixando margem a ambiguidades a respeito de seus padrões verdadeiros de diferenciação e de vicariância. Para atenuar problemas derivados de material insuficiente (p.e. *Napeogenes*, *Hyaliris*) ou de relações intragenéricas algo confusas (p.e. *Melinæa*, *Mechanitis*; Brown, 1977c), a presente análise incluirá apenas as partes dessa subfamília já revisadas por Fox (1956, 1960, 1965, 1967, 1968; Fox & Real, 1971), Lamas M. (1973), e por mim (Brown, Mielke & Ebert, 1970; Brown & D'Almeida, 1970; Brown, 1975a, 1977c; Mielke & Brown, 1979; Brown, Lamas M., Ebert & Dias FQ, em preparação). São acrescentadas notas taxonômicas sobre as espécies que foram revisadas, além das informações já publicadas, para auxiliar a exposição da análise (Apêndice III).

VISÃO GERAL E HISTÓRICO

A metodologia da pesquisa científica frequentemente parte de teorias, modelos ou paradigmas bem aceitos na área investigada. Procura relacioná-los a fenômenos ou dados conhecidos ou acessíveis, e, através de processos analíticos, inferir novos padrões de significado sugeridos por estes dados. Passa depois à coleta de dados novos na tentativa de reforçar estes padrões hipotéticos, usando métodos ditados pela natureza do problema (sejam clássicos, modernos ou desenvolvidos sob medida), e tenta firmar uma hipótese unificada para explicar os dados antigos e novos. Esta hipótese geralmente representa uma reafirmação, extensão ou modificação das teorias existentes. Finalmente, o pesquisador parte para a formulação de previsões, baseadas nesta hipótese, que passam a ser averiguadas experimentalmente. De preferência, ele já sugere as experiências apropriadas para testar sua hipótese, e tenta executá-las quando possível.

Por outro lado, nas ciências biológicas e especialmente na Ecologia, onde os preceitos e a metodologia de pesquisa ainda estão mal definidos e a teoria encontra-se em franca evolução, existe uma importante alternativa à metodologia exposta acima. Consiste basicamente no acúmulo inicial, através de observações no campo ou no laboratório, de grandes conjuntos de dados novos, registrados e interpretados à luz de alguns conceitos gerais mas não necessariamente ligados a uma única proposta específica de investigação. Estes dados são analisados e correlacionados por meios estatísticos, *a posteriori*, numa tentativa de descobrir eventuais padrões significativos. Somente então é que estes padrões são confrontados com as teorias existentes, e deste confronto são sugeridos rumos para a continuação da coleta de dados, de maneira mais disciplinada. Este método, conquanto algo ineficiente para a solução de problemas específicos ou práticos, é mais capaz de levar a conhecimentos básicos verdadeiramente novos, provocando, eventualmente, as chamadas "revoluções científicas" (Kuhn, 1970).

No decorrer deste trabalho, foram envolvidas ambas as abordagens, que em seguida serão discutidas para ajudar a esclarecer o desenvolvimento da metodologia, bem como a história e o rumo do projeto que culmina nesta tese.

O programa começou com estudos bioquímicos gerais sobre insetos neotropicais. Após curto tempo, concentrou-se no metabolismo de triptofano, especialmente dentro de dois grupos de borboletas que armazenavam grandes quantidades do metabólito 3-hidroxiquinurenina (Brown, 1965, 1967; Tokuyama *et al.*, 1967; Brown & Domingues, 1971); Heliconiini e Ithomiinae. Desta investigação surgiu um interesse paralelo pela sistemática, pela biologia, e, após algum tempo e contatos iniciais no campo, pela biogeografia destes organismos. Diversas publicações que surgiram nestas áreas adotaram uma linha biosistemática geral, que incluiu, também, os resultados das investigações bioquímicas originais (Brown, 1967, 1970, 1972a, 1973, 1975a, 1975b, 1976a, 1976b, 1977a, 1977b, 1977c; Brown, Mielke & Ebert, 1970; Brown & D'Almeida, 1970; Brown & Domingues, 1971; Brown & Mielke, 1972; Brown & Holzinger, 1973; Brown & Benson, 1974, 1975a, 1975b, 1977; Benson, Brown & Gilbert, 1976; Brown & Fernández Yépez, no prelo; Sheppard, Turner, Brown, Benson & Singer, no prelo).

A certa altura desses estudos sistemáticos, conduzidos sempre em intervalos

de folga do laboratório químico, e após a realização de alguns trabalhos de museu e de campo que resultaram na coleta de grandes volumes de dados ainda não analisados (outubro de 1971), iniciou-se uma colaboração com o Dr. Philip M. Sheppard, da Universidade de Liverpool, Inglaterra. Ele deve receber o crédito de ser o principal instigador e orientador do presente trabalho, pois catalizou a focalização do projeto até então disperso, ao redor de propostas mais específicas. Os contatos iniciais com o Dr. Sheppard, realizados em trabalhos de campo e discussões informais em Manaus, resultaram na definição dos problemas biológicos principais, merecedores de trabalho intensivo e dirigido, nos Heliconiini. Um desses, talvez o mais urgente, foi a questão da atuação de supostos refúgios Quaternários neotropicais, já propostos por Haffer (1969) e Vanzolini (1970), na diferenciação geográfica deste grupo de borboletas. A colaboração que surgiu destes encontros de 1971, com a participação também do Dr. J.R.G. Turner, que mantinha interesses de longa data por estes estudos (Turner, 1963, 1965, 1971), conduziu à publicação, em conjunto, de uma nota preliminar sobre o assunto (Brown, Sheppard & Turner, 1974), e, por fim, ao trabalho atual, que infelizmente não foi visto pelo Dr. Sheppard, falecido em 17 de outubro de 1976.

A mim coube a responsabilidade de continuar a acumular dados novos e abundantes sobre a distribuição das borboletas, tanto no campo como nas coleções existentes na América do Sul, e de começar a interpretá-las à luz do modelo de refúgios, de modo a ser possível a formulação de um mapa de prováveis refúgios florestais neotropicais atuantes neste grupo de organismos. Viagens a muitas partes das Américas durante os anos de 1971 a 1973, concentradas neste projeto, permitiram a apresentação em conferências de um mapa preliminar de "refúgios" (de fato, áreas de endemismo) e de muitos pormenores ecológicos e sistemáticos sobre as espécies estudadas (K. Brown, XXIV Reunião Anual da Sociedade de Lepidopterologistas, Sarasota, Flórida, 23/VI/73; conferências no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 30/VII/73 e na Fundação Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 1/VIII/73). Uma versão desse mapa foi incluída no trabalho citado acima (Brown, Sheppard & Turner, 1974: 374).

Uma visita aos Museus Americano e Britânico de História Natural em 1974, patrocinada pelo convênio CNPq/Royal Society, permitiu a correlação dos dados de campo recentes com outros mais antigos, depositados nesses acervos tradicionais, além de oferecer oportunidades de intercâmbio de idéias com diversos outros cientistas, inclusive os Drs. Sheppard e Turner, sobre o desenvolvimento do programa de pesquisa. A verdadeira cristalização deste acúmulo de dados somente ocorreu, porém, em 1975-1976, com o acréscimo de informações novas sobre certas áreas-chave, escolhidas pela sua aparente importância evolutiva e relativa pobreza de dados, nos mapas já desenvolvidos das espécies. Um esquema substancialmente idêntico ao apresentado aqui foi publicado em forma razoavelmente pormenorizada, num trabalho sistemático sobre Heliconiini (Brown, 1976a), que incluiu um mapa revisto com especificação da localização de 38 prováveis "refúgios" florestais. Conceitos mais maduros e refinados foram incluídos numa conferência dada (por fita cassete) a um simpósio em Paris, em junho do mesmo ano (Brown, 1977a):

ali já surgiram idéias relacionadas com os conceitos fundamentais de centros de endemismo (fenômenos biológicos deduzíveis das massas de dados acumulados durante os trabalhos de campo e museu) e refúgios (fenômenos geológicos, históricos, e climatológicos indutivos, de difícil determinação e muita variação).

Entre 1976 e 1979, o mapa desenvolvido foi usado para planejar visitas às supostas áreas centrais de endemismo e evolução, na tentativa de confirmar suas características climáticas, pedológicas, topográficas, hidrográficas e florísticas, e de descobrir novas formas endêmicas de lepidópteros nos dois grupos em que o trabalho continuou focalizado (Heliconiini e Ithomiinae). Vários museus e coleções na região neotropical foram também visitados. Especial atenção foi dedicada aos Ithomiinae (Mielke & Brown, 1979), numa tentativa de descobrir se os padrões de diferenciação neste extenso grupo coincidiam com os já descobertos nos Heliconiini. Com este trabalho adicional, foi necessário revisar as posições geográficas e modificar apreciavelmente os contornos de diversos "refúgios", bem como rever as idéias sobre as origens de várias subespécies endêmicas. Apareceram mais quatro centros endêmicos de importância equivalente aos outros 38, e um dos originais teve que ser designado com um novo nome, tal o grau da sua reformulação. Descobriram-se, em coleções e especialmente no campo, numerosas (mais de 150) subespécies não descritas, correspondendo quase sempre a centros de endemismo pouco estudados anteriormente. Confirmaram-se certas características gerais dos "refúgios", e revelaram-se padrões de diferenciação geográfica nos Ithomiinae substancialmente paralelos aos dos Heliconiini, e independentes de associação mimética direta como estes. Isto representou um apoio muito satisfatório ao modelo apresentado nos mapas dos trabalhos já publicados (Brown, 1976a, 1977a), bem como um desafio para a ampliação das pesquisas nessas regiões assim como em outros grupos de animais e vegetais.

Entretanto, os estudos de geologia e de pedologia, climatologia e formações vegetais começaram a revelar a complexidade do conceito "refúgio", da maneira como era empregado por mim e por outros autores. Com o tempo, começaram a surgir dúvidas sobre a correlação correta entre os centros de endemismo observados nas análises biogeográficas, e os refúgios correspondentes. Durante 1976-1977, contatos com P. Vanzolini e A. Ab'Sáber (São Paulo), G. Wetterberg e D. Gifford (Brasília), e J. Haffer (Teerã), bem como uma apreciação dos trabalhos de G.T. France (Nova Iorque/INPA) e P. Müller (Saarbrücken/Porto Alegre), conduziram a uma reavaliação da metodologia do trabalho. Incentivado pelas análises ornitológicas de Haffer (1969, 1974, 1978), e sensibilizado por um apelo dirigido por ele a um congresso internacional sobre padrões de evolução na herpetofauna neotropical (1977), resolvi concentrar-me, inicialmente, nos fenômenos biológicos dedutivos (centros de endemismo), identificando-os de maneira quantitativa, através de mapeamento de isolinhas para a dispersão de elementos de biotas endêmicas. Depois dessa análise (que utilizou listas de espécies por quadrante de 30' x 30' de latitude e longitude, e um programa simples de avaliação da situação de cada quadrante com relação a diversos centros de endemismo representados nele), foram identificados claramente, e localizados geograficamente de maneira nova e mais

precisa, 41 centros endêmicos importantes de endemismo, atuantes em pelo menos dez espécies das 164 analisadas. As isolinhas para a dispersão destes conjuntos endêmicos apresentaram-se de forma mais ou menos disciplinada, dentro das realidades de insuficiência de dados para algumas regiões importantes. Duas ilhas adjacentes, com seis e sete subespécies endêmicas, foram incluídas também na análise quantitativa, e um dos centros anteriores passou a ter apenas cinco subespécies associadas, após a reformulação e divisão do centro ao lado. Assim, apareceram 44 centros de endemismo definidos por isolinhas, na floresta neotropical.

A redução desses centros de endemismo para áreas de prováveis refúgios não era um trabalho biológico ou estatístico mas, principalmente, uma tentativa de correlação de dados de clima, solos, e formações vegetais com a história biótica das diferentes áreas. O progresso nesta tentativa tem sido algo discutível (Brown, 1977a, 1977b; Brown & Ab'Sáber, 1979; Haffer, 1977; Simpson & Haffer, 1978), mas o pouco que foi possível entender é apresentado na discussão desta tese.

Finalmente, uma consideração da utilidade dos resultados deste estudo indicou suas aplicações imediatas em problemas práticos de conservação de patrimônio genéticos, previsão de aptidão agropastoril, mapeamento preciso de biotas, determinação de níveis de competição, e sistemática moderna de organismos politípicos tropicais e continentais (Brown, 1976a, 1977a, 1977b; Brown & Ab'Sáber, 1979). Por felicidade, estas aplicações prendem-se mais aos padrões biológicos descobertos, nos níveis de populações e comunidades (determináveis de maneira relativamente objetiva e dedutiva), do que a propostas indutivas e indiretas de hipotéticos refúgios no passado. Assim, confirmaram-se as aplicações dos resultados da análise quantitativa e global, na determinação de prioridades para unidades de conservação na floresta neotropical (Steyermark, 1976; Wetterberg *et al.*, 1978; Wetterberg & Padua, 1978; Lamas M., 1979b; Brown & Ab'Sáber, 1979).

Dessa maneira, o projeto que culmina nesta tese progrediu de uma maneira geral e pouco dirigida até o fim de 1971. Entretanto, desde que os dados anteriormente coletados eram objetivos, organizados e relativamente completos, o problema cristalizou-se rapidamente ao redor de uma hipótese unificada, sugerida em conversas com Dr. Philip M. Sheppard. Em menos de 18 meses, foi elaborada uma proposta derivada dos dados, que foi refinada pela coleta de mais dados em lugares escolhidos e previstos de serem interessantes. Uma reflexão sobre os dados adicionais levou então a uma reorientação prática do projeto, que culminou na análise quantitativa de dados objetivos, fugindo aos aspectos narrativos e não testáveis (Ball, 1976) da hipótese histórica original. Esta análise objetiva provou ser o elemento mais útil para o avanço dos modelos indutivos decorrentes da análise inicial, e para suas aplicações práticas.

O fluxo das atividades envolvidas no desenvolvimento do programa desta tese culminando em um simpósio internacional em fevereiro de 1979 para discutir todos os aspectos abordados no histórico acima com relação a muitos organismos diferentes, é esboçado no Quadro 1 (página 14).

Durante os anos de 1964 a 1979, novas informações foram obtidas sobre distribuições geográficas, diferenciações (principalmente de padrões de cores das asas, baseando-se em populações, ou excepcionalmente em indivíduos; incluindo sempre que possível dados sobre morfologia, comportamento, estágios juvenis e genética), e preferências ecológicas de Heliconiini e Ithomiinae neotropicais, e sobre condições ecológicas (especialmente solos, clima, topografia e cobertura vegetal), nas seguintes áreas (outras pessoas que contribuíram com material significativo, usado nas análises, são doravante identificadas com as siglas indicadas entre parênteses):

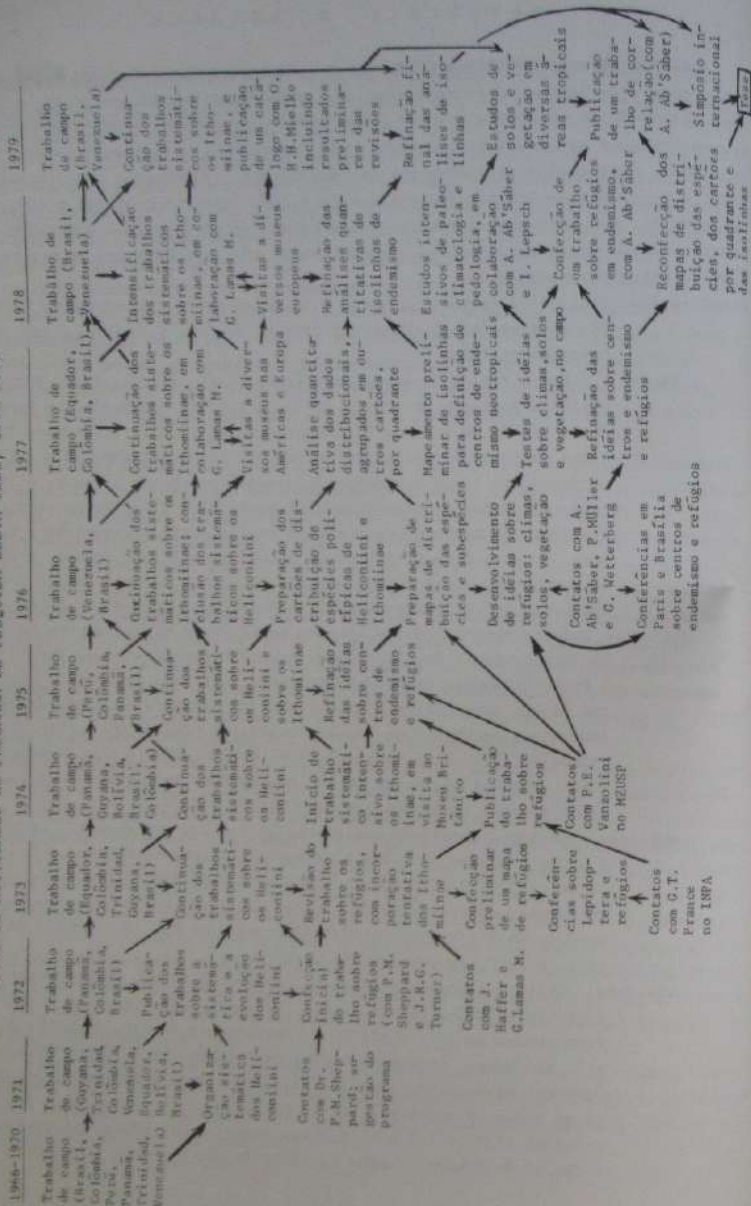
BRASIL-Amapá: Visitas às regiões da costa e interior-norte (Louranço) em VI-VII/78; informações abundantes recebidas de Olaf H.H. Mielke (OM) e Heinz Ebert (HE).

Pará: Visitas à região de Belém em VIII/66, I/68, XII/70, I/74, I/75 e VI/78; a Santarém em VII/73, I/75, e III/77, até Rurópolis Presidente Médici na Rodovia Transamazônica em III/77; a Óbidos e Terra Santa em I/75; à região de Faro em VII/73; a Salinópolis e à Ilha de Marajó em I/75; à Rodovia Transamazônica entre Altamira e Itaituba, e à Rodovia Cuiabá-Santarém em IX/77 e X/77, nesta incluindo trabalhos na Serra do Cachimbo; à região entre Paragominas e Tomé-Açu, e na estrada PA-070 entre a Belém-Brasília e Marabá, à região de Marabá inclusive na estrada PA-150 para o norte e sul, e à Transamazônica até Altamira em X/77; à Redenção, Serra dos Carajás e à Rodovia Transamazônica inteira em IX/78; à várias partes da Ilha de Marajó, Bacia do Alto Capim, Marabá e Paragominas em VI/78; e à Porto Trombetas no extremo noroeste do Estado em II/79. Viagem por ônibus entre Belém e Imperatriz (MA) em III/77. Informações adicionais recebidas de OM, J. Kesselring (JK), E.O. Willis, N. Tangerini (NT), P.M. Sheppard, W.W. Benson (WB), e C.H. Knowles (CK). Grandes partes do Estado sobrevoadas em diversas ocasiões, especialmente em aviões leves em VII/73 e I/75.

Roraima: Visitas à região de Boa Vista, para o sul até Mucajaí, em I/71 e I/74; trabalho na Rodovia Manaus-Boa Vista até Mucajaí e Boa Vista em II/77 e V/77, naquela continuando até BV8 na fronteira com Venezuela; visitas a muitos pontos no norte, oeste e centro do Território em II/79; informações adicionais de WB. Sobrevoado em 1974, 1974, e 1977, extensivamente em 1979.

Amazonas: Visitas à região de Manaus, ao norte e ao sul do Rio Negro, em I/70, I/71, X/71, II/72, VII/73, I/74, II, III e V/77, e I/78; a Itacoatiara em X/71 e II/72; a Tabatinga em XII/75; à região do alto Rio Negro, inclusive o Pico da Neblina, em XI/77; a Tafé e Carauari em I-II/79; trabalho na Rodovia Manaus-Boa Vista até Km. 60 em todas as visitas a partir de X/71, e até a fronteira com Roraima em II/77 e V/77; na Rodovia Manaus-Porto Velho, especialmente à região de Humaitá (ambos os lados do Rio Madeira) em II/77, IX/78

QUADRO 1
FLUXO DE ATIVIDADES NO PROGRAMA DE PESQUISA DESTA TESE, 1966-1979



e I/79; ao longo da Rodovia Transamazônica, inclusive para o sul até os fins da Rodovia de Estanho, em IX/78 e I/79. Abundantes dados adicionais recebidos de pesquisadores do INPA, de WB, P.M. Sheppard e P.E. Vanzolini. Partes leste e sul sobrevoadas em diversas ocasiões; parte noroeste sobrevoada extensivamente em XI/77; sudoeste em I/79.

Acre: Visitas às regiões de Rio Branco, Xapuri, Vila Plácido de Castro, Quinarí, e Brasiléia em II/77; dados abundantes adicionais sobre o oeste do Estado recebidos de HE, Karl Ebert (KE), e WB.

Rondônia: Visitas em VI/71, X/71, VII/72, VII-VIII e IX-X/75, IX/76, II/77, IX/78, XI/78 e I/79, compreendendo as regiões entre Vilhena e Porto Velho, inclusive o vale do Guaporé e a região ao sul de Ariquemes em 1978; viagem na Rodovia Porto Velho - Rio Branco em II/77. Informações adicionais de B. Steingruber, HE, KE, e WB. Maior parte do Território sobrevoada em X/71, VII/73 e II/77.

Mato Grosso (Norte e Sul): Estudos intensivos nas partes central e oeste em XII/67, XII/68-I/69, VI/70, V-VI/71, X/71, VI-VII/72, VII/75, IX/78, e XI/78 (vale do Guaporé); visitas ao norte (região da estrada Cuiabá-Santarém) em IX/77 e X/77; visita à Mina São Francisco no extremo noroeste (via as Rodovias Transamazônica e do Estanho) em I/79, e à região de Campo Grande no Sul em I/79. Abundantes dados adicionais de B. Steingruber, E. Furtado, C. Elias, D. Gifford (DG), HE, e KE. Maior parte do Estado sobrevoada e percorrida por estrada em diversas ocasiões.

Goiás e Distrito Federal: Estudos intensivos em todos os anos entre 1965 e 1972 (Brown & Mielke, 1967; Brown, 1972b), especialmente dirigidos à parte oeste em 1967-1972 e 1975, em todas as épocas do ano; viagens por ônibus na Rodovia Belém-Brasília em III/77 e X/77, e trabalhos em diversos pontos ao longo dessa estrada em IX/78. Dados abundantes adicionais recebidos de DG, Alvaro Negrett (AN), C. Callaghan (CC), NT, WB e OM. Sobrevoado em várias ocasiões, especialmente em I/75 em aviões leves, e em V/77.

Maranhão: Dados abundantes sobre o sul do Estado de OM, sobre São Luis de DG; algumas partes sobrevoadas em I/75 e VI/78.

Região Nordeste: Visita a Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco e Paraíba, inclusive no interior, em VII/70. Dados abundantes adicionais de HE, OM, JK, P.M. Sheppard, DG, Dmitro Zajciw e G. Lamas M. (GL).

Sul da Bahia, Espírito Santo, e leste de Minas Gerais: Muitas visitas nos anos 1966-1976, cobrindo todas as partes da região; abundantes dados adicionais de Claudionor e Paulo Cesar Elias.

Região sudeste do País: Trabalho em numerosas partes de Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, durante todas as estações, nos anos de 1964 a 1979; sobrevoada em muitas ocasiões durante esse período.

Sul do País: Visitas ao Paraná (leste e oeste) e Joinville (SC) em II/68,

IX/70 e VIII/72; abundantes dados adicionais de OM, HE, A.M. Araújo (MA), C.M. Biesanko (BI), e E. Furtado.

ARGENTINA, URUGUAI, PARAGUAI: Dados abundantes de OM, HE, BI, o Museu Druguayano B. MacPherson (MP), e especialmente Rev. R. Eisele (Salta) (RE).

BOLÍVIA: Visitas às Nor Yungas de La Paz (II/71, X/74) e à região ao norte de Santa Cruz de la Sierra, até o baixo Rio Grande (II/71); dados adicionais de H. Baumann (HB) e de vários coletores amadores e comerciais sobre a região ao norte de Cochabamba. Várias partes orientais e centrais do país sobrevoadas em 1974.

PERU: Visitas ao Vale de Chanchamayo (XII/69), ao alto Rio Marañón (XII/75), à região de Tarapoto (XII/75), e a Iquitos (XII/75); abundantes dados adicionais de L.W. e H. Harris (Lima) (LH), H. Holzinger (Viêna) (HH), GL, HB, e C. Papageorgis (CP). Quase toda a parte norte do país sobrevoada em condições excelentes de observação em XII/75.

ECUADOR: Visitas à região de Santo Domingo de los Colorados, no ocidente (I/71, XII/71, VI/73), à região de Baños, Puyo e Santa Clara nos altos Rios Pastaza e Napo (I/71, XII/71, VI/73), à Limoncocha no médio Rio Napo (I-II/71), e às regiões do alto Santiago entre Macas e Zamora (XII/77). Abundantes dados adicionais recebidos da família de Segundo Velástegui B. (Baños), S.S. Nicolay (Virginia Beach) (SN), HB, J.R.G. Turner (JT), M. Venedictoff (MV), R. Bristow (RB), B.A. Drummond III (BD), P. Brakefield (PB), C. Sanson (CS), e C.A. Dodson. Parte oriental do país sobrevoada em avião leve em 1971.

COLÔMBIA: Visitas ao vale do Rio Magdalena (parte norte I/71, partes média e sul XII/75), Rio Cauca e a cordilheira ao oeste de Cali (I/71, XII/71, VI/73), Chocó (I/72, VII/73, I/74), à região acima de Villavicencio (XII/69, I/71, I/72), à Serrania de La Macarena (I/72), à Leticia (XII/75), e à região da transição Llanos/floresta nos altos Rios Manapiare e Inírida (XII/77). Abundantes dados adicionais de E.W. Schmidt-Mumm (Bogotá) (SM), Leoncito Denhez (Cali) (LC), AN, HB, M. Takahashi (Shizuoka), SN, e J. Glassberg. Mais que a metade do país sobrevoada em diversas ocasiões, inclusive em aviões leves em XII/75 e XII/77.

VENEZUELA: Visitas às regiões de Caracas (I/70, I/76, I/78, II/79), San Esteban e Rancho Grande (I/70, I/71), Güigüe ao sul do Lago da Valencia (I/70), Barquisimeto (I/71), Llanos e Andes em Portuguesa (II/78), Barinas e Táchira (I/71, I/76, II/78), Zulia e o oeste de Táchira (I/76), extremo sul de Táchira (II/78), os Andes de Mérida (I/76), e Monagás e Bolívar até o extremo sudeste do país (II/79). Abundantes dados adicionais de F. Fernández Yépez (Maracay), K. Negishi (KN), F. Romero R., H. Skilton (HS), John Masters (JM), R. Lichy (RL), O. Mattei G. (OT), S.S. Tillett, e HB. Partes leste e norte do país sobrevoadas em 1971, 1973, 1976 e 1979.

TRINIDAD: Visitas à parte norte em I/66, VIII/66, I/68 e I/71, e à parte centro-sul em VII/73; abundantes dados adicionais de M. Barcant (MB).

REPÚBLICA DA GUIANA (Guyana, Guiana Inglesa): Visitas à região costeira, até

Timehri no Rio Demerara, em I/71, VII/73 e I/74; informações adicionais de Sra. S. Patel (Londres) (SP); país inteiro sobrevoado em I/71 e I/74.

SURINAME: Informações abundantes de JT e WB.

GUIANA FRANCESA (Guyane, Inini): Informações abundantes de WB, HB, e H. de Lesse. PANAMÁ: Visitas à Zona do Canal, Cerro Campana e várias partes do Istmo de Dariên em I/68, XII/69, I/72, I/74 e XII/75; dados abundantes adicionais de G. Small (GS) e V. King (VK). Sobrevoada em diversas ocasiões, inclusive XII/75.

COSTA RICA: Dados abundantes, sobre todas as regiões do país, de WB, A.M. Young (AY), Miguel Serrano (MS), Luis Otero (L), L.E. Gilbert (LG), W.A. Haber (WH), P. de Vries (PV), e outros; sobrevoada em condições climáticas ideais em XII/75.

NICARÁGUA, EL SALVADOR, HONDURAS: Dados abundantes recebidos de Miguel Serrano, S. Stephauser, R. Lehman (LE), J.B. Sullivan (JS), e especialmente Alberto Muyshondt (MY); sobrevoados em I/72 e XII/75.

BELIZE, GUATEMALA, MÉXICO: Dados abundantes recebidos de L. Gilbert, WB, T. Escalante (TE), e especialmente Eduardo Welling M. (W); sobrevoados em XII/75 e XII/77. Diversas visitas à parte noroeste em 1950-1959 deram algumas informações adicionais.

O Dr. Romualdo Ferreira D'Almeida, do Rio de Janeiro (falecido), também proporcionou vários dados sobre diversas regiões do seu conhecimento, além dos já presentes na sua coleção (RA).

A Figura 1 indica a soma das informações recentes coletadas por mim e por outros colegas que fizeram observações ecológicas e etológicas semelhantes, e coletas sistemáticas e aleatórias de Heliconiini e Ithomiinae, nos últimos 10 anos nas respectivas regiões.

Suplementando essas coletas (que resultaram em caracterização adequada das condições ecológicas e em fotografias aéreas da topografia e da vegetação em muitas partes dos Neotrópicos, e forneceram aproximadamente 500.000 dados distribucionais recentes para Heliconiini e Ithomiinae), um total de quase 500.000 exemplares de Heliconiini e Ithomiinae foi examinado e catalogado nas seguintes coleções públicas e privadas (em ordem aproximada de número de exemplares registrados para esta análise), sob a responsabilidade dos curadores ou responsáveis mencionados, e representadas doravante pelas siglas indicadas:

- BM British Museum (Natural History), Londres (VII-VIII/74, VIII/77, I-II/78): R.I. Vane-Wright, P.N. Ackery, R.L. Smiles, N.D. Riley, T.G. Howarth.
- MN Museu Nacional, Rio de Janeiro (1964-1979): A. R. do Rêgo Barros.
- AM American Museum of Natural History, Nova Iorque (VII/74, I/78): P.H. Rindge.
- HM Museum für Naturkunde (Zoologisches Museum an der Humboldt-Universität), Berlin (I/78): H.J. Hannemann.
- AA Allyn Museum of Entomology, Sarasota, Florida (XII/69, XII/71, VI/73, VII/77): L.D. Miller, J.V. Miller, A.A. Allyn.

FIGURA 1

SUMÁRIO DE INFORMAÇÕES RECENTES OBTIDAS SOBRE ECOLOGIA GEOGRÁFICA E EVOLUÇÃO DE LEPIDÓPTEROS NAS FLORESTAS NEOTROPICAIS

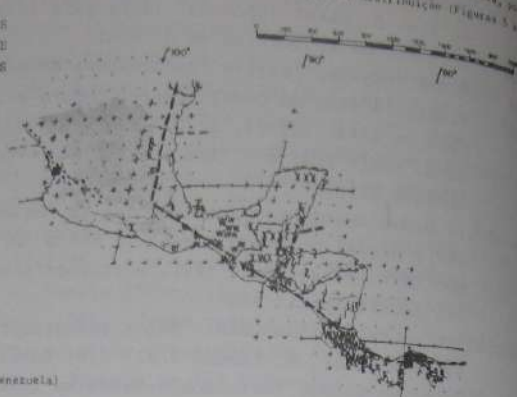
- quadrantes visitados e coletados, com observações sobre clima, topografia, solos e vegetação
- quadrantes passados em viagens por terra, com observações sobre clima, topografia e vegetação
- ▲ sobrevoos em aviões, com observações sobre clima, vegetação, topografia e às vezes, superficialmente, solos

Quadrantes com dados adicionais fornecidos por outros coletores e cientistas, 1970-1978, incluindo coletas adequadas e freqüentemente algumas observações sobre clima, topografia, vegetação e solos:

- A Aldo N. Araújo, Porto Alegre
- B Roger Bristol, Londres (Equador)
- C Henri Descimon, Paris/Marselha (Equador, Venezuela)
- D Romualdo Ferreira D'Almeida, Rio de Janeiro
- E Ernesto M. Schmidt-Mumm, Bogotá
- F Francisco Fernández Yépez e colaboradores, Maracay
- G David Gifford, Brasília
- H Heinz e Karl Ebert, Rio Claro, SP
- J J.R.G. Turner, Leeds (Suriname)
- K O.H. Knowlton, Porto Trindade

- L Gerardo Lamas M., Lima, Peru
- M Manoel N. Dias Filho, São Carlos, SP
- N Harold Skinner, Valência, e Francisco Romero R. e Otello Mattei G., Maracay
- O O.H.H. Mielke, Curitiba, Paraná
- P Norman Penny e L.P. de Albuquerque, Manaus
- Q Kazuo Negishi, Kanazawa (Venezuela)
- R Robert M. Eiselt, San Pedro, Salta, Argentina
- S George M. Schaller, New York (Brasil)
- T M. Takahashi, Shizuoka (Colômbia)
- U Dáster Zajciv, Rio de Janeiro
- V Paul de Vries, San José e W. Haber, Minnesota
- W Woodruff W. Benson, Campinas
- X Eduardo C. Welling M., Tucacón
- Y Stanley S. Nicolay, Virginia (Col., Equador)
- Z Carr Ross, Louisiana (América Central, México)

Das transparência preparada desta Figura, na mesma escala, pode ser usada como localizador nos mapas de distribuição (Figuras 2 e 3).



- b Paulo F. Ehrhmann (Campinas, SP)
- c Brian Cowley, Londres (Guyana, Para)
- d Michael Adams, Oxford (Santa Marta)
- e Stephan Steinhauser, Florida (Colômbia)
- f Curtis J. Callaghan, Rio de Janeiro
- g J. Bolting Sullivan, South Carolina (Nicaragua)
- h Vernon King, Florida (América Central)
- i Tarsicio Escalante, México
- j Alvaro Nuggett, Brasília (Colômbia)
- k William Overal, Belém
- l Christine Papageorgis, Rio de Janeiro
- m Larry Powell, São Carlos
- n Sam Lippman, Saint-Louis (Venezuela)
- o Gordon Smith, Panamá
- p Malcolm Barrett, Trinidad
- q Alberto Manzanera, San Salvador
- r Stephen S. Tillate, Caracas
- s Robert King, Unaiapa
- t Paul Brakefield, Liverpool
- u Jerry Reasching, Joly, Peru
- v Walter Forster, Manaus (Brasil)

- FA Facultad de Agronomía, Maracay, Venezuela (I/70, I/71, I/76, II/78, II/79); F. Fernández Yépez.
- M Zoologisches Sammlung des Bayerischen Staates, Munique (I/78); W. Dierl, W. Forster.
- CM Carnegie Museum, Pittsburgh, Pennsylvania (XII/67, I/70, VII/77); R.M. Fox, H.D. Clench.
- PM Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (I/78); P. Viette, H. de Lesse, N. Bernardi, H. Descimon.
- RF Romualdo Ferreira D'Almeida, Rio de Janeiro (agora Curitiba) (1968-1971, VI/76, III/78); o próprio e O.H.H. Mielke.
- NM National Museum of Natural History, Washington, D.C. (II/70, I/78); W.D. Field.
- CU Cornell University, Ithaca, New York (I/70, VII/77); J.D. Franclemont.
- JF Museo Javier Prado da Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (XII/75, XII/77); Gerardo Lamas M.
- DZ Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba (II/68, IX/70, VI/76, III/78); O.H.H. Mielke, J.S. Moure.
- IOC Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (1968-1978); H. de Souza Lopes, J. Jurberg.
- HE Heinz e Karl Ebert, Rio Claro, São Paulo (1968-1978); os próprios.
- MC Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts (I/78); R. Silberglied.
- MM James Mast de Maeght, Bruxelas, Bélgica (I/78); o próprio.
- B Booth Museum, Brighton, Inglaterra (incluindo a coleção de Arthur Hall) (II/78); G. Legg.
- MG Museu Goeldi, Belém, Pará (XII/70, VI/78); R.D. Arlé, W.L. Overal.
- GS Gordon B. Small, Balboa, Canal Zone, Panamá (I/68, XII/69, I/72, I/74, XII/75); o próprio.
- SM Ernesto W. Schmidt-Mumm, Bogotá, Colômbia (I/71, I/72, XII/75, XII/77); o próprio.
- HB Heinz Baumann, Dösselndorf, Alemanha Federal (I/78); o próprio.
- WB Woodruff W. Benson, Campinas, São Paulo (1971-1978); o próprio.
- NR Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo, Suécia (I/78); B. Gustafsson.
- MZ Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (1966-1978); L. Travassos FV, G. Lamas M., U.R. Martins, P.E. Vanzolini.
- HS Harold Skinner, La Victoria, Aragua, Venezuela (agora no Museo Entomológico del Parque Recreacional Sur, Valência, Carabobo) (I/71, II/78); o próprio.
- OT Otello Mattei Giuliani, Maracay, Venezuela (II/78); o próprio.
- GD Mary Lou Gadou (e Albert Gadou, falecido), Caracas, Venezuela (II/78); a própria.
- CS California Academy of Sciences, San Francisco (VIII/66, XII/77); T.W. Davies, P.R. Arnaud Jr., H. Real.
- IP Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (II/77, V/77); Norman D. Penny, Jorge R. Arias.

- RD Ricardo Diringshofen, São Paulo (1976-1978): o próprio.
- MB Malcolm Barcant, Port-of-Spain, Trinidad (agora com Angostura Bittera Co.) (I/66, I/68, I/71, VII/73): o próprio.
- HD Henri Descimon, Paris (I/78): o próprio.
- OZ Zoologisk Museum, Oslo, Noruega (VIII/77): Erik Vastaberg.
- MD Manoel M. Dias Filho, São Carlos, São Paulo (1976-1978): o próprio.
- KN Koroku Negishi, Caracas (agora Kanazawa, Japão) (I/70): o próprio.
- CL Museu de Historia Natural "Angelo Moreira da Costa Lima", Macapá, Amapá (VII/78): A. Bruno.
- UR Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (V/71): A. Peracchi.
- OK Oliver Henry Knowles, Porto Trombetas, Pará (II/79): o próprio.
- LH L.W. e G. Harris, Lima, Perú (XII/69): os próprios.
- EQ Escola Superior de Agricultura "Luis de Queiróz", Piracicaba, São Paulo (VI/77): A. Paschoal.

A sigla KB refere-se a material atualmente sob meus cuidados para estudo (a maioria coletada por mim), destinado eventualmente para o MN, o DE, o IP, o MG, e para uma coleção nascente na Universidade Estadual de Campinas.

Dados adicionais, geralmente parciais mas bastante úteis, foram recebidos das pessoas indicadas, sobre as seguintes coleções importantes:

- VM Naturhistorisches Museum, Viena, Áustria: H. Holzinger, J.R.G. Turner.
- RH Helmut e Ruth Holzinger, Viena, Áustria: os próprios e J.R.G. Turner.
- PY Peabody Museum, Yale University, New Haven, Connecticut: J.R.G. Turner.
- ED Royal Scottish Museum, Edinburg: D. Gifford, J.R.G. Turner.

O Prof. Dr. David Gifford da Universidade de Brasília, além de proporcionar acesso ao material atualmente sob sua guarda, bem como às coleções daquela Universidade, forneceu dados abundantes sobre solos e vegetação de diversas partes do Brasil, de utilidade inestimável para esta tese.

Outros dados de distribuição, apenas para formas bem caracterizadas e sem ambiguidades na nomenclatura empregada, foram coletados na literatura abundante sobre os dois grupos de lepidópteros, suplementando os já colhidos por observações diretas de exemplares em coleções ou no campo. Mais de cem trabalhos foram examinados, sendo de interesse especial para as análises quantitativas os seguintes (com as respectivas siglas):

- AC D'Almeida, 1937
- AS D'Almeida, 1960
- AH Apolinar-Maria, 1926-7
- AV Aurivillius, 1929
- MB Barcant, 1970 (a mesma sigla que a coleção do mesmo)
- BW Bates, 1867
- BB Biezanko, 1938a, 1938b
- BR Biezanko, 1960a, 1960b
- BP Biezanko & Pitoñ, 1941
- BG Biezanko, 1949
- BX Biezanko, Ruffinelli 1957,
- BU & Carbonell: 1962
- BL Biezanko, Ruffinelli & Link, 1975
- BS Breyer, 1945
- FB F.M. Brown, 1944
- FA K.Brown, 1973
- BO K. Brown & Mielke, 1968
- BK Bryk, 1953 (ver também NR)
- BT Butler, 1877 (ver também BN)
- CE Campos, 1921
- CT Collenette & Talbot, 1928

- DA Davis, 1928
 - DM Descimon & Mast de Maeqht, 1971
 - DY Dyar, 1914
 - E Ebert, 1969
 - EG Ehrlich & Gilbert, 1973
 - EL Emmel & Leck, 1970
 - FV Forbes, 1940
 - FG Forbes, 1942
 - F Forbes, 1948
 - FT Fox, 1956
 - FM Fox, 1960, 1965
 - FS Fox, 1967
 - FR Fox & Real, 1971
 - FZ Franz & Schröder, 1954
 - BC Godman & Salvin, 1879-1901
 - HI Haensch, 1903
 - H Haensch, 1905
 - GA Hall, 1939
 - HY Hayward, 1931
 - KS Hayward, 1933
 - HS Hayward, 1936
 - HV Hayward, 1939
 - HF Hayward, 1966
 - HJ Hering, 1925
 - MF Hoffmann, 1924
 - HC Hoffmann, 1933
 - MH Hoffmann, 1940
 - VC Hughes, 1959
 - BH Joseph, 1910
 - KP Kaye, 1907
 - KM Khiel, 1896
 - KD Köhler, 1929
 - DL de Lesse, 1970a
 - LD de Lesse, 1970b
 - LV Lichy, 1943
 - LU Lichy, 1960, 1970
 - LL Llano, 1951
 - LT Longstaff, 1908
 - MV Masters, 1968
 - MX Masters, 1969
 - RH Monroe, Ross & Williams, 1967
 - NI Negishi, 1971a
 - KY Negishi, 1971b
 - CP Papageorgis, 1975
 - TP Pliske, 1975a, 1975b
 - MR Rosa, 1925-6
 - RZ Ross, 1964
 - GR Ross, 1975-77
 - SB Schaefer & Breyer, 1942, 1945
 - SK Schweitzer & Kay, 1941
 - WT Sheldon, 1936
 - ST Stichel, 1903
 - LN Strand & Niepelt, 1913
 - LQ Strand & Niepelt, 1916
 - MT Takahashi, 1974a, 1974b, 1977b, 1978
 - PT Tessmann, 1928
 - TD Turner, 1966
 - TV Turner, 1967a
 - TC Turner, 1968c
 - TH Turner, 1971b
 - TM Turner, 1971a
 - GT Turner, 1972
 - US Ureta, 1944
 - RS Weymer & Maassen, 1890
 - BE Biezanko & San Martín, 1960
 - CA Cardoso, 1949
 - EA Ebert, 1965
 - FF Fox & Fox, 1947
 - GM Godman & Salvin, 1880
 - HU Huntington, 1932
 - LT Lamas, 1976b
 - ME May, 1939
 - SA Sharpe, 1890
 - RM Ribeiro, 1931
 - RT Routledge, 1977
 - SN Sanders, 1904
 - SC Snellen, 1887
 - SL Strassberger, 1931
 - ZK Zikán, 1941
 - ZZ Zikán & Zikán, 1968
- Resumos de coletas anuais publicados no "Lepidopterista's News" = N (cifra):
 N4 = 1964 N5 = 1965 N6 = 1966 N4' = 1974 N5 = 1975 N6 =
 1976 N7 = 1977.

Os trabalhos que contivessem apenas poucos dados, duplicando aqueles de baixa qualidade comumente representadas em museus ou visitadas pelo autor, não foram incluídos nas análises, e não receberam sigla própria.

Uma lista alfabética de todas as siglas atribuídas a pessoas, coleções, e citações bibliográficas encontra-se no fim do Apêndice I.

Em todos os casos em que houve conflito evidente entre as informações de trabalhos recentes de campo, e procedências em etiquetas no material mais antigo de coleções de museus, ou reportadas na literatura, os dados recentes receberam crédito para uso nas análises quantitativas. Em alguns casos, porém, dados mais estranhos de coleções ou da literatura foram verificados em populações naturais modernas, indicando que mesmo procedências aparentemente não harmônicas com regionais podem, de fato, existir, não devendo ser sumariamente rejeitadas. Não obstante, todos os dados julgados errados, duvidosos, ou exagerados (pela tendência de coletores se concentrarem em formas variantes dentro de populações relativamente homogêneas), após devida verificação, foram excluídos das análises quantitativas, especialmente quando conflitantes com informações mais recentes da mesma região.

A análise sistemática de mais de um milhão de dados biogeográficos foi empreendida por sucessivas reduções e reorganizações de elementos individuais. Especialmente, todos os dados foram lançados em cartões perfurados nas margens, organizados por país, localidades e subespécies diferenciadas reconhecíveis (uma amostra destes cartões está ilustrada na Figura 2). Quando qualquer entidade diferenciada analisada parecia não possuir designação taxonômica, recebeu classificação e nome provisório no cartão, aguardando descrição formal posterior (muitas dessas já foram descritas durante o desenvolvimento deste trabalho).

No decorrer desta classificação preliminar dos dados biogeográficos e dos padrões de evolução de espécies politípicas, surgiram quatro problemas taxonômicos gerais que ocasionaram dificuldades contínuas nas análises. O primeiro e mais fundamental foi a definição de subespécies geográficas em espécies politípicas continentais. Pela variação desarmoniosa de diferentes caracteres através de espaço, muitos taxonomistas preferem não reconhecer subespécies continentais, julgando toda a variação geográfica como uma sobreposição aleatória de gradientes de caracteres diferentes, não passível de redução a um sistema simplista de raças geográficas. A solução adotada neste trabalho foi a adoção dos caracteres usados de fato na taxonomia das subespécies descritas (frequentemente na primeira instância como espécies). No caso dos Heliconiini e Ithomiinae, esses caracteres possuem a inestimável vantagem de estarem diretamente ligados às pressões seletivas principais para a diferenciação local destes organismos (mimetismo Müllleriano). Depois foi seguida a orientação sãbia de Richard M. Fox (1968: 167): "Some lepidopteran attempt to avoid using subspecies names where two different populations are connected by a clinal gradation in coloring and pattern, preferring to demonstrate geographic isolation between populations of what they call subspecies. However, the possibility of clinal gradation between subspecies seems to me to be inherent in the definition of species and of subspecies, with geographic isolation being

HELICONIUS HELIOPHA HELICONIUS TIMARETA HELICONIUS ERATO

Table with columns for species names and their corresponding data points, including sub-species and localities.

FIGURA 2

Cartões de dados: Espécies, Subespécies, Localidades e Fontes (1977)

HELICONIUS ERATO - continuação

Continuation of the data table for Heliconius erato, listing various sub-species and their localities.

EUTRESIS HYPEREIA

Table for Eutresis hypereia, including sub-species like 'Thapsa', 'hyperesia', and 'merionis' with their respective localities.

EUTRESIS DILUCIDA

Table for Eutresis dilucida, including sub-species like 'imitatrix A' and 'imitatrix B' with their respective localities.

MECHANITIS POLYMYMA - continuação

Continuation of the data table for Mechanitis polymyma, listing various sub-species and their localities.

the exception rather than the rule....each species (of *Tithorea*) includes subspecies so different from one another that they were described as different species. Clinal gradation between them is to be expected and only demonstrates that all subspecies of a single species are potentially capable of interbreeding." O modelo de diferenciação das subespécies em refúgios ecológicos no passado, aventado pelo próprio Fox já há muitos anos (1949), ajuda a resolver o problema fundamental de subespécies continentais, por intermédio da suposição de isolamento adequado no passado, às vészes menos adequado mas não completamente desfeito no presente. Uma aplicação deste conceito à sistemática de espécies politípicas foi abordada por Brown (1976a: 204), que resolveu basear subespécies continentais nas seguintes condições:

- (a) A subespécie deve ser facilmente reconhecível dentro de uma série de seus parentes mais próximos, usando-se para isto, aspectos típicos que correspondem a caracteres de uso geral na taxonomia do grupo.
- (b) O tipo de diferenciação deve apresentar uma clara associação com seleção natural por fatores ecológicos significativos e reconhecidos na região da origem, de preferência caracteres importantes na aptidão das populações, quando eles forem conhecidos.
- (c) A subespécie deve ocorrer em forma essencialmente monomórfica numa área qualquer de extensão razoável, de preferência correspondendo a uma região de monomorfismo e diferenciação evidente em outras espécies associadas com ela.
- (d) O reconhecimento da subespécie deve ser útil no entendimento da genética, fisiologia, distribuição, diferenciação, ou outros aspectos importantes da biologia da espécie.

A utilização do conceito de subespécie varia amplamente entre taxonomistas que trabalham com grupos sistemáticos diferentes. Para organismos muito móveis e mal diferenciados, certamente é dispensável, a não ser para raças insulares bem definidas. No outro extremo, em organismos sedentários e super-diferenciados (como moluscos terrestres), o conceito de subespécie poderia ser abusado, escondendo o valor do estudo da genética ecológica por trás de uma cortina de taxa eventualmente válidos mas pouco úteis. No caso de organismos cuja biologia é mal conhecida, ou nos quais os caracteres taxonômicos não correspondem a pressões seletivas importantes às populações (estes dois estados tendem a ocorrer juntos), a subespécie e até a espécie é um conceito às vészes nocivo, servindo para multiplicar amarrados taxonômicos subjetivos. Os lepidópteros tratados aqui (*Heliconiini* e *Ithomiinae*), além de serem muito bem conhecidos biologicamente, representam um sistema de dispersão intermediário, em que muitas entidades diferenciadas, poligênicas e reconhecíveis, ocorrem em populações monomórficas sobre áreas razoavelmente grandes, parecendo corresponder a centros de evolução biótica. A maioria dessas entidades certamente surgiu como resultado de seleção natural de fenótipos mais favorecidos por mimetismo Mülleriano, dentro dos caracteres usados na sua distinção taxonômica (padrões de cor das asas).

Esta solução não se encaixa bem nas idéias de alguns sistematas, mas está de acordo com conceitos modernos de genética de populações e evolução orgânica, e

também com os conceitos biosistemáticos de Mayr, amplamente aceitos (1969: 41-43, 188-197; 1970: 210-211).

O segundo problema, de como tratar espécies cujas populações demonstram polimorfismos que ocorrem em áreas grandes, foi mais difícil de resolver satisfatoriamente. A teoria de mimetismo Mülleriano (Fisher, 1927; Sheppard, 1958), que se aplica aos *Heliconiini* e *Ithomiinae* como modelos primários, prevê que os componentes dos anéis miméticos que apresentam gosto desagradável devem ser monomórficos em qualquer sítio, a não ser uma região limitada de polimorfismo transitório ou secundário (produzido pelo encontro de raças vizinhas). Vários *Heliconiini* e *Ithomiinae* miméticos, entretanto, apresentam polimorfismos na maioria das suas populações, mesmo em áreas dominadas por monomorfismo em outras espécies (Brown & Benson, 1974). Este fenômeno parece estar ligado a grandes e imprevisíveis variações temporais e espaciais nas populações de certas espécies monomórficas, simpátricas e abundantes, consideradas como modelos primários alternativos para diferentes complexos miméticos. Adicionalmente, a maioria das espécies que apresentam polimorfismo amplo também é caracterizada por grande amplitude ecológica (Benson, Brown & Gilbert, 1976), que poderia levar a polimorfismo por mecanismos discutidos no trabalho de Papageorgis (1975). Ainda outras dessas espécies têm alta taxa de dispersão associada a uma relativa fragilidade de populações locais, o que igualmente provocaria polimorfismo local determinado por imigração aleatória e persistência variável de populações (Drummond, 1976).

Sistematicamente, o problema foi tratado por Brown (1976b, 1977a) pela análise estatística de populações, e pela criação da categoria de "subespécie fraca" para casos especiais. Uma forma foi considerada como subespécie geográfica boa, mesmo que ocorresse em populações polimórficas em muitos lugares, quando satisfizesse as seguintes condições:

- (a) ocorre numa região geográfica de tamanho razoável (pelo menos 3000 Km² ou um quadrante de latitude e longitude), compondo mais de 75% dos indivíduos nas populações, durante pelo menos alguns anos (Mayr, 1969: 190);
- (b) apresenta homozigose genética para os caracteres principais usados na separação de outras subespécies no grupo; e
- (c) demonstra intergradação evidente com outras subespécies da mesma espécie, aonde quer que as encontre.

Por outro lado, uma "subespécie fraca", representando uma diferenciação incipiente ou quase apagada geograficamente, mas presente geneticamente e útil em análise de vicariância na espécie, foi reconhecida pelos seguintes critérios:

- (a) ocorre numa região geográfica de tamanho razoável, em populações nas quais compõe uma fração de pelo menos $\frac{3}{2n}$ dos indivíduos, quando estão presentes $n > 2$ formas principais (mais de 10% da população toda).
 - (b) possui caracteres determinados por seleção, em forma monomórfica, que correspondem a fatores conhecidos de pressão evolutiva na região onde ocorre.
 - (c) igual a (c) enunciado acima.
- Outras formas, que não satisfizessem a qualquer dos dois conjuntos de critérios, foram consideradas recombinações, intergradações, variações individuais ou alea-

tórias, ou aberrações. Ainda em alguns casos, foi comprovado serem híbridos interespecíficos, ou espécies boas mas muito raras.

O terceiro problema foi o da associação filética correta de formas alopátricas, a qual é absolutamente necessária para análise dos resultados de vicariância (Ball, 1976). Evidentemente, a inclusão de falsos vicariantes - formas diferenciadas de estoques específicos diferentes, mas convergentes por razões ambientais ou acidentais, e possivelmente "alopátricas" por exclusão competitiva ou falta de amostragem geográfica suficiente - compromete totalmente qualquer discussão a respeito da evolução de populações potencialmente interférteis, com a produção de raças geográficas. Muitos casos difíceis nos Heliconiini e Ithomiinae foram solucionados durante o trabalho de coleta de dados, pela descoberta de populações hibridizadas (em alguns casos), ou de áreas de simpatria sem intergradação (em outros). Observações de comportamento no campo e no insetário e experiências genéticas forneceram dados adicionais sobre a associação correta dos vicariantes verdadeiros. Em diversos casos, estudos de morfologia clássica interna e externa demonstraram que os elementos alopátricos de uma única espécie podiam ser muito variáveis. Geralmente a morfologia serviu apenas quando examinada em séries, e somente para definir superespécies ou grupos de espécies com uma filogenia mais antiga em comum. Padrões de cor foram analisados por unidades nas asas, com maior ênfase em caracteres de menor aparência, presumivelmente menos afetados pela seleção mimética. As regiões das asas que se mostraram mais úteis foram, na asa anterior, a célula discal e as células M3-Cul e Cul-Cu2 (Brown, 1976b), e o ápice; e na asa posterior, as regiões costal, basal, e anal, nas duas faces. Cor e disposição de pontos no corpo, grau de redução das patas anteriores, venação das asas (especialmente útil nos Ithomiinae), estrutura e disposição das glândulas odoríferas, genitália esdrosada do macho e da fêmea, e características cromossômicas também foram úteis nos estudos morfológicos, que se basearam em grande parte nos caminhos abertos por Emsley (1963, 1964, 1965), Fox (1940, 1949, 1956, 1960, 1967; Fox & Real, 1971), e de Lesse (1967, 1970a, 1970b; de Lesse & Brown, 1971). Quanto os conceitos sistemáticos derivados de análise biológica (comportamento, genética, biogeografia, hibridização) não concordaram bem com os elementos morfológicos, foi dada prioridade aos primeiros, a não ser que as diferenças morfológicas fossem exageradas.

O quarto problema surgiu com alguma frequência. Consistia na existência de subespécies alopátricas, às vezes muito parecidas, separadas por outras raças con-específicas mas muito divergentes em aparência (subespécies politópicas). Enquanto Mayr (1969: 193) favorece a união de tais vicariantes sob a mesma situação taxonômica, neste trabalho foi importante reconhecê-los e mantê-los distintos, especialmente quando correspondiam a centros de endemismo diferentes e amplamente separados entre si. De modo geral, o exame cuidadoso dos caracteres das raças supostamente idênticas revelou diferenças consistentes e reconhecíveis, que depois serviam para separar as populações com confiança (Brown, 1973). Depois, tais conjuntos coincidentes de genes podiam ser muito interessantes para sugerir ligações antigas entre regiões que hoje são isoladas por outros conjuntos (veja discussão):

Métodos de trabalho no campo e no insetário obedeceram aos já publicados (Brown, 1972b; Brown & Benson, 1974). Consistiram basicamente de observações etológicas com ajuda de binóculo, coleta de adultos e estágios juvenis vivos e criação destes até o estágio adulto, e amostragem intensiva em populações locais e abundantes de espécies problemáticas ou pouco conhecidas. O conjunto de material levado nas excursões no campo ia sendo refinado ao longo das viagens, e atualmente consiste dos itens na lista apresentada no Quadro 2, na página seguinte. Este material mínimo permite trabalho eficiente, mesmo se faltar um ou outro item mais pesado de instrumental ideal; o peso total (30 Kg) é relativamente fácil de transportar, mesmo em viagens a pé para áreas remotas.

No trabalho de campo, preferência foi dada a regiões, tanto de polimorfismo como de alto endemismo, que nunca haviam sido visitadas por outros investigadores de Heliconiini e Ithomiinae. Alguns pontos tradicionais de coleta histórica intensiva (Letícia, Iquitos, Tarapoto, Vale de Chanchamayo, Zona do Canal, Villaviciência, Cali, Obidos, Manaus, Belém, Tefé) foram visitados especificamente para determinar os verdadeiros níveis de polimorfismo nas populações residentes nessas regiões. Estes, quase sempre, eram menores que os encontrados nas coleções, onde costuma aparecer número exagerado de formas menos usuais, por vício natural dos coletores.

Trabalhos de campo iniciaram-se, sempre que fosse possível, antes do levantar do sol, pois o período principal de atividade dos Ithomiinae é de manhã cedo. A planta Heliotropium indicum (fedegoso, rabo-de-galo, rabo de alacrán) foi muito usada sempre que disponível, para facilitar a amostragem de machos de Ithomiinae (Moss, 1947; Beebe, 1955; Masters, 1968); exemplares de tamanho médio, encontrados tipicamente em terrenos abertos e arenosos próximos a rios ou lagos, foram arrancados pelas raízes, amarrados e pendurados em lugares escuros e úmidos, porém bem abertos, dentro da floresta. Representantes dos Ithomiinae também podiam ser encontrados em quantidade em flores de Eupatoriaceae, que como Heliotropium liberam produtos de degradação de alcalóides pirrolizidínicos, usados pelos machos para corte e acasalamento (Pliske, 1975). Ambos os sexos eram encontrados durante as partes mais quentes do dia em "bolsões", lugares úmidos e escuros dentro da mata, onde todas as espécies tendem a juntar-se. Os Heliconiini foram encontrados de manhã (com pico de atividade entre 9 e 11 h) em flores preferidas (especialmente Lantana, Anguria, Gurania, e diversas Rubiaceae); mais tarde, os machos em desfile na floresta podiam ser atraídos facilmente com panos vermelhos, e fêmeas foram encontradas procurando Passifloraceae para oviposição, dentro e às margens da floresta. De modo geral, trabalho depois das 14 h foi bem menos produtivo para ambos os grupos, enquanto uma única manhã de trabalho podia fornecer amostra adequada.

Em insetário semi-natural, os trabalhos etológicos e genéticos seguiram caminhos bem desenvolvidos para estes dois grupos de lepidópteros, no trabalho da New York Zoological Society em Simla, Trinidad (Crane, 1955, 1957; Crane & Fleming, 1953; Sheppard, 1963; Turner, 1972, 1974; Emsley, 1964; Brown & Benson, 1974).

Nos museus, os dados completos de localidades foram registrados para todas as espécies de interesse potencial, e os exemplares mais importantes foram fotografados

QUADRO 2

Material levado nas excursões no campo, de uma a seis semanas

- (A) Mochila tipo "Tyrolean", de lona ou (de preferência) de plástico (mais leve e resistente à água)
- Reservatório para a viagem toda. Pode ser deixada por alguns dias em base central, hotel ou pensão. É carregada nas costas, com (B) no peito, deixando mãos livres e o corpo equilibrado para longas caminhadas.
- 1 lona plástica (cortina de box)
- 1 bolsa plástica ou sacola, de reserva
- 1 lata de 1000-1200g. de "Granola" mais leite (comida concentrada: aveia/mel/côco/açúcar/nozes/passas/óleo)
- 2 sacos de puçá, de reserva
- §- 1 puçá inteiro com cabos, de reserva
- §- 6 arapucas de inseto tipo "malaise"
- §- 1 lâmpada negra completa, 110v/60Hz
- 1 guarda-chuva dobrável de reserva
- 1 capa plástica contra chuva
- + 2-3 calças de campo (1/semana)
- + 3-6 camisas de campo com botões nos bolsos de frente (2/semana)
- 2-4 camisetas
- 1 camisa de lã ou casaco (com luvas)
- + 4-12 cuecas
- + 4-12 meias
- + 4-16 lenços de cores diferentes
- 1 cinto de reserva
- 1 estôjo de banho (barbeador + lâminas, pente, sabonete, escova e pasta de dentes, desodorante, medicamentos)
- 1 pasta com papéis, separatas, mapas, trabalhos, cadernos, revistas etc.
- Suficiente dinheiro de reserva
- 1 caixa (lata ou papelão) com 1000 envelopes e 50 bolas de naftalina, para guardar material coletado
- 1 toalha
- 1 calção de banho
- 15 vasilhas plásticas com tampas
- 1 vidro com EtOAc ou CHCl₃
- 1 corda de nylon, forte, 5-10 m
- 100 sacos plásticos de vários tamanhos
- 1 seringa
- 1 caixa de cinta, de reserva
- Barbante de vários tamanhos
- Canetas de várias cores e tipos
- Cadarços de bota
- Sapatos de reserva (Topa-Tudo)
- Presentes para anfitriões e família
- Tubos e papéis para medir pH de solo
- §- Plantas transplantadas (na volta)
- §- Transparências para conferências
- §- Rôpa de cidade ou simpósio

§=facultativa +=podendo lavar, leva-se menos

(C) Saco tipo farinha, com 1 puçá de 40 cm. de diâmetro e dois cabos encaixáveis de alumínio de 1 m cada; e 6-12 iscas de *Heliotropium*, amarradas para dar cilindros pequenos, dentro de um saco plástico (carregado no ombro; pode juntar os itens com asterisco da bolsa, para um dia no campo ou fora da base - levando 2 laranjas).

- (B) Bolsa de avião tamanho "jumbo", com alça reforçada:
- Excursão de 2-3 dias. Pode ser deixada em base ou ponto central no campo, levando só os itens com asterisco (*) para o trabalho contínuo.
- *- 1 guarda-chuva dobrável
- 1 garrafa térmica com copo (água)
- 1 estojo de dissecação e fixações (pinças, alfinetes, líquidos, conta-gotas, tubinhos, lupa)
- *- 1 boné
- 1 estojinho de colher/garfo/faca
- 1 vasilha com 200 g comida conc.
- 4 vasilhas com tampas, p/larvas
- *- 1 camiseta ou calção vermelho
- 1 rede de corda, com agasalho
- *- 1 tubo ou aerosol de repelente
- §- 1 calça e camisa de dormir
- §- 1 par chinelos (pele de veado)
- §- 1 pazinha (cavadeira)
- *- 1 binóculo 7 x 35, wide angle
- §- 1 máquina Pentax H3v com fôli e lentes 150 mm e aproximação
- §- 1 máquina Rolleiflex f/2,8
- §- 1 fotômetro de mão, Metrastar
- 4 filmes adicionais (2 de cada)
- 1 microscópio tipo caneta, 50x
- 1 caneta marcadora indelével
- 1 regêinha
- *- 10 sacos plásticos, vários tamanhos
- 1 lata de Neocid (p/carrapatos)
- 1 caixa de fósforos
- 5 panos brilhantes de várias cores (azul, verde, amarela...)
- 1 lanterna pequena
- 1 rolo pequeno de papel higiênico
- 10 vidrinhos com liq. de Kahle
- 1 altímetro de bolso
- 1 carretel de linha com agulhas
- 1 rolo de barbante codornê
- 1 vidrinho de comprimidos de sal e glicose (p/ fadiga)
- 1 bússola
- §- 1 alicate
- §- 1 chave de fenda
- §- 1 alimentador de borboletas adultas, com caixa de isopor
- *- 1 caixa de cinta, com envelopes e pinça de selos
- *- 1 vidrinho matador, com EtOAc
- 1 estojinho de pronto-socorro
- 1 rolo de esparadrapo ou fita isolante
- §- 1 flash eletrônico com pilhas
- 1 pasta com papéis, mapas, caderno de campo, documentos

§=podeia deixar com a mochila
 *=material de uso contínuo

(D) Roupa do corpo e botas de selva; relógio; canivete, canetas, dinheiro, barbante, envelopes, caderninhos, sacos plásticos e lenços.

em cores e em preto e branco; quando necessário, foram dissecados, as peças quitinizadas tendo sido amolecidas por breve fervura em 10% KOH. Atentou-se muito à descoberta de:

- (1) formas de transição entre subespécies monomórficas amplamente distribuídas, freqüentemente encaradas como espécies boas;
- (2) simpatrias extensas entre entidades supostamente co-específicas;
- (3) novas subespécies, talvez apenas ligeiramente diferenciadas no aspecto externo, correspondendo a diferentes regiões biogeográficas; e
- (4) séries grandes de uma mesma localidade, demonstrando as amplitudes de variação possíveis em populações locais.

Com este acervo de dados biogeográficos já nos respectivos cartões, e com os trabalhos sistemáticos indicando quais deveriam ser as formas vicariantes diferenciadas de um só estoque filético (às vezes envolvendo reorganizações extensas de sistemas taxonômicos anteriores, discutidas em Brown & Mielke (1972), Brown (1976a, 1976b, 1977a, 1977b, 1977c), Mielke & Brown (1979), e no Apêndice III), foi confeccionada uma lista completa das localidades representadas, por país e por subunidade administrativa (estado, distrito, província, departamento). Cada localidade foi fixada com a máxima precisão possível, usando para isso (em ordem de prioridade) conhecimentos derivados de viagens pessoais, discussões com coletores e residentes em cada local, mapas incluídos em publicações dos próprios coletores do material analisado, "gazetteers" entomológicos conceituados (F.M. Brown, 1941; Selander & Vaurie, 1962; G.Lamas M., 1973, 1976c), "gazetteers" gerais baseados em mapas oficiais dos países (U.S. Board of Geographical Names, 1955 a 1976), mapas velhos e novos em escala suficientemente detalhada de cada país, inclusive do Projeto RADAMBRASIL (1973-1979), e cartas de navegação aérea (ONC, WAC). A posição geográfica de cada localidade foi anotada com coordenadas exatas ou aproximadas, dependendo da informação disponível. Das 3880 localidades registradas para toda a floresta neotropical, 3776 (97,3%) foram satisfatoriamente fixadas (Tabela 2; Apêndice I), e mais que a metade das 104 restantes foi localizada em quadrante de 30' x 30', permitindo sua utilização nas análises quantitativas. Durante a fixação dos topônimos, muitas transformações interessantes de nomes foram descobertas; entre as 104 não fixadas, e talvez entre as provisoriamente fixadas, devem constar ainda outras. Uma compilação parcial dos erros mais evidentes em transcrição de nomes entre o campo e a revisão sistemática encontra-se no fim do Apêndice I.

Para cada uma destas localidades, foram indicadas na lista quais as coleções ou trabalhos de literatura em que se encontram os dados sobre suas espécies, usando as siglas dadas acima (alistadas em ordem alfabética no fim do Apêndice I). Anotou-se também nos dois grupos tratados nesta análise, o número total de espécies que foi coletado em cada sítio (máximo próximo a 50, média mais ou menos 20 para uma localidade razoavelmente bem conservada e representada nas coleções, menos nos limites dos trópicos). As altitudes das localidades de floresta tropical foram dimites em cinco categorias funcionais, ligadas a processos ecológicos e pedológicos diferenciáveis e facilmente reconhecíveis durante os trabalhos de campo:

- A = 0-200 m (planícies aluviais tropicais, freqüentemente inundáveis, solos geralmente pobres exceto nas regiões periodicamente inundadas por rios barrentos);
- B = 200-600 m (regiões onduladas, policôncavas, ainda muito quentes, com alta freqüência de pequenos rios, solos geralmente bons a excelentes);
- C = 600-1200 m (encostas íngremes de serras mais altas, ou planaltos com abundantes cabeceiras, geralmente bem chuvosas e menos quentes, com solos bons, especialmente nas partes menos inclinadas);
- D = 1200-1800 m (limites da floresta neotropical, com muitos elementos marginalizados ou com preferências para condições subtropicais; regiões bastante frias, com ocasionais florestas de nuvens, íngremes, solos freqüentemente bons mas rochosos, com reduzida atividade de microorganismos);
- E = acima de 1800 m (dados muito ocasionais, para espécies de preferências mais subtropicais; áreas íngremes, rochosas, de serras mais altas).

É evidente que esta lista de localidades de coleta (Apêndice I) não será exaustiva. Mesmo uma lista muito menor (868 entradas) referente a três gêneros de Ithomiinae (Lamas, 1973), que também foram examinados nesta análise, inclui 149 nomes (17%, ou 4% da lista apresentada aqui) não presentes no trabalho atual (91 desses nomes adicionais são do extremo sul da região neotropical - não visitado para o trabalho desta tese mas importantes para as espécies analisadas por Lamas). Entretanto, visto que uma boa fração das coleções existentes foi examinada, e que uma localidade de floresta neotropical sem qualquer *Heliconius* ou Ithomiinae em evidência imediata é quase inconcebível, a lista inclui uma alta porcentagem das localidades conhecidas de coleta de lepidópteros na América tropical. De igual forma, a lista está longe de estar livre de erros; sua exatidão e precisão são limitadas a níveis bastante baixos pela forma ambígua, generalizada ou incorreta da grande maioria de dados nas etiquetas dos exemplares de coleções antigas, que hoje formam a base dos acervos de quase todos os grandes museus. Dados mais precisos são encontrados para a maioria das localidades representadas em coleções mais recentes, especialmente as feitas pelos próprios depositários, tais como (siglas) AN, CC, DG, DM, DZ, FA, GD, GL, GS, HE, HS, JK, JP, JS, JT, KB, KN, LC, LE, LG, LH, M, MB, MD, ML, MP, MS, MT, MY, NT, OK, OM, OT, PV, RA, RB, RE, RH, RL, RZ, SM, SP, TE, VX, W, WB, e WH.

Após essa primeira etapa, as localidades em cada quadrante (30' x 30' de latitude e longitude; Vanzolini e Papavero, 1968; Fox & Real, 1971) foram agrupadas para representar um único símbolo nos mapas-padrão, divididos igualmente em quadrantes (Figura 3). Esta unidade de área (55,5 x 55,5 Km no equador, 55,5 x 52 Km nos trópicos a 23°27'), além de ser muito conveniente para o mapeamento sistemático em escala nem muito fina nem muito grosseira, foi julgada adequada para representar o fluxo gênico médio entre populações dos organismos estudados (mistura significativa em tempo ecológico). Sem dúvida, é grande demais para representar o fluxo médio em algumas espécies bastante sedentárias como *Heliconius erato* (Benson, 1971; Turner, 1971b). Por outro lado, seria pequena demais para representar a capacidade de dispersão e perda de diferenciação local em outras

TABELA 2
Sumário dos dados de distribuição geográfica (março de 1979)

País	LOCALIDADES						QUADRANTES*				Possíveis	% cobertura
	Total	Quadr	Coord	S/Cd	S/Qd	%Util	Total	Prt	Méd	Frc		
México	218	218	213	5	0	100,0	100	20	56	24	120	83%
Guatemala	125	125	125	0	0	100,0	27 ⁺³	12 ⁻²	11 ⁻¹	7	40	75%
Belize	21	21	21	0	0	100,0	6 ⁺²	2	6 ⁻²	2	12	83%
Honduras	33	33	33	0	0	100,0	22	2	7	13	50	44%
El Salvador	49	49	49	0	0	100,0	7 ⁺¹	2	2	4 ⁻¹	10	80%
Nicaragua	33	33	33	0	0	100,0	25	2	9	14	50	50%
Costa Rica	137	137	137	0	0	100,0	20 ⁺²	13 ⁻¹	8 ⁻¹	1	25	88%
Panamá	126	124	124	2	2	98,4	29 ⁺¹	17 ⁻¹	2	11	35	86%
América Central	742	740	740	2	2	99,7	238	66	97	75	340	70%
Guiana Francesa	115	115	115	0	0	100,0	15 ⁺¹	9	4	3 ⁻¹	35	46%
Suriname	51	50	50	1	1	98,0	19 ⁺³	6 ⁻³	3	13	50	44%
República Guiana	90	88	86	4	2	97,9	39	11	11	17	70	56%
Trinidad & Tobago	78	77	77	1	1	98,7	6	4	2	0	6	100%
Venezuela	429	427	420	9	2	99,5	140 ⁺⁵	38 ⁻³	53	54 ⁻²	300	48%
Antilhas Holandesas	1	1	1	0	0	100,0	1	-	1	-	4	25%
Colômbia	454	436	413	41	18	96,0	138 ⁺²	51 ⁻²	46	43	350	40%
Equador	277	272	270	7	5	98,2	63	31	15	17	85	74%
Perú	282	279	276	6	3	98,9	102 ⁺⁴	52 ⁻²	25 ⁻²	29	200	53%
Bolívia	116	114	110	6	2	98,3	52 ⁺¹	16 ⁻¹	20	17	230	23%
Argentina	83	83	81	2	0	100,0	52	16	33	3	100	52%
Paraguai	25	25	24	1	0	100,0	14 ⁺¹	3 ⁻¹	9	3	72	21%
Uruguai	15	15	15	0	0	100,0	8 ⁺¹	2	7 ⁻¹	0	84	11%
América do Sul menos o Brasil	2016	1982	1938	78	34	98,3	649	227	226	196	1586	41%
Brasil - norte	559	554	545	14	5	99,1	329 ⁺⁴	118 ⁻³	117 ⁻¹	98	1580	21%
Brasil - sul, leste	563	558	553	10	5	99,1	303 ⁺²	80 ⁻¹	112 ⁻¹	113	1140	27%
Brasil - total	1122	1112	1098	24	10	99,1	632	194	227	211	2720	24%
TOTAIS GLOBAIS	3880	3844	3776	104	46	98,8	1519	487	550	482	4646	33%

* Algarismos negativos colocados como expoentes indicam quadrantes compartilhados com outros países, e já incluídos nos totais desses; tais Algarismos são reunidos como expoente positivo no total para cada país, e incluídos no cálculo de porcentagem de cobertura, mas não nos totais globais.

espécies muito móveis como *Hypothyris euclea*, *Tithorea harmonia* e *Mechanitis polymnia* (Brown & Vasconcellos Neto, 1976; Brown, 1977b). Porém, ela é adequada para uma boa parte das espécies estudadas, como *Neruda acede*, *Heliconius melpomene*, *Melinaea lillis/ethra*, *Napeogenes tolosa/aethra* e *Hypothyris ninonia*, o que se reflete no aspecto relativamente cheio, mas nítido, dos mapas de diferenciação destas espécies.

Evidentemente, esta unidade de mapeamento tem que ser escolhida de acordo com as características populacionais de dispersão dos organismos estudados; não pode ser determinada apenas por conveniência de densidade de dados biogeográficos. Por felicidade, a unidade mais conveniente é também coerente com as capacidades de dispersão e com a distribuição dos pontos de coleta dos lepidópteros aqui analisados.

Em março de 1979, haviam dados biogeográficos sobre os Heliconiini e Ithomiinae presentes em 1519 dos 4646 quadrantes de floresta tropical (334) entre o extremo sul dos Estados Unidos e o norte da Argentina. Os quadrantes com pluviosidade anual menor que 1000 mm ou altitudes somente acima de 1500 m não foram incluídos no cálculo total, que corresponde a área das florestas neotropicais continentais (aproximadamente 14.000.000 Km²) dividida pela área média de um quadrante (3000 Km²); o número mais preciso foi determinado por contagem direta dos quadrantes em mapas de relevo e vegetação de cada país. Em 482 dos 1519 quadrantes com dados sobre os organismos estudados (Tabela 2; Figura 3), a cobertura é deficiente para uma análise efetiva, com menos de 4 espécies representadas. As espécies presentes nessas amostras "fracas" geralmente incluem (em ordem de representação) *Heliconi erato*, *Mechanitis polymnia*, *Heliconius melpomene*, *Mechanitis lysimnia*, *Heliconius ismenius/numata*, *Heliconius ethilla**, *Tithorea harmonia**, *Hypothyris euclea*, *Hypothyris ninonia*, ou *Sais rosalia**. Uma ou mais dessas espécies devem ser as primeiras esperadas em coletas casuais ou em regiões mais marginais (*) através da região neotropical inteira.

A essa altura, os dados voltaram para cartões perfurados nas margens, com a informação organizada por quadrante, do norte para o sul e do oeste para o leste, para cada país. Cada entrada incluiu os nomes, as coordenadas e as altitudes das localidades dentro do respectivo quadrante, e uma lista das espécies e subespécies encontradas nessas localidades. Os cartões foram preparados a partir de tabelas extensas de localidades, incluindo em forma colunar as espécies conhecidas de cada uma (veja amostra na Figura 4, p. 34), e foram em seguida usados para desenvolver mapas detalhados de vicariância, por quadrante, nos organismos estudados.

Nas análises quantitativas de cada quadrante, entraram apenas 116 do total de 164 espécies examinadas e revisadas, com algumas raças de outras 7. As outras espécies não demonstraram uma diferenciação adequada ou nítida, por preferirem habitats mais abertos ou altitudes maiores, ou terem grande autonomia de voo e poder de dispersão. As espécies não incluídas são alistadas no Quadro 3 (p. 35) com os relevantes motivos da exclusão das análises quantitativas.

Os dados de distribuição foram lançados, junto com desenhos dos respectivos organismos, em mapas-mudos (mapas de base) confeccionados e impressos especialmente para esta tese (veja Figuras 1 e 3). Incluem toda a extensão da América

FIGURA 3

LOCALIDADES NEOTROPICAIS COM DADOS BIOGEOGRÁFICOS SOBRE HELICONIINI E ITHOMIINAE. POR QUADRANTE DE 30" x 30"

- Área sombreada = montanhas acima de 1500 m.
- ◆ Quadrantes onde coletas foram realizadas pelo autor
- Quadrantes com informações suficientes
- Quadrantes com informações insuficientes

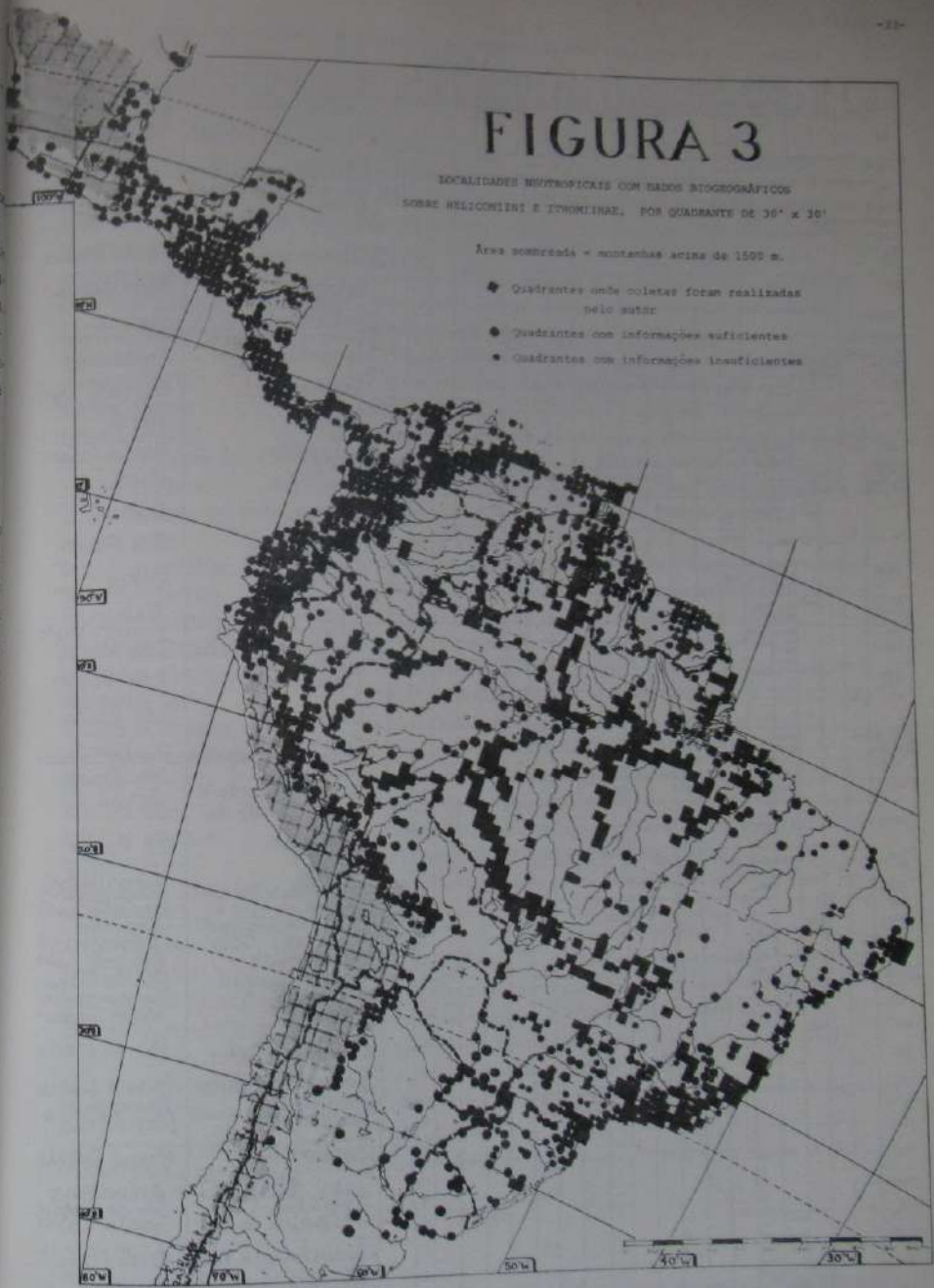


FIGURA 4: Amostra de Tabela grande de espécies em cada localidade (1977)

Código	Localidade		Estado
	Localidade	Estado	
PA 10	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 11	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 12	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 13	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 14	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 15	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 16	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 17	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 18	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 19	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 20	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 21	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 22	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 23	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 24	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 25	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 26	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 27	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 28	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 29	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 30	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 31	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 32	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 33	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 34	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 35	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 36	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 37	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 38	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 39	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 40	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 41	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 42	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 43	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 44	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 45	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 46	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 47	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 48	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 49	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 50	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 51	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 52	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 53	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 54	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 55	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 56	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 57	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 58	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 59	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 60	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 61	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 62	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 63	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 64	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 65	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 66	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 67	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 68	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 69	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 70	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 71	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 72	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 73	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 74	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 75	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 76	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 77	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 78	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 79	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 80	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 81	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 82	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 83	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 84	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 85	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 86	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 87	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 88	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 89	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 90	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 91	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 92	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 93	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 94	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 95	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 96	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 97	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 98	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 99	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	
PA 100	Ipatinga, Rio Medeira	Bahia	

QUADRO 3

Espécies não incluídas nas análises quantitativas por quadrante

Espécie(s)	Motivo(s) da exclusão
<i>Philanthria dido</i> , <i>P. wernickei</i>	Preferem habitats ensolarados; grandes capacidades de vôo
<i>Philanthria pygmalion</i>	Preferem habitats mais abertos e secos (campina amazônica)
<i>Bione junco</i> , <i>B. moneta</i>	Preferem sol; pragas da lavoura; pouco diferenciadas
<i>Dione glycera</i>	Preferem altitudes maiores (até 4000 m) nos Andes
<i>Agraulis vanillae</i>	Preferem habitats abertos e ensolarados; praga da lavoura
<i>Podotricha suchrofa</i> , <i>P. telesiphe</i>	Preferem altitudes maiores; grandes capacidades de vôo
<i>Dryadula phaeusa</i>	Preferem ambientes muito abertos (brejo, campo)
<i>Bryas julia</i>	Preferem ambientes ensolarados; grande capacidade de vôo
<i>Eucides vibilia</i>	Preferem ambientes mais abertos e ensolarados
* <i>Eucides lampeto</i>	Pouco estudado ou conhecido; raças andinas sobrepostas
<i>Eucides isabella</i>	Preferem habitats mais abertos; grande sobreposição de raças
* <i>Eucides lybia</i> (na Bacia Amazônica)	Uma única subespécie reconhecida em toda a Bacia
<i>Eucides aliphera</i>	Preferem ambientes ensolarados; grande capacidade de vôo
* <i>Neruda metharme</i> (na Bacia Amazônica)	Migratória; só duas subespécies em toda a Bacia
<i>Laperus doris</i>	Migratória; polimórfica, com pouca diferenciação geográfica
* <i>Heliconius wallacei</i> (na Amazônia)	Grandes capacidades de vôo; só duas subespécies presentes
* <i>Heliconius burneyi</i> (na Amazônia)	Grandes capacidades de vôo; diferenciação difusa na Bacia
<i>Heliconius hermaphros</i>	Preferem ambientes abertos (Brown & Sønson, 1977)
* <i>Heliconius telesiphe</i> (sul dos Andes)	Preferem ambientes abertos em grandes altitudes
<i>Heliconius charitonis</i>	Preferem ambientes abertos e marginais; mal diferenciada
<i>Heliconius ricini</i>	Preferem ambientes abertos e ensolarados; não diferenciada
<i>Heliconius leucodia</i>	Quase sem diferenciação na Bacia Amazônica toda
* <i>Heliconius antiochus</i> (na Amazônia)	Quase não diferenciada na Bacia Amazônica toda
<i>Athesis clearista</i>	Altitudes maiores nos Andes, habitats marginais
<i>Melinaea mneme</i>	Mal diferenciada na Amazônia, com sobreposição de raças
<i>Psittitia neglecta</i>	Tratada preliminarmente em Lamas (1973); rara, monomórfica
<i>Thyridia psidi</i>	Tratada preliminarmente em Lamas (1973)
<i>Methona confusa</i> , <i>M. curvifascia</i> , <i>M. grandior</i> , <i>M. megista</i> , <i>M. maxima</i> , <i>M. themisto</i> , <i>M. singularis</i>	Tratadas preliminarmente em Lamas (1973)
<i>Aremfoxia ferra</i>	Altitudes maiores nos Andes; mal estudada ou conhecida
<i>Napeogenes larilla</i> , <i>N. flossina</i>	Altitudes maiores nos Andes; pouco material disponível
<i>Napeogenes verticilla</i>	Pouco estudada, com diferenciação incerta
<i>Aeria elara</i> , <i>A. aurimidia</i> , <i>A. olena</i>	Sistemática tratada em outro trabalho em preparação
<i>Prittwitzia hymenaea</i>	Migratória; preferem ambientes marginais
<i>Ceraticada doto</i> , <i>C. canaris</i> , <i>C. hyem</i>	Tratadas em Brown & D'Almeida (1970); em revisão por Lamas

* Uma parte das subespécies dessas espécies é incluída nos mapas e nas análises.

tropical dentro da qual as espécies analisadas se encontram regularmente (as poucas que chegam às Antilhas ou aos EUA não foram incluídas nas análises, por serem mal diferenciadas no continente). Todas as regiões ou picos principais acima de 1500 m, que representariam barreiras efetivas para muitas espécies tropicais, foram delineadas nos mapas-padrão por um sobreamento. O modelo do mapa partiu do mapa-mudo do IBGE da América Latina (1967). As fronteiras de certos países (Equador, Paraguai, Brasil) e os cursos dos rios foram corrigidos, e outros rios principais, montanhas e partes da América Central foram acrescentados, usando como fonte o Atlas Mirador Internacional (ed. A.P. Guimarães, 1975). Correções finais inclusive das posições de algumas serras e rios, e das ilhas Trinidad e Tobago, foram feitas com base em conhecimentos pessoais, mapas detalhados (1:1.000.000) de cada país (inclusive do RADAMBRASIL), e cartas de navegação aérea. Uma versão preliminar do mapa-base, usada nos trabalhos já publicados (Brown, 1977a, 1977b, 1977c), foi criticada por sua inclinação e excessiva dotação de dados fisiogeográficos; foi usada nesta tese apenas para certas representações simples ou sintéticas (veja Figura 3). Uma nova versão, mais limpa e ampla, e com as coordenadas alinhadas com as margens, foi preparada em 1978 para uso na maioria das figuras desta tese.

Os mapas representam padrões de vicariância para cada espécie politípica ou grupo de espécies relacionadas e alopátricas. Letras padronizadas foram utilizadas para todas as espécies presentes em cada área geográfica identificável nas análises preliminares como possível zona de endemismo biótico; uma lista destas letras com suas respectivas regiões biogeográficas, encontra-se no início da seção de mapas (p. 57). Mesmo antes da confecção desses mapas mais pormenorizados, foram nascendo idéias sobre prováveis centros de endemismo. Uma definição mais precisa de áreas de endemismo surgiu, então, de uma "análise de projeção" (de Lattin, 1957; Müller, 1972, 1973), pela sobreposição desses mapas. Em termos quantitativos, foi julgado centro efetivo de endemismo em nível comunitário, qualquer região de pelo menos 4 quadrantes (12.000 Km²) que incluía pelo menos 10 espécies características (entre as 164 analisadas), ou na qual pelo menos a metade das espécies presentes mostrava-se diferenciada com relação a raças das mesmas espécies em regiões adjacentes. Também foram identificadas, como possíveis sub-centros de endemismo ou ilhas mais fracas em termos de diferenciação da biota, áreas com raças endêmicas de um número menor de espécies analisadas (1 a 9).

Para cada região de endemismo reconhecida, foi escolhido um nome, buscando ortografia internacional e base na geografia local (serras, rios, países). Os nomes foram adequados, sempre que possível, com os já usados por outros autores recentes que estudaram biogeografia neotropical (Haffer, 1969, 1974, 1975, 1978; Vanzolini, 1970, 1973; Müller, 1972, 1973; Lamas M., 1973; Prance, 1973; veja Brown, 1976a: Apêndice I, Tabela). Estes nomes foram apresentados ao julgamento dos participantes no Simpósio Internacional em Caracas em fevereiro de 1979; apenas uma modificação foi sugerida (Chimborazo para Guayas).

Uma lista de espécies e subespécies endêmicas para cada região foi preparada (veja Apêndice III). Com estas listas como base de associação geográfica entre

insetos e centros endêmicos, cada quadrante foi classificado quanto a afinidades e graus de endemismo da fauna presente. Na lista de insetos presentes em cada quadrante, foi atribuída a cada organismo uma associação com uma das áreas endêmicas reconhecidas. No caso de quadrantes nas periferias da região neotropical, ou no meio dos centros de endemismo, essencialmente todos os organismos na lista levaram a mesma atribuição, correspondendo ao quase único centro endêmico representado. Em seguida, o quadrante foi analisado, sendo calculado um valor para cada centro de endemismo representado de fato nas espécies presentes na lista. O programa do cálculo foi muito simples, consistindo de somatório de algarismos atribuídos a cada organismo presente na lista, da seguinte maneira:

Para cada cálculo de valor de endemismo,	
<u>valor atribuído:</u>	<u>Para organismo com estas características:</u>
+1	Entidade associada com o centro de endemismo sendo calculado
0	Entidade associada com outro centro de endemismo, mas presente na área toda do centro sendo calculado, ou não substituída no centro por qualquer equivalente taxonômico vicariante
-2	Entidade associada com outro centro de endemismo e substituída por vicariante conflíctica dentro do centro sendo calculado.

Este programa, que em síntese representa uma correção dupla para hibridização ou mistura gênica de populações presentes no quadrante, foi desenvolvido em atendimento às duas etapas iniciais de análise biogeográfica quantitativa, sugeridas por Haffer (1977): delimitação de zonas de endemismo e de zonas de hibridização. Sendo que os organismos analisados aqui demonstram áreas de endemismo e de hibridização nas mesmas espécies politípicas, foi possível unir as duas etapas em uma única operação de análise para cada quadrante. A correção dupla para hibridização (-2) daria valor negativo a um quadrante em que mais que a metade das populações residentes fossem misturadas com introgressão de raças vizinhas. A robustez desse programa em operação foi amplamente demonstrada durante o período entre as primeiras análises (1976) e esta tese: em quase todos os casos em que houve adições às listas de quadrantes, os valores corrigidos de endemismo modificaram-se pouco, mantendo-se dentro de um padrão disciplinado de isolinhas concêntricas de endemismo para cada centro. Exceções apareceram apenas em quadrantes nas periferias dos neotrópicos ou nos centros das regiões de endemismo, onde listas mais compridas simplesmente resultaram em números mais altos para o principal, geralmente único, centro representado.

Uma amostra de análise para cinco quadrantes representativos é apresentada no Quadro 4. As associações das formas com cada centro de endemismo são expostas no início de Apêndice III, bem como nos Quadros 5-18 (pp. 44-56) e nos mapas de vicariância. Todas as listas de quadrantes são reunidas no Apêndice II, com suas respectivas classificações com relação a cada centro representado em cada lista.

Além de ser muito simples, o programa usado tem a vantagem de ser aplicável, com razoável êxito, a quadrantes com poucos dados, sendo menos dependente de tempo de coleta que um simples somatório de organismos endêmicos observados: especialmente

em zona de hibridização parcial ou intensiva, as misturas aparecerão nos primeiros organismos coletados, já estabelecendo valores baixos ou negativos com listas de espécies. Assim, o programa é nitidamente inclinado a favor da realidade, poucas coletas tenderão a apanhar poucas espécies residentes, frequentemente as mais sujeitas à hibridização quando for próximo de um outro centro; se com mais coletas aparecerem mais populações hibridizadas, também serão registradas as populações residentes mais escassas, tendendo a equilibrar o valor global do quadrante. A aplicação criteriosa desse programa, dentro das categorias acima, produziu em todas as regiões mapas coerentes de isolinhas de endemismo corrigido, representando a distribuição e a diluição gradativa das faunas endêmicas para cada centro conhecido. Pouquíssimos casos apareceram de quadrantes positivos para mais de um centro, e em zonas de hibridização os valores caíram negativos para todos os centros representados, mesmo com listas relativamente restritas de espécies.

Assim, as cifras corrigidas dos quadrantes foram lançadas em mapas regionais e isolinhas foram desenhadas ao redor de cada centro de endemismo reconhecível, a partir do máximo (geralmente na ordem de 15-25 para os centros mais fortes ou isolados, 5-10 para os mais fracos ou menos isolados), em quatro a seis degraus até zero. Os contornos da isolinha de 20% do máximo foram ajustados para não passarem acima de 1500 m de altitude nem abaixo da isocleta de 1000 mm anuais de chuva. Os mapas resultantes foram usados para realimentar os conceitos iniciais dos centros de endemismo e das associações de cada forma com eles. Dois de tais ciclos de realimentação produziram mínimas modificações nos contornos dos centros endêmicos, exceto no caso de regiões adjacentes mal diferenciadas entre si. Apenas um outro centro apareceu (Pantepui, segregado dos anteriores centros Roraima e Ventuari). Era possível, entretanto, a definição de vários subcentros, com menos de dez espécies associadas, separadas por áreas com número menor ainda.

Um grande número dos centros de endemismo, tanto áreas centrais como prováveis áreas de transição, já havia sido visitado antes da confecção dos mapas; outros foram percorridos em 1975-1979, na tentativa de expandir a base de dados e chegar a uma visão integral das características gerais de uma área de endemismo de organismos da floresta neotropical. Nas visitas a essas regiões em 1970-1974, nesta tese, nos seguintes centros de endemismo dentre os descobertos nos trabalhos quantitativos: Darién, Nechí, Chocó, Chimborazo, Cauca, Magdalena, Catatumbo, Rancho Grande, Sucre/Trinidad, Apure, Villavicencio, Putumayo, Abitagua, Sucúa, Napo, Marañón, Huallaga, Andes, Chanchamayo, Inambari, Yungas, Guaporé, Imataca, Pantepui, Roraima, Imeri, Manaus/Guiana, Oyapock, Marajó, Belém, Tapajós, Rondônia, Madeira, Tefé, Loreto, Araguaia, Pernambuco, Bahia, e Rio de Janeiro (ver as Figuras 1 e 3), num total de 39 dos 44 reconhecidos. Visitas adicionais a bem para os designados por Chiriquí e Ucayali. Informações detalhadas sobre Guatemala e Chiriquí foram obtidas de W.W. Benson; sobre Guatemala, de E. Welling M.; sobre Chiriquí, de P. de Vries, W. Haber, e G. Small; sobre Ventuari, de P. Fernández Yápez, H. Skinner, M.L. Gadou, O. Huber e S.S. Tillett. Dados sobre Santa Marta chegaram de M. Takahashi e E.W. Schmidt-Mumm, o sobre Tobago de

QUADRO 4

Listas representativas para cinco quadrantes, com valores corrigidos e não

A. Quadrante rico e muito isolado, periférico à região neotropical: 0-700 EQUADOR: Ichiñcha, Marabí (Santa Cecilia 015-7809, mais sete locais)

Eucides proclia warrystae	Ch	Zinobia pavonii	No
antesti sp.nov.	Ch	Olyras insignis transiens	Ch
Melicoidius (Melicoidius) metapleurus	Ch	Tichorea harmonia hahabana	Ch
hecale australis	Ch	Melinaea ludovica usuarina	Ch
Meliponina cythera	Ch	Mechanitis polyenia chiborazana	Ch
ATHEIS	Ch	Mechanitis lysimnia ca. macrurus	Ch
epino alithea/hansui	Ch	Mechanitis venegii hantianus	Ch
erato surbia	Ch	Scada zibia cerusa	Ch
Mecalepis exilis	Ch	Napeogenes sticta aster	Ch
sara quipoci	Ch	Napeogenes sticta decora	Ch
sara cantões	Ch	talosa crispata	Ch
stenuchia primivaria	Ch	erato sp.nov.	Ch
		hypothyris lycaete antonia	Ch

B. Quadrante menos rico e menos isolado, periférico à região neotropical: 26-490 BRASIL: Santa Catarina (Joinville 2618-4852, mais um local)

Eucides poena	RJ	Melinaea etrus	Ar
Melicoidius numata ribiquei	RJ	Ludovicia parva	RJ
hecale	RJ	Mechanitis lysimnia lysimnia	RJ
sticta maraca	RJ	Phacidula euryanassa	RJ
sticta polyzona*	Ar	Epityches subsept	RJ
Meliponina nama	Ar		
erato phyllis	RJ		
sara assodes	Ar		

C. Quadrante rico com um centro dominante e outro contaminante, central à região: 3-530 BRASIL: Pará (Km. 100 Altamira-Itaituba, 2 Km N. 329-5301)

Eucides tales pythagoras	Ip	Scada rockia theophia*	Se
Heruda soede faleria	Ip	rockia sp.nov.	Ip
Melicoidius (Melicoidius) paraflexus	Ip	Napeogenes pharacites gryne	Ip
numata superioris	Ip	inachia pyrcis	Ip
hecale laeta	Ip	inachia sp.nov.*	MG
Meliponina madeira	Ip	Carsauris vanthostota deconra	Ip
erato amazona	Se	hypothyris nimbia sp.nov.	Ip
Melinaea ludovicia ludovicia	Se	nimbia somptuosa*	MG
Marsaeus putrete	Ip	tegricuri ignora	Ip
Tichorea harmonia cuparina	Ip	tegricuri michaelis*	MG
Mechanitis polyenia mazzesi	Ip	daphnis daphnoides	Ip
polyenia sp.nov.*	MG	maerucus sp.nov.	Ip
Marsaeus virens	Ip	mellea barli	Se

D. Quadrante pobre com um centro dominante e outro subdominante, central: 4-500 BRASIL: Pará (Tucuruí - Alcobaga, 343-4942)

Heruda soede faleria	Ip	Sais rosalia rogalinot*	Se
Melicoidius numata superioris	Ip	Mechanitis polyenia mazzesi	Ip
numata silvana	Se	polyenia castarum*	Ar
Meliponina theloipe*	Se	Scada rockia sp.nov.*	Ip
Meliponina madeira*	Ip	Napeogenes inachia inachis*	Se
erato amazona	Se	inachia pyrcis*	Ip
Melinaea ludovicia ludovicia	Se	inachia sp.nov.*	MG
		Hypothyris euclea barli	Se

Nota: numata silvana apenas uma subespécie: numata silvana central com -2 (não inachia)

E. Quadrante muito rico e muito influenciado de vários lados, central à região: 6-760 PERU: San Martín, Loreto (Yurimaguas 554-7607, mais dois locais)

Eucides talis michaeli	U	Melinaea marsaeus phasiana	U
Heruda soede capitellus	U	Marsaeus rileyi*	Lo
apode bartlettii*	Ar	megophiles sp.nov.*	H
Melicoidius numata arcuella	U	megophiles arctus	En
numata standingeri	H	Sais rosalia zitelia	U
numata silvana*	Se	Forbestia proceris	No
numata surora	Lo	epicicola epicolopides	U
hecale sisyphus	In	glicencia amodig	In
hecale humboldti*	Lo	glicencia olivencia	U
pardalimus sergestus*	H	glicencia jurtana*	No
pardalimus lithodreus	U	Mechanitis polyenia sp.nov.	U
pardalimus elatus	(?)	lysimnia elisa	Y
sticta adela	Lo	Marsaeus mazzesi	U
sticta tarsus*	Ip	Marsaeus secotus*	Ar
sticta pseudobipoloides	U	Marsaeus nigropictalis	In
sticta olivaria*	No	Marsaeus lucifera	Lo
Meliponina cronata	U	Scada zibia batesi	U
Meliponina aneryllis*	H	rockia junina	U
erato lativitta*	Ar	Napeogenes sticta hirsuta	U
erato urua	U	sticta inachis*	H
emeter cepator	U	setha liguistensis	Lo
		setha otaxes	C
		lyllis oprena	Lo
sticta mechanitis salini	U	inachia phare	U
Tichorea harmonia sp.nov.*	In	hypothyris nimbia equiflita*	Lo
harmonia marita	(?)	lysimnia latipennis	U
Melinaea etrus	U	lysimnia pardalina	U
ludovicia ludovicia*	Se	maerucus mazzesi	No
lycaete hirtata	U	lycaete stactasina	C
maerucus flavolineata*	H		

* Subtrai dois do valor calculado para o centro dominante (Invasor).
 * Subtrai dois do valor calculado para o centro subdominante.

M. Barcant.

Dessas visitas, de informações obtidas de mapas climáticos e de vegetação, de fotografias aéreas e voos de reconhecimento, e ainda de informações detalhadas recebidas de colegas, sobre todas as áreas centrais e periféricas dos centros de visitação pessoalmente, de discussões com geólogos, pedólogos e fitossociólogos e especialmente dos mapas do Projeto RADAMBRASIL (1973-1979) e FAO/UNESCO (1973-1976), foram compostos mapas pormenorizados das características ecológicas determinantes em cada área, tanto no presente como no passado recente (por extrapolação ou por dados paralelos das geociências).

Finalmente, a situação de preservação de cada região de endemismo foi averiguada a partir de informações pessoais ou recebidas de colegas, especialmente Wetterberg (Wetterberg et al., 1976; Wetterberg et al., 1978; Wetterberg & Pádua, 1978) sobre parques, reservas florestais e outras reservas existentes nas respectivas áreas.

O desenvolvimento da metodologia, com as respectivas etapas no programa de análise biogeográfica e ecológica, é representado em forma gráfica no Quadro 5.

RESULTADOS

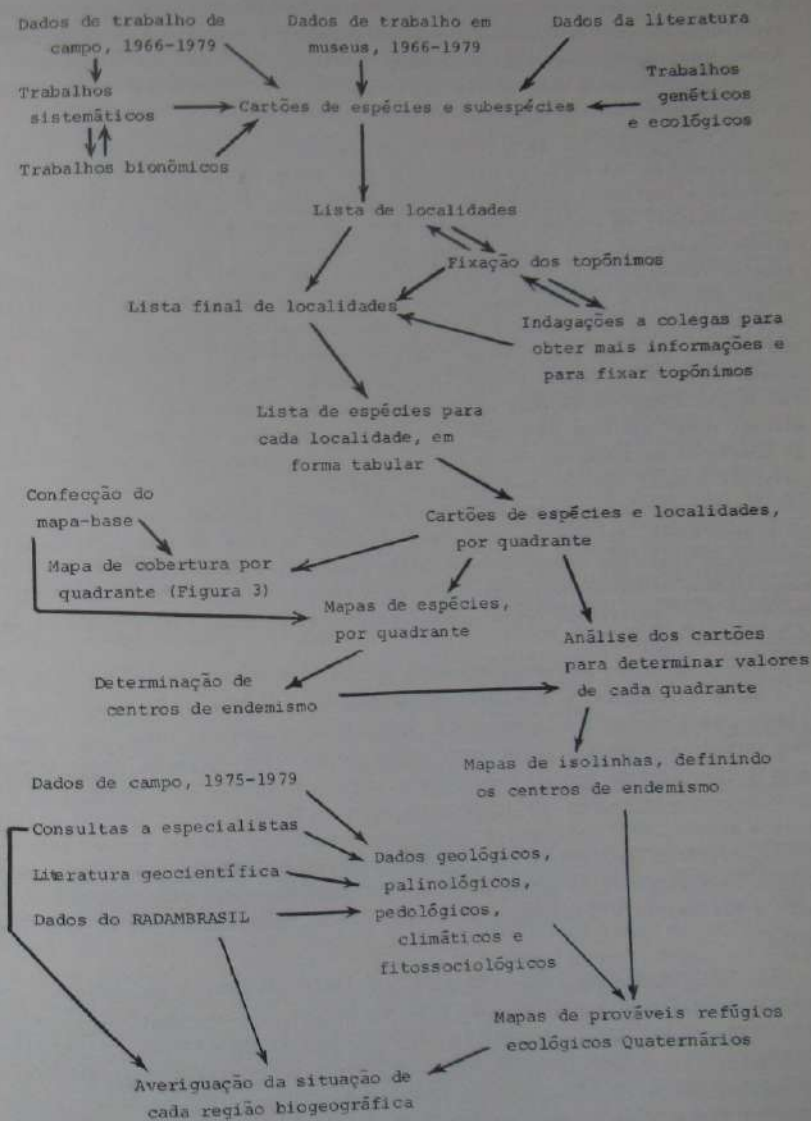
Os resultados das investigações e das análises são apresentados a seguir, em forma já organizada e gráfica, com referência às operações esboçadas no Quadro 5. Os dados estão reduzidos a forma manejável e apresentados em quadros e mapas; publicações minhas e de outros serão citadas onde for relevante.

A. Sistemática. As reorganizações taxonômicas dos grupos estudados são aplicadas em forma anotada no Apêndice III, com a bibliografia relevante. Houve necessidade evidente de revisões profundas, à medida que novas associações ou dissociações de espécies e subespécies foram indicadas pelos trabalhos ecológicos, biogeográficos, etológicos, genéticos, ou morfológicos. Para facilitar a visualização destas alterações e revisões, seguem-se (Quadros 6 a 18, páginas 44-56) diagramas das modificações feitas na revisão taxonômica de todos os gêneros ou grupos de espécies considerados na análise. Os diagramas incluem atribuição geográfica de cada entidade diferenciada, bem como referências a autores anteriores e aos trabalhos já publicados por mim. Eles representam, assim, um resumo esquemático do Apêndice III. Também incluem indicação dos centros de endemismo de cada entidade, podendo aparecer sem introduzir correção negativa nos valores calculados, outros que os centros "nativos" dos organismos; e assinalam os taxa com os quais eu tenho tido experiência no campo, durante este trabalho.

B. Geografia. A lista dos 3880 topônimos encontra-se no Apêndice I, que inclui para cada localidade sua altitude, os números de espécies ou subespécies de Heliconiini e Ithomiinae registradas, e as fontes de informações sobre a fauna e a localidade. Coordenadas exatas são fornecidas de cada localidade, quando conhecidas, e o quadrante da localidade é indicado. Localidades coletadas por mim são assinaladas com asterisco (*).

QUADRO 5

Fluxo de elementos na análise quantitativa dos dados biogeográficos



C. Quadrantes. As listas de espécies por quadrante, transferidas dos respectivos cartões (do tipo ilustrado no Quadro 4, preparados de tabelas do tipo ilustrado na Figura 4), encontram-se no Apêndice II. Para cada quadrante são dados os valores brutos e corrigidos para hibridização (quando não muito negativos) para todos os centros de endemismo representados na respectiva lista de espécies. Também incluem-se, para cada quadrante, a situação político-administrativa, as localidades englobadas (do Apêndice I) e dados sobre faixa de altitudes, vegetação e solos predominantes, e pluviosidade, quando conhecidos.

D. Vicariância. As Figuras 5 a 84 (pp. 58-101) incluem mapas de distribuição de subespécies das espécies politípicas analisadas nos cartões, num total de 122 espécies e 866 raças geográficas reconhecidas. Os dados foram lançados nos mapas por quadrante; em uma meia dúzia de casos, um quadrante foi dividido pelo meio, quando abrangesse dois vales andinos distintos ou dois lados de rios largos, com subespécies diferentes da espécie em questão. Os centros de endemismo receberam letras próprias e padronizadas, usadas em todos os mapas, de modo a facilitar a identificação da atribuição geográfica de cada entidade mapeada (estas atribuições são também indicadas nos Quadros 6-18 e no Apêndice III). Uma chave para essas letras antecede os mapas (página 57). Quadrantes com populações híbridas receberam letras indicando as duas ou mais subespécies que entraram nessas populações mistas, desde que suas proporções gênicas aparentemente excedessem 10%. A presença ocasional ou acidental de um conjunto gênico no quadrante (menos de 5% nas populações locais) não foi considerada no mapeamento nem na avaliação dos cartões. Casos intermediários, de presença rara mas regular, geralmente foram incluídos. Em alguns casos, foi preciso supor que misturas de genes de duas raças adjacentes produziram fenótipos parecidos com outras subespécies mais distantes, para evitar complexidade excessiva nos mapas, nas zonas de hibridização. Nos casos onde este fenômeno foi investigado (veja também Turner, 1971a, 1972), foi possível a verificação dessa suposição.

Cada mapa inclui um gráfico mostrando as preferências altitudinais das espécies. Mapas adicionais, e discussão de padrões de vicariância, já se encontram publicados, para várias das espécies não analisadas ou mapeadas aqui: veja Emsley, 1963 (*Dryadula phaetusa*, *Dione juno*, *Dione moneta*, *Dione glycera*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia*, *Laparus doris*); Vane-Wright, Ackery & Smiles, 1975 (*Podotricha euchaeta*, *Podotricha telesiphe*, *Heliconius telesiphe*); Turner, 1971c (*Laparus doris*); Brown & Benson, 1977 (*Heliconius hermathena*); Sheppard, Turner, Brown, Benson & Singer, no prelo (*Heliconius charitonia*); Lamas, 1973 (*Paititia neglecta*, *Thyridopsis psidi*, sete espécies de *Methona*); Brown & D'Almeida, 1970 (*Ceraticada*); Brown, Ebert & Mielke, 1970 (*Prittwitzia*); Brown, Lamas, Ebert & Dias Fv, em preparação (*Aeria*).

E. Centros de endemismo. Um mapa qualitativo de centros de endemismo, para organismos da floresta neotropical, derivado de uma análise superficial dos dados desta tese, já foi publicado (Brown, 1977b; Figura 8, reproduzida aqui na Figura 85, página 102). A transformação deste mapa em representação quantitativa foi possível com a ajuda dos cartões analisados por quadrante (Apêndice II). Os números derivados dessa análise, antes e depois de correção para hibridização, represen-

tam, respectivamente, as áreas globais de influência de cada centro de endemismo, e as áreas efetivas ocupadas pelas biotas endêmicas em interação com outras biotas vizinhas. Essas duas áreas (influência global e endemismo efetivo, após correção) são representadas nos mapas em cima de cada página de 103-146 (Figuras 86-129), juntamente com mapas de endemismo corrigido para *Heliconini* e *Ithomiinae*, separadamente. Inclui-se também um mapa de projeção das distribuições de todas as borboletas endêmicas à região que entraram na análise quantitativa (projeção das Figuras 5-84), bem como uma lista das mesmas. Os mapas, em cima à esquerda de cada página, representam os resultados principais deste programa de pesquisa (centros de endemismo faunístico, determinados de maneira quantitativa e corrigidos para hibridização). Estes são reunidos em um só mapa na Figura 130 (página 147), que pode ser comparada e contrastada com a representação de centros endêmicos derivada da análise qualitativa anterior (Figura 85, página 102). O mapa sintético (Figura 130) também ilustra o inverso de endemismo: são escurecidos todos os quadrantes com nenhum valor positivo para qualquer centro de endemismo, assim definindo as "zonas de sutura" ou contato entre subespécies endêmicas vizinhas.

F. Refúgios do Quaternário. Os solos, climas atuais e do período final da última época glacial (Brown & Ab'Sáber, 1979), topografias, e formações vegetais atuais e do mesmo período no passado (Ab'Sáber, 1977), correspondentes a cada centro de endemismo, são representados nos cinco mapas pequenos em baixo nas Figuras 86-129 (páginas 103-146), com as respectivas fontes de informações (muitas dessas informações são resumidas em Brown & Ab'Sáber, 1979). Pela conjugação desses elementos de maneiras já apresentadas (Brown & Ab'Sáber, 1979) e discutidas adiante, pode-se chegar a sugestões tentativas de áreas de refúgios, regiões de longa estabilidade florística e faunística, de continuidade de sistemas integrados de floresta tropical durante os grandes ciclos climáticos de Pleistoceno, correspondentes a cada centro de endemismo (menos as ilhas modernas que representam mais seguramente outra modalidade de evolução biótica). Estas regiões hipotéticas aparecem nos mapas inferiores à direita de cada Figura (86-129). Todas são reunidas na Figura 132 (página 149), que pode ser comparada com a proposta de refúgios em trabalho anterior (Brown, 1977b) (Figura 131, página 148).

Uma comparação desses regiões de suposto refúgio com os "refúgios" propostos por outros autores já foi publicada (Brown, 1975a; Brown & Ab'Sáber, 1979). A correspondência é razoavelmente marcada, e continua evidente depois da análise quantitativa e mais objetiva de centros de endemismo.

G. Situação atual dos centros de endemismo. Observações pessoais, informações recebidas de colegas, e sugestões na literatura (Steyermark, 1976; Wetterberg et al., 1976; Wetterberg et al., 1978; Wetterberg & Padua, 1978; Lamas M., 1978b; Brown & Ab'Sáber, 1979) foram aproveitadas para indicar, nos mesmos mapas de refúgios (inferiores à direita, Figuras 86-129), a situação atual de cada área, no que se refere à destruição das florestas e à existência de unidades efetivas de conservação de sistemas florestais. É possível notar que a maioria das regiões importantes demonstra pelo menos uma unidade de conservação proposta; mas sendo que muitas não passam de propostas, ou unidades declaradas mas não fiscalizadas ou implantadas, não se pode afirmar que a situação de conservação de patrimônios genéticos da floresta Neotropical esteja próxima à desejável, em 1979.

QUADRO 6

HELICONIINI: GÊNEROS PRIMITIVOS

Emsley (1963)	Revisão atual
PHILAEETHRIA dido dido	PHILAEETHRIA 6*dido (Neotrópicos)
wernickei	5*wernickei (Rio de Janeiro)
	5*pygmalion (não-floresta)
DRYADULA phaetusa	
AGRAULIS vanillae vanillae	AGRAULIS vanillae 7*vanillae (Amazônia)
insularis	5*lucina (Napo)
nigrior	5*forbesi (Chimborazo)
incarnata	7*maculosa (Rio de Janeiro)
forbesi	7*incarnata, 7*nigrior (Norte)
galapagensis	6*insularis, 5 galapagensis (Ilhas)
maculosa	
lucina	
DIONE juno juno	DIONE juno 7*juno (Amazônia)
(suffumata)	5*huascuma (Guatemala)
huascuma	5*andicola (Chimborazo)
andicola	4*miraculosa (W. Peru)
(miraculosa)	5*suffumata (Araguaia)
moneta moneta	moneta 5*poeyii (Guatemala)
butleri	5*butleri (Andes)
poeyii	5*moneta (Yungas)
glycera	6*glycera (Andes)
PODOTRICHA euchroia euchroia	PODOTRICHA telesiphe 5*tithraustes (Abitagua)
(caucana)	3*ssp.nov. (Sucúa)
mellosa	5*telesiphe (Andes)
(straminea)	euchroia 5*euchroia (Villavicencio)
telesiphe telesiphe	5*caucana (Cauca)
tithraustes	4 mellosa (Chimborazo)
	5*straminea (Abitagua)
DRYAS iulia iulia	DRYADULA 7*phaetusa (Neotrópicos)
moderata	DRYAS iulia 6*moderata (Chimborazo, América Central)
cillene	7*alcionea (América do Sul)
nudeola	6*delilla, 6*cillene, 4 nudeola,
carteri	5 carteri, 4 juncta, 4 iulia,
delilla	5 hispaniola, 5 dominicana,
hispaniola, lucia	4 lucia, 4 framptoni (Ilhas)
juncta, dominicana	
warneri, framptoni	

* Estudado no campo
veja Brown & Mielke (1972),
Brown (1976a)

Exemplares examinados: 1 = 1 exemplar só
2 = 2-5; 3 = 6-20; 4 = 21-100; 5 = 101-1000;
6 = 1001-10000; 7 = mais de 10000 exemplares

QUADRO 7 : BUEIDES

Emsley (1965)	Revisão atual
alipherus alipherus	procua 4 asidia (Guatemala)
cillanulus	5*vulgiformis (Chiriquí) Da
gracilis	5*edias (Nechí) Da, Co, Ca, Mg, SM, Cb, Ap, V, Et,
	4 euryssaces (Chimborazo) AB, Su, Mm
edias vulgiformis	4 umbratilis (Santa Marta)
edias	5*procua (Rancho Grande) Ap
euryssaces	3*browni (Pantepui) It, Pr
umbratilis	
proculus	emsleyi 2 emsleyi (Nechí) Ca, Mg, V
luminosus	2 ssp.nov. (Chimborazo)
ascidius	vibilia 5 vialis (Guatemala)
	4 ssp.nov. (Nechí)
	4 vicinialis (Chimborazo)
	5 mereauli (Rancho Grande)
	6 unifasciatus (Napo)
	5 vibilia (Bahia)
	3*pavana (Rio de Janeiro)
lampeto	lampeto 4 acacetes (Napo) H, U, C
fuliginosus	3 amoena (Abitagua)
amoenus	2* pallida (Sucúa)
carbo	5*carbo (Andes) Ab, Su, Mm, H, C, In, Y
apicalis	3 copiosus (Manaus/Guiana) It, Rr, Pn
acacetes	3* ssp.nov. (Imerf)
pallidus	2 ssp.nov. (Oyapock)
pallens	3 lampeto (Tefe) So
copiosus	
vibillius x lybius	libitina 2 libitina (Oyapock) MG
	1 ssp.nov. (Putumayo) Jp
pavanus	
lineatus lineatus	5*lineata (Guatemala) Ck, Da
libitinus	
eanes eanes	isabella 4 cleobaea (Cuba)
riffarthi	4 monochroma (Hispaniola)
aides	6*eva (Guatemala)
eanides	4*spoliata (Daríen)
farragosus	3*ecuadorensis (Chimborazo)
felderi	4*arcuata (Cauca)
pluto	6*huebneri (Rancho Grande)
	4*pellucida (Villavicencio)
	5*margaritifera (Napo)
	3*vegetissima (Sucúa)
	5*hippulinus (Ucayali)
	4 personata (Inambari)
	5*dissoluta (Yungas)
	6*isabella (Tapajós)
	4*ssp.nov. (Pernambuco)
	3*ssp.nov. (Bahia)
	6*dianasa (Rio de Janeiro)
isabellae dianasus	eanes 4*eanes (Napo) Lo, U, C
isabellae	5 aides (Huallaga) U, C, Y
hippulinus	4 pluto (Inambari) C, U
margaritifera	5 heliconioides (Yungas) C
personatus	2 ssp.nov. (Imerf)
brunneus	lybia 5 lybioides (Chiriquí)
dissolutus	5*olympia (Nechí) Da, Da, Co, Cb, Ca, Mg
pellucidus	4*ssp.nov. (Catatumbo)
olgae	2 ssp.nov. (Apure) W
vegetissimus	5*ssp.nov. (Mataca) Pn, Rr
perimaculus	6*lybia (Amazônia)
arquatus	
spoliatus	tales 3 xenophanes (Nechí) Mg
ecuadorensis	4*franciscus (Catatumbo)
zorcaon	4*pseudeanes (Apure)
adjustus	5*copnata (Villavicencio)
cleobaeus	5*calathus (Napo) Ab, Su, Pt, H, C, Md, Tf, Lo
monochromus	4* michaeli (Ucayali) H, C, In
	4*ssp.nov. (Yungas) In, Gp, Ro, Md
	4*barcellinus (Imerf) Pn, Tf, Lo
	5*tales/surdus (Guiana/Manaus) It, Rr, Pn
	1 ssp.nov. (Oyapock)
	3*ssp.nov. (Marajó)
	6*pythagoras (Tapajós) In, Rr, Rr, Md, Tf, Lo
lybius lybius	aliphera 2 gracilis (Guatemala)
olympius	2 cillanula (Chimborazo)
lybioides	6*aliphera (América do Sul)
tales surdus	
tales	
aquifer	
pythagoras	
calathus	
heliconioides	
copnatus	
crystalinus	
xenophanes	

veja Brown & Mielke (1972), Brown (1976a),
Brown & Holzinger (1973)

QUADRO 8: NERUDA, LAPARUS, E HELICONIUS PRIMITIVOS

Emsley (1965)-Heliconius	Revisão atual
natteri natteri fruhstorferi	NERUDA 4*godmani (Chocô)
hierax hierax semibrunneus	metharme 5*metharme (Amazônia) 5*thetis 3 ssp. nov. (Ventuari)
godmani	aoede 6*bartletti (Napo) V, Pt, Ab, Ma, In, Md, T, Lo 3*ssp. nov. (Sucúa) Ab 5*cupidineus (Ucayali) H, C 4*philtipi (Yungas) Ro 5*eurycleia (Guaporé) Ro 3*emmelina (Pantepui) It, Rr, Ve 5*lucretia (Imerf) Ve, T, Lo 6*astydania (Manaus/Guiana) It, Ph, Rr 4*ssp. nov. (Jari-Trombetas) MG 5*aoede (Oyapock) 6*alera (Tapajós) Be, Ro, Md, T, Lo
aoede aoede astydanius bartletti lucretius cupidineus	LAPARUS doris 6*transiens (Guatemala) 5*luminosus/viridis (Chiriquí) 6*eratonius/viridanus (Nechí) 6*aristomache (Chimborazo) 4*obscurus (Cauca) 5*delilla (Tapajós) 5*metharmina (Loreto) 6*doris (Amazônia)
wallacei wallacei kayeii flavescens clytius elsus colon parvimaculatus quadrimaculatus halli	HELICONIUS hierax 4*ssp. nov. (Villavicencio) Pt 5*hierax (Abitagua) Su, Mn hecuba 4*hecuba (Nechí) 4*crepinus/crispus (Cauca) 4*tolima (Magdalena) Pt 5*cassandra (Villavicencio) 3*flava (Baeza) Ab 4*choarina (Abitagua) 3*cacica (Sucúa) Mn xanthocles 5*melite (Nechí) V, Pt 4*Fassli (Apurí) V 5*flavosia (Villavicencio) Pt 3*explicata (Putumayo) 5*melittus (Napo) Ab, Su, H, C, In, T, Lo 5*melior (Ucayali) H, C 5*ssp. nov. (Yungas) In 5*meridionalis (Guaporé) 4*cleoxanthe (Pantepui) Ve, It, Rr 4*similatus (Imerf) Ve, T, Lo 5*xanthocles (Manaus/Guiana) It 5*vala (Oyapock) 5*paraplesius (Tapajós) Be, Ro, T, Lo
burneyi catherinae burneyi huebneri lindigii	wallacei 4*kayei (Sucre/Trinidad) It, MG, Oy 4*elsa (Roraima) It, Ph, MG, Oy 6*wallacei (Manaus/Guiana) 3*araguaia (Araguaia) 6*flavescens (Amazônia)
egerius egerius hyas clearistus egerides astrus	burneyi 4*lindigii (Villavicencio) Pt 4*huebneri (Ucayali) 5*ada (Yungas) 3*ssp. nov. (Ventuari) It, Rr, Ph 4*ssp. nov. (Imerf) 5*catherinae (Manaus/Guiana) 6*burneyi (Belém)
doris gibbsii tectus metharminae aristomache obscurus viridis viridanus virescens luminosus delillae amathusius eratonius transiens	egeria 3*asterope (Imerf) Su, Ph, Ve 5*egeriides (Manaus/Guiana) It, Rr, Ph, Md 4*egeria (Oyapock) It, Rr, Ph 5*hyas (Tapajós) Be, Md
hecubus hecubus cassandrae choarinus intermedius tolimus crispus crepinus	astraea 4*astraea (Loreto) Md, Ph, Ve 4*rondonia (Rondonia) Ph, Ve 3*nattereri (Bahia)
xanthocles xanthocles valus paraplesius melite melittus melior	

As abreviações em itálico que seguem as
nomes na vertical, referem-se a locais em
onde se sabe o nome pode ocorrer sem
substituir os respectivos valores de en-
dêmico. As indicações apenas para se
são aneladas nas linhas de quadros.

veja Brown & Mielke (1972), Brown (1972, 1976a, 1976b)

QUADRO 9: HELICONIUS (continuação)

Emsley (1965)	Revisão atual
numus scitellus velaphorus oculonevus famus atropasclatus femistus defasciatus limonocatus sigrescus glucifili luminus nigri numus numinus melampus melampus ravus colitici sylviformis diffusus nyctus brasilensis, hooperi robigus ethrus gemmatius superioris sincerus, goratus robrysi nobifer nitricus, prelatius translatus talboti aristonius aristonius splendens, bicoloratus gratii messene euhrasius, tepidus euphonia, junctus eucterius, neptele gracilis, phalaris euphrasius, artemis nirys sergestus pantus meliponius autilus sarapontensis sinaeus lananus edalion, confluent obscurior, subnubilis lanokus humboldtii, alexandri pariphanus lucescens aeforus leopardus hypotus tyrcanus, seraphion elegans graculus radiatus, coloratus ellatus, meon ethoreides, varleppi pretiosus, laudingeri lappelinus, floridus, gradatus ostreatus, latus thelici argyrops schulzi, novatus	numus 4*fulvius (Rancho Grande) 2*holzneri (Sucre/Trinidad) 4*paeblesi (Apurí) 5*messene (Villavicencio) Pt 5*euhrasius, 4*edalion (Putumayo) V, Ph 4*oculonevus (Andes) Pt, Ab, Su, H, C, In 4*glucifili (Napo) T, Ph, Ab, U, Ph, Rr, Ro 5*lananus (Cauca) Ab 4*glucifili, 3*ignotus, 3*gracili (Marañón) H 4*holzneri (Trinidad) Pt 4*araguaia, 3*florida, 4*illustris (Ucayali) Ph, Co 4*cinabus, 4*seraphion, 4*tyrcanus (Inambari) U, Co 4*leopardus, 4*epidicarius, 5*aristone (Yungas) Ph 4*nyctus, 4*gemmatius (Sucre) Pt, Ph, T 5*numata (Manaus/Guiana) T, Rr, Ph, T, Lo, Ve 5*nyctus (Manaus) Rr, Ph, U, Md 4*ellanus, 5*glucifili (Belém) T, Rr, Ph, U, T, Lo, Md, Oy, T, Ph, Ve 4*glucifili (Napo) T, Rr, Ph, U, T, Lo, Md, Oy, T, Ph, Ve 4*oculonevus (Tapajós) T, Rr, Ph, U, T, Lo, Md, Oy, T, Ph, Ve 5*paraplesius (Rondonia) Ph 4*schulzi (Bahia) 4*robigus (Rio de Janeiro)
limonocatus 5*tercinia (Guatemala) 5*clarescens (Chiriquí) 5*wallacei, 4*maculatus (Belém) Be, Co 5*paraplesius (Napo) Ph, U, Ph 4*occidentalis (Chocô) Su 4*metastriatus (Chimborazo) Co 4*lindigii (Catatumbo)	sergestus 4*hortonaeza (Napo) V, Ph 3*sergestus (Sucre) 3*glucifili, 3*illustris (Ucayali) Ph, Co, In 3*colerata (Chanchamayo) U 4*meson (Inambari) 5*ca, 5*thoreides (Yungas) U, In 5*radiatus (Tapajós) MG, Ph 5*lucescens (Magdalena) 5*paraplesius (Tajá) 5*gracili (Loreto)
hecuba 5*formosa (Guatemala) 6*valera (Chiriquí) 4*wallacei (Nechí) Su, Co, U, Ph, Rr, Co 4*holzneri (Sucre) Pt 3*australis (Chimborazo) 5*annetta (Catatumbo) 4*landeria (Rancho Grande) 3*barzani (Sucre/Trinidad) 3*proctos (Apurí) 4*ethaca (Villavicencio) 5*vicitata (Napo) V 4*equilata (Putumayo) Ab, Ph, U, Ph 4*versicolor (Abitagua) 5*elyphus (Inambari) U, U, Lo 4*shanki (Chanchamayo) H 5*relia (Yungas) Ph 4*cleareti (Imataca) 4*macula (Imataca-Imataca) 3*ulphureus (Imerf) Rr 5*metastriatus (Manaus/Guiana) Ph, Ph, U, Ph 4*paraplesius (Loreto) 4*melittus (Tapajós) 5*leus (Tapajós) 5*fortunatus/spurius (Tapajós - M) 5*paraplesius (Rondonia) Be, Ph 4*enlus (Tajá) 4*subindigii/alexander (Loreto)	
atthis 4*fernandus, 5*var. discoconulatus chryseus, zuleikus, albipunctatus xanthocles, juncus, dentatus claudae nollicertus, dygus, maculatus semiphorus rebus, asthagus, andridius metallus, neptus, ethilus, flavoparvus eucemus, hyalitus, subnubilus sulphureus, melittus, melittus, dygus numinellus, melittus, melittus spurius, fulvipes, ethilus nigrofasciatus, versicolor, concors leus, cispini, felix clausus guitaleus, thacus, nero, cajetan vittatus, sulphureofasciatus sigrescens, melittus, melittus narcus, brunneatus, flavopunctatus polykonus, phryganeus, galls clausus	ethilus 3*taidia (Belém) Su, Ph, Co 4*melittus (Cauca) Su, Co 5*melittus (Rancho Grande) Be, Ph, U, Ph, Co, U, Ph, Rr 5*melittus (Sucre/Trinidad) 3*ssp. nov. (Villavicencio) Pt 4*maculata (Ucayali) Ph 4*clerus (Ucayali) H 4*nebulosa (Inambari) 4*melittus (Yungas) 4*melittus (Guaporé) 4*melittus (Rondonia) Ph 4*ssp. nov. (Imerf) 5*melittus (Manaus/Guiana) T, Ph, U, Ph 4*melittus (Inambari) T 5*melittus (Oyapock) MG, T 5*melittus (Belém) 5*guana (Tapajós) Ph, Md, U, Ph, T, Lo 3*araguaia (Rondonia) Be, T 5*paraplesius (Perumbuco) Be 4*melittus (Araguaia) 4*melittus (Rio de Janeiro) Su

veja Brown (1976b), Brown & Nelson (1974)

QUADRO 10 - HELICONIUS (continuação)

Emley (1964, 1965)	Revisão atual
<i>Alvatus alvatus</i>	<i>cydo</i> 1 <i>calantha</i> (Guatemala)
<i>axanthus</i>	2 <i>calanxus</i> (Barbados)
<i>schmiedeknechtii</i> <i>eximius</i>	3 <i>cydo</i> (Neck)
<i>Heliconia (imaretus)</i>	4 <i>bellina</i> (Chocó)
<i>imaretus</i>	5 <i>bellina</i> (Papasuti) (Chimborazo)
<i>atlas</i>	6 <i>weveri</i> (Papasuti) (Cauca)
<i>ecuborensis</i>	7 <i>seraphina</i> (Magdalena)
<i>arythia</i>	8 <i>calixta</i> (Santa Marta) Co, Ch, Cr
<i>myrtilis</i>	9 <i>calixta</i> (Santa Marta) Co, Ch, Cr
<i>amocleus</i>	10 <i>calixta</i> (Santa Marta) Co, Ch, Cr
<i>lunatum</i>	11 <i>seraphina</i> (Arauca)
<i>haji</i>	12 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>leuce</i>	13 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cydo</i>	14 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>71964</i>	15 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cytharus</i>	16 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>vulcanus</i>	17 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>rosalia</i>	18 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>curvas</i>	19 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>meliponensis</i>	20 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>Flagra</i>	21 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>myrtilis</i>	22 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>Staliope</i>	23 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>vichno</i>	24 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>(tabula)</i>	25 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cybele</i>	26 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>medicus</i>	27 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cognatus</i>	28 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>penelope</i>	29 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>melissa</i>	30 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cydo galanthus, diotropeus</i>	31 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>chironus, exornatus</i>	32 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cydo</i>	33 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>bellina</i>	34 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>allthaea, neustetteri, egregia</i>	35 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hamachi, avaritius, bronchus</i>	36 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>cybele, subcybele, flavidior</i>	37 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>epyclypeus, albitor, azekus, sulfureus</i>	38 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>gustavi, weveri, submarginatus</i>	39 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hemophanes, tolensens, tamarindus</i>	40 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>Jachinus</i>	41 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	42 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	43 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	44 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	45 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	46 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	47 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	48 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	49 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	50 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	51 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	52 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	53 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	54 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	55 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	56 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	57 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	58 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	59 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	60 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	61 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	62 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	63 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	64 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	65 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	66 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	67 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	68 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	69 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	70 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	71 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	72 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	73 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	74 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	75 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	76 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	77 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	78 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	79 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	80 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	81 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	82 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	83 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	84 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	85 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	86 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	87 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	88 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	89 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	90 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	91 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	92 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	93 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	94 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	95 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	96 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	97 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	98 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	99 <i>calixta</i> (Putumayo)
<i>hecalia</i>	100 <i>calixta</i> (Putumayo)

veja Brown & Holsbe (1972), Brown & Benson (1973a, 1973b), Brown (1976a)

veja Brown & Holsbe (1972), Brown (1976a), Brown & Benson (1973a, 1973b)

QUADRO 11 - HELICONIUS (continuação)

Emley (1965)	Revisão atual
<i>telesiphe telesiphe</i>	<i>charitonia</i> 1 <i>vazquezoe</i> (Guatemala)
<i>ottericus</i>	2 <i>bassleri</i> (Neck)
<i>cretaceus</i>	3 <i>peruviano</i> (Chimborazo)
<i>Clysonymus micrus</i>	4 <i>tuckeri</i> (Florida)
<i>clysonymus</i>	5 <i>simulator</i> 4 <i>churchi</i> , 5 <i>charitonia</i> , 6 <i>punctata</i> , 7 <i>randeni</i> } Ilhas Antilhas
<i>montanus</i>	
<i>hortense</i>	<i>clysonymus</i> 8 <i>montanus</i> (Chiriquí) G
<i>charitonius tuckeri</i>	9 <i>hyglana</i> (Chimborazo) G
<i>vazquezoe</i>	10 <i>clysonymus</i> (Rancho Grande) Co, Gu, Mj, SM, Cr, P
<i>randeni</i>	11 <i>tabacanus</i> (Marañón) Cr, P, Ap, V, Ab, Gu, P
<i>simulator</i>	12 <i>hortense</i> (Guatemala)
<i>churchi</i>	
<i>charitonius</i>	<i>telesiphe</i> 13 <i>ottericus</i> (Abitagua)
<i>punctatus</i>	14 <i>ssp. nov.</i> (Suquia)
<i>bassleri</i>	15 <i>cretacea</i> (Marañón)
<i>peruvianus</i>	16 <i>telesiphe</i> (Andes)
<i>ricini</i>	17 <i>ricini</i> (ambientes abertos na Amazônia)
<i>demeter euclides</i>	<i>demeter</i> 18 <i>demeter</i> (Mopo) B, C, In, T, Z
<i>demeter</i>	19 <i>ucayalensis</i> (Ucayali) C
<i>sarae</i>	20 <i>ulysses</i> (Yungas) Gp
<i>theudelus</i>	21 <i>zikanii</i> (Imert) P
<i>veraepacis</i>	22 <i>beebei</i> (Manaus/Guilana) It, Br, Ph
<i>sprucei</i>	23 <i>terrasanta</i> (Jari-Tronbetas)
<i>thamar</i>	24 <i>bouquetii</i> (Oyapock)
<i>magdalena</i>	25 <i>turneri</i> (Tapa) G, M, T
<i>lilliana</i>	26 <i>seratosignis</i> (Rondônia) Gp
<i>brevimaculatus</i>	<i>sara</i> 27 <i>veraepacis</i> (Guatemala)
<i>aurentiacus</i>	28 <i>theudela</i> (Chiriquí)
<i>albimaculatus</i>	29 <i>sprucei</i> (Chimborazo)
<i>albulus</i>	30 <i>brevimaculata</i> (Cauca)
<i>albineus</i>	31 <i>sara</i> (Rancho Grande) Co, Gu, Mj, Co, Mj, SM, Cr, P
<i>apseudes</i>	32 <i>thamar</i> (Amazônia) Ap, V, Br, It, Vr, Z
<i>leucadius leucadius</i>	33 <i>apseudes</i> (Bahia) R, P
<i>pseudorheus</i>	<i>leucadia</i> 34 <i>leucadia</i> } Amazônia
<i>hyglanus</i>	35 <i>pseudorheus</i>
<i>antiochus antiochus</i>	<i>antiochus</i> 36 <i>ssp. nov.</i> (Neck) G, Co, Mj, SM
<i>albus</i>	37 <i>antiochus</i> (Rancho Grande)
<i>zobalde</i>	38 <i>aranea</i> (Arauca) V, P
<i>araneus</i>	39 <i>salvini</i> (Imataca) Cr, Ph
<i>ocannensis</i>	40 <i>albe</i> (Amazônia)
<i>salvini</i>	41 <i>hevitsoni</i> (Chiriquí)
<i>sapho sapho</i>	<i>congener</i> 42 <i>ocannensis</i> (Catatumbo)
<i>eileuthius</i>	43 <i>aquilionaris</i> (Putumayo) V, Mj
<i>eileuthius</i>	44 <i>congener</i> (Abitagua) Gu, Mj
<i>primularis</i>	<i>eileuthia</i> 45 <i>melousinus</i> (Chocó)
<i>delavus</i>	46 <i>primularis</i> (Chimborazo)
<i>ceres</i>	47 <i>melousia</i> (Santa Marta) Gu, Ch, Co, Mj, Co, Mj, Cr
<i>leuce</i>	<i>sapho</i> 48 <i>leuce</i> (Guatemala)
<i>congener</i>	49 <i>sapho</i> (Neck) G, Co, Mj
<i>hevitsoni</i>	50 <i>chococensis</i> (Chocó)
	51 <i>canlidus</i> (Chimborazo)

* = Batizado no campo
Exemplares examinados: 1 = 1 exemplar sô
2 = 2-5; 3 = 6-20; 4 = 21-100;
5 = 101-1000; 6 = 1001-10000;
7 = mais de 10000 exemplares

veja Brown & Holsbe (1972), Brown & Benson (1973a, 1973b), Brown (1976a)

QUADRO 12: TITHORELLA

FOX (1956, 1960)	Revisão atual
<i>NOVELLIA acritiana acritiana</i> <i>dufflayana</i>	<i>NOVELLIA acritiana</i> 2 <i>dufflayana</i> (Putumayo) C,Sp <i>acritiana</i> (Abitagua) P,Pa <i>dufflayana</i> (Marañón)
<i>ATHESIS clearista clearista</i> <i>colombiensis</i> <i>vitrata</i>	<i>ATHESIS clearista</i> 5 <i>clearista</i> (Rancho Grande) <i>colombiensis</i> (Cauca) <i>vitrata</i> (Abitagua)
<i>EUTRESIS ulucina</i>	<i>PATRICIA derycillidas</i> 5 <i>derycillidas</i> (Cauca) C,Pa,Ch,Mp,Pa <i>hazelia</i> (Abitagua) C,Pa <i>ulucina</i> (Abitagua)
<i>hyperelia theope</i> <i>hyperelia</i> <i>hyssa</i> <i>banosana</i> <i>imitatrix</i>	<i>oligyrtis</i> 4 <i>oligyrtis</i> (Abitagua) C,Pa <i>theopis</i> (Marañón) C,Pa <i>imitatrix</i> (Inambari) <i>hyssa</i> (Yungas)
<i>PATRICIA derycillidas derycillidas</i> <i>hazelia</i>	<i>EUTRESIS ulucina</i> (Chiriquí) C,Pa,Pa
<i>oligyrtis</i> <i>deanylus gemellus</i> <i>deanylus</i>	<i>hyperelia</i> 3 <i>theope</i> (Chiriquí) C,Pa,Pa <i>antioquiensis</i> (Nechi) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>hyssa</i> (Chimborazo) C,Pa,Pa <i>hyperelia</i> (Rancho Grande) C,Pa,Pa,Pa <i>banosana</i> (Abitagua) C,Pa,Pa <i>imitatrix</i> (Andes) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>meriensis</i> (Inambari)
<i>OLYRAS crathis staudingeri</i> <i>montagu</i> <i>crathis</i> <i>stichelli</i> <i>weeksi</i>	<i>OLYRAS crathis</i> 5 <i>theon</i> (Guatemala) <i>staudingeri</i> (Chiriquí) C,Pa <i>crathis</i> (Nechi) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>weeksi</i> (Chimborazo) C,Pa,Pa <i>crathis</i> (Rancho Grande) C,Pa,Pa,Pa <i>stichelli</i> (Sucre) C,Pa <i>montagu</i> (Abitagua) C,Pa,Pa <i>stichelli</i> (Andes) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa
<i>theon</i> <i>insignis</i> <i>praestans</i> <i>translucens</i>	<i>insignis</i> 4 <i>insignis</i> (Chiriquí) C,Pa,Pa <i>praestans</i> (Nechi) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>translucens</i> (Chimborazo) C,Pa
<i>ATHYRTIS mechanitis mechanitis</i> <i>oberthueri</i> <i>salvini</i>	<i>ATHYRTIS mechanitis</i> 4 <i>mechanitis</i> (Villavicencio) Pa <i>oberthueri</i> (Napo) C,Pa,Pa <i>salvini</i> (Ucayali) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa
<i>TITHOREA sarcicina duenna</i> <i>pintillas</i> <i>bonita</i> <i>tajama</i>	<i>TITHOREA sarcicina</i> 5 <i>duenna</i> (Sucre) C,Pa <i>pintillas</i> (Chiriquí) C,Pa <i>bonita</i> (Chocó) Pa <i>tajama</i> (Cauca) <i>hedelesina</i> (Magdalena) Pa,Pa <i>franciscol</i> (Cataumbo) <i>sarcicina</i> (Villavicencio) Pa <i>bonita</i> (Sucre) C,Pa,Pa,Pa <i>tajama</i> (Chanchamayo) C,Pa
<i>harmonia salvadoris</i> <i>hipothous</i> <i>heliason</i> <i>irene</i> <i>furia</i> <i>furla</i> <i>deitana</i> <i>negra</i> <i>hamodia</i> <i>cuprina</i> <i>mandiana</i> <i>hermia</i> <i>martina</i> <i>equans</i> <i>nitida</i> <i>pseudonyma</i> <i>calssera</i> <i>pseudethra</i>	<i>ELZUNIA humboldti</i> 6 <i>bonlandii</i> (Nechi) <i>negalis</i> (Cauca) <i>humboldt</i> (Magdalena) <i>judsoni</i> (Villavicencio) <i>albopunctata</i> (Abitagua) <i>cassandrina</i> (Sucre) <i>salvadoris</i> (Marañón) C,Pa,Pa
<i>ELZUNIA humboldti humboldti</i> <i>albopunctata</i> <i>judsoni</i> <i>cassandrina cassandrina</i> <i>microguttata</i> <i>bonlandii bonlandii</i> <i>descandollei</i> <i>tomasa</i> <i>atabuslo</i> <i>regalis regalis</i> <i>jolecei</i> <i>pavoni</i>	<i>harmonia</i> 5 <i>salvadoris</i> (Guatemala-Pacífico) <i>hipothous</i> (Guatemala) <i>heliason</i> (Chiriquí) <i>irene</i> (Dorote) <i>furia</i> (Nechi) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>furla</i> (Cauca) <i>deitana</i> (Magdalena) Pa,Pa <i>negra</i> (Sucre) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>hamodia</i> (Cataumbo) <i>cuprina</i> (Villavicencio) Pa <i>mandiana</i> (Sucre) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>hermia</i> (Cauca) <i>martina</i> (Chanchamayo) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>equans</i> (Yungas) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>nitida</i> (Abitagua) Pa <i>pseudonyma</i> (Chimborazo) <i>calssera</i> (Cauca) <i>furla</i> (Rancho Grande) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>negra</i> (Sucre/Trinidad) Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>hermia</i> (Napo) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>napona</i> (Sucre) C,Pa <i>agilberti</i> (Marañón) <i>martina</i> (Huallaga) <i>mandiana</i> (Ucayali) C,Pa <i>heliason</i> (Chanchamayo) <i>hermia</i> (Inambari) <i>pseudonyma</i> (Yungas) C,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa <i>dorada</i> (Huallaga) Pa <i>sulphurata</i> (Inambari) <i>erostes</i> (Roraima) <i>harmonia</i> (Manaus/Guiana) Pa,Pa,Pa,Pa <i>cuprina</i> (Tapajós) Pa,Pa,Pa <i>latafava</i> (Rondonia) Pa,Pa,Pa <i>equans</i> (Tefé) Pa,Pa,Pa <i>nitida</i> (Loreto) Pa <i>salvadoris</i> (Fernamburor) Pa <i>pseudethra</i> (Tapajós) Pa <i>calssera</i> (Rio de Janeiro) Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa,Pa

* = Exatado no campo
As abreviações em itálico que seguem as letras de cada espécie, indicam o número de espécimes que estão em cada localidade onde foram coletadas. As abreviações apenas para as espécies que foram coletadas em locais de quadrantes.
Exemplares examinados: 1 = 1 espécime
2 = 2-5, 3 = 6-20, 4 = 21-100
5 = 101-1000, 6 = 1000-10000
7 = mais de 10000 exemplares

veja Brown (1977)

QUADRO 13: MELINAEA

FOX (1960, 1965)	Revisão atual
<i>lilis flavicans</i> <i>imitata</i> <i>parallela</i> <i>ezra</i> <i>lilis sola</i> <i>messatis</i> <i>erica</i> <i>dadona</i>	<i>mmasias</i> 1 <i>abitagua</i> (Abitagua) Pa,Pa <i>lutzii</i> (Ucayali) Pa,Pa <i>comma</i> (Chanchamayo) Pa,Pa <i>parallela</i> (Inambari) <i>tecta</i> (Imataca) <i>messatis</i> (Pantepui) Pa,Pa <i>neblinae</i> (Imambari) Pa <i>erastosthenes</i> (Oyapock) Pa <i>mmasias</i> (Belém) <i>messatis</i> (Tapajós) Pa,Pa <i>rondonia</i> (Rondonia) <i>lucifer</i> (Loreto) Pa <i>thera</i> (Rio de Janeiro) Pa,Pa,Pa
<i>ethra</i>	<i>lilis</i> 4 <i>flavicans</i> (México-Pacífico) C,Pa <i>imitata</i> (Guatemala) <i>scylax</i> (Chiriquí) <i>parallela</i> (Daríen) <i>messatis</i> (Nechi) C,Pa,Pa <i>dadona</i> (Chocó) C,Pa <i>ezra</i> (Santa Marta) <i>lateapicalis</i> (Cataumbo) <i>lilis</i> (Rancho Grande) Pa <i>scyla</i> (Sucre/Trinidad) <i>keyi</i> (Pantepui) Pa,Pa,Pa
<i>scylax</i>	<i>satevis satevis</i> <i>cramerii</i> <i>aurantia</i>
<i>satevis satevis</i> <i>cramerii</i> <i>aurantia</i>	<i>idae idae</i> <i>vespertina</i>
<i>idae idae</i> <i>vespertina</i>	<i>egina</i> <i>egina</i> <i>paralya</i> <i>manuillito</i> <i>agricola</i>
<i>egina</i> <i>egina</i> <i>paralya</i> <i>manuillito</i> <i>agricola</i>	<i>menemopsis</i>
<i>menemopsis</i>	<i>maelus madeira</i> <i>purusana</i> <i>brunnea</i> <i>mayi</i> <i>cydon</i> <i>maelus</i>
<i>maelus madeira</i> <i>purusana</i> <i>brunnea</i> <i>mayi</i> <i>cydon</i> <i>maelus</i>	<i>maeonis borealis</i> <i>maeonis</i> <i>zamora</i>
<i>maeonis borealis</i> <i>maeonis</i> <i>zamora</i>	<i>egesta</i> <i>egesta</i>
<i>egesta</i> <i>egesta</i>	<i>macaria</i> <i>rileyi</i> <i>clara</i>
<i>macaria</i> <i>rileyi</i> <i>clara</i>	<i>marsaeus marsaeus</i> <i>manga</i> <i>phasiana</i>
<i>marsaeus marsaeus</i> <i>manga</i> <i>phasiana</i>	<i>maenilus maenilus</i> <i>hiccetas</i> <i>cocana</i>
<i>maenilus maenilus</i> <i>hiccetas</i> <i>cocana</i>	<i>tarapotensis</i> <i>juruaensis</i> <i>pothete</i>
<i>tarapotensis</i> <i>juruaensis</i> <i>pothete</i>	<i>menophilus menophilus</i> <i>zaneka</i> <i>orestes</i>
<i>menophilus menophilus</i> <i>zaneka</i> <i>orestes</i>	<i>mothone messenina</i> <i>mothone</i>
<i>mothone messenina</i> <i>mothone</i>	<i>isocomma isocomma</i> <i>simulator</i>
<i>isocomma isocomma</i> <i>simulator</i>	<i>comma comma</i> <i>romualdo</i>
<i>comma comma</i> <i>romualdo</i>	<i>mmasias tecta</i> <i>mmasias</i> <i>thera</i> <i>lucifer lucifer</i> <i>lutzii</i> <i>eryx</i>
<i>mmasias tecta</i> <i>mmasias</i> <i>thera</i> <i>lucifer lucifer</i> <i>lutzii</i> <i>eryx</i>	<i>menophilus</i> 2 <i>ernestoi</i> (Putumayo) <i>menophilus</i> (Napo) Pa <i>zaneka</i> (Sucre) Pa,Pa <i>orestes</i> (Huallaga) Pa <i>orestes</i> (Chanchamayo) Pa <i>orestes</i> (Inambari) Pa,Pa <i>orestes</i> (Rondonia) Pa

veja Brown (1977c)

QUADRO 14: SAIS, FORBESTRA E SCADA

Fox (1967)	Revisão atual
SAIS rosalia mosella rosalia promissa zitella badia rosalinde	SAIS rosalia 4 mosella (Santa Marta) 4 ssp.nov. (Catatumbo) 5 virchowii (Rancho Grande) AP, V, ST promissa (Napo) V, Pt, T, Lo zitella (Ucayali) H, C, T, Lo badia (Yungas) Gp, Ro, In canariensis (Roraima) ST, Ap, V, T, M, L schatzi (Imeri) 3 ssp.nov. (Manaus/Guiana) 3 ssp.nov. (Manaus) 5 rosalia (Dyapock) MG, Mj rosalinde (Belém) Mj ssp.nov. (Tapajós) Ro, Md klagesi (Tefé) Md brasiliensis (Araguaia) Ro, Gp, Fe, Ba
FORBESTRA equicola equicola equicoloides proceris aeneola olivencia truncata juntana truncata oiticalai	FORBESTRA equicola 4 equicola (Manaus/Guiana) It, Ro, Ba 3 ssp.nov. (Dyapock) 5 ssp.nov. (Tapajós) B, Ro, MG, T, Lo equicoloides (Ucayali) M, H, C, In, Ab, Tr, Lo proceris (Napo) H, U, G, T, M, Md, T, F, Lo olivencia 5 juntana (Napo) T, F, Lo olivencia (Ucayali) M, In, T, F, Lo ssp.nov. (Chanchamayo) H aeneola (Inambari) Ro ssp.nov. (Yungas) Ro oiticalai (Tapajós - NW) MG truncata (Madeira) T, F, Lo
SCADA zemira kusa ortygia huascara delicata karschina ethica reckia thesphia echo majuscula majuscula junina philemon zibia xanthina zibia zeroca quotidiana perpuncta quotidiana batesi	SCADA zemira 5 zemira (Chimborazo) 5 kusa (Marañón) 2 karschina 2 delicata (Pernambuco) 6 karschina (Bahia) Rf reckia 2 huascara (Napo) V, Pt ethica (Abitagua) Su ssp.nov. (Marañón) 3 lamidia (Huallaga) 3 junina (Ucayali) C, In, Lo ortygia (Inambari) 5 majuscula (Pantepui) It, Rr, Ve ssp.nov. (Imeri) Ve philemon (Manaus/Guiana) It, Oy thesphia (Belém) 6 ssp.nov. (Tapajós) 5 ssp.nov. (Rondônia) In reckia (Pernambuco) Ba zibia 5 xanthina (Dariên) Gx, Ch zibia (Nechf) Co, Ca, Mg zeroca (Chimborazo) Co perpuncta (Putumayo) Ab batesi (Napo) V, H, U, C, In, Tr, T, F, Lo quotidiana (Sucúa) Ab, M, H

* = Estudado no campo veja Brown (1977a, 1977b)

Exemplares examinados: 1 = 1 exemplar só
2 = 2-5, 3 = 6-20, 4 = 21-100, 5 = 100-1000
6 = 1000-10000, 7 = mais de 10000 exemplares

QUADRO 15: MECHANITIS

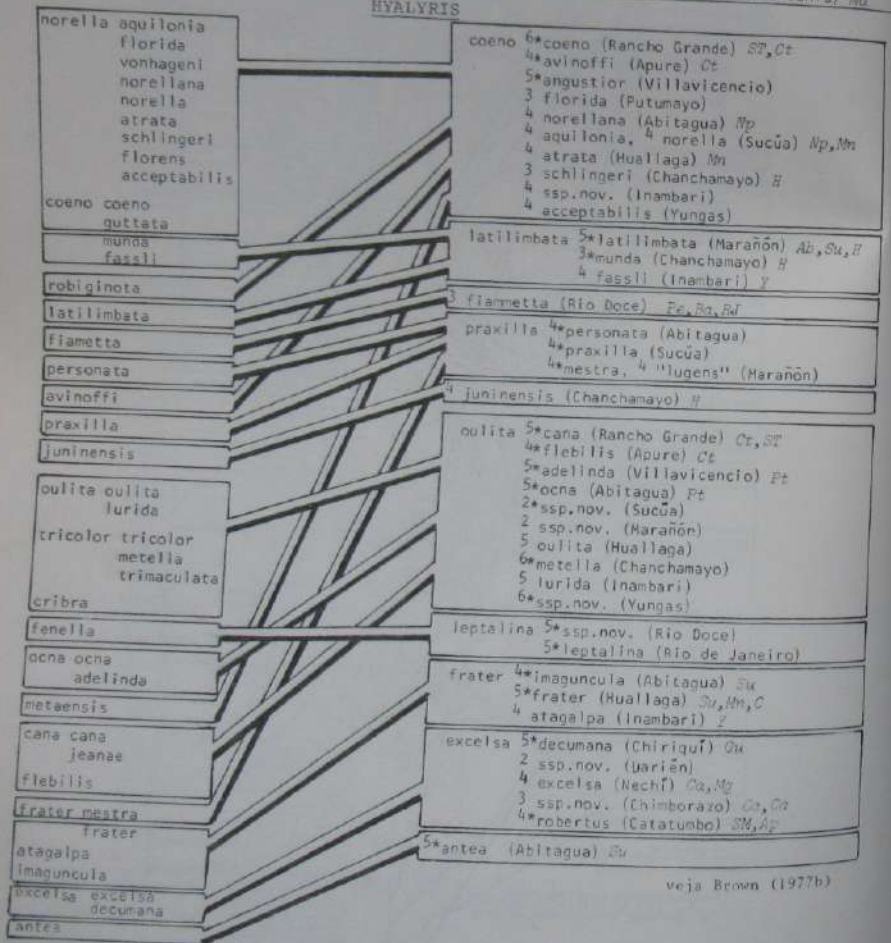
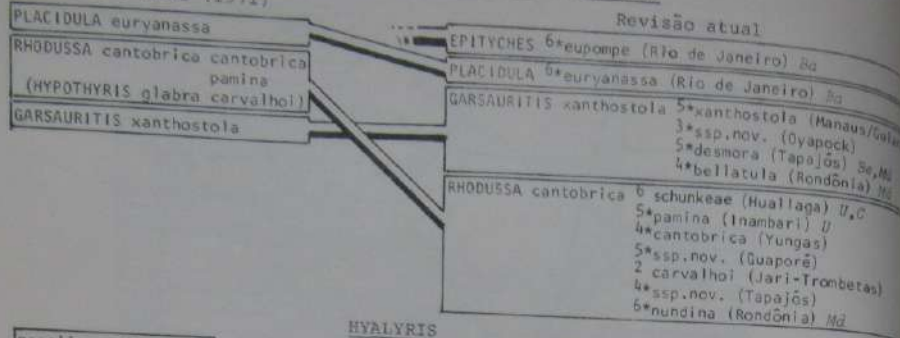
Fox (1967)	Revisão atual
isthmia isthmia veritabilis bolivarensis kayei caucaensis chimborazona doryssides eurydice	polymnia 6 lycidice (Guatemala) 6 isthmia (Chiriquí) Da werneri (Chocó) Da, Co chimborazona (Chimborazo) 5 caucaensis (Cauca) Co veritabilis (Rancho Grande) Da, Ne, Co, Mg, Ct, ST, Ap kayei (Sucre/Trinidad) 5 ssp.nov. (Apure) 5 ssp.nov. (Villavicencio) Pt doryssides (Napo) Pt, Lo ssp.nov. (Marañón) 5 proceriformis (Huallaga) 5 ca. doryssides (Ucayali) In, Md, T, F, Lo eurydice (Chanchamayo) U angustifascia (Inambari) I, Gp, Ro, Md bolivarensis (Inataca) Rr, Pn, Ve apicentata (Imeri) Rr, Ve, Pn ssp.nov. (Manaus/Guiana) Rr, Oy polymnia (Dyapock) Rr, Pn, Mj mauensis (Tapajós) M, H, Ro, Md, T, F ssp.nov. (Loreto) Md, T, F casabranca (Araguaia) Ro, Fe, Ba
lanei limnaea polymnia doryssus solaria polymnia (= bipuncta) angustifascia casabranca	lysinnia 6 doryssus (Guatemala) Ch labotas (Chiriquí) 5 macrinus (Dariên) Ne, Co, Mg, SM, Ct, V ca. macrinus (Chimborazo) Co ssp.nov. (Cauca) 4 ca. doryssus (Rancho Grande) SM, Ct, Ap solaria (Sucre/Trinidad) It ocona (Chanchamayo) B, U acreana (Inambari) Ro, Lo elisa (Yungas) V, Pt, M, Ab, Su, M, H, U, C, In, Gp, T, P, Ro, Lo, T, F bipuncta (Pantepui) Rr, Ve, Ir limnaea (Dyapock) M, Pn, T, P nesaea (Pernambuco) Ba, Ba lysinnia (Rio de Janeiro) Ro, Gp, Ar, Ba
mazaesus beebii pannifera mazaesus elevata pothetoides egaensis phasianita egaensis contracta messenoides messenoides deceptus ballucatus	menapis 5 saturata (Guatemala) Ch ssp.nov. (Chiriquí) Gx dariensis (Dariên) Ro menapis (Magdalena) Ne ssp.nov. (Chocó) 4 antineus (Chimborazo) 5 occasiva (Cauca) 6 caribensis (Rancho Grande) SM, Ct, ST, Ap, Tr
lysinnia macrinus elisa connectens nesaea lysinnia	mazaesus 6 messenoides (Villavicencio) Pt stallax (Putumayo) V, Pn, In, T, F ssp.nov. (Napo) V, Pt, Ab, Su, H, U, In, Ro, Lo deceptus (Andes) Pt, Ab, Su, M, H, C, In ssp.nov. (Sucúa) Ab ssp.nov. (Marañón) 3 mazaesus (Ucayali) V, M, H, C, In, Tr, T, F, Lo antigropicalis (Inambari) U stallucatus (Yungas) In ssp.nov. (Guaporé) 4 beebii (Inataca) ST pannifera (Manaus/Guiana) It, Rr, Pn, Oy ca. visenda (Dyapock) 4 lanei (Belém) 5 visenda (Tapajós) Md, T, F pothetoides (Rondônia) 5 elevata (Madeira) T, F, Lo egaensis (Tefé) M, Co lucifera (Loreto) 4

As abreviações em itálico que seguem os nomes na revisão, indicam centros endêmicos nos quais o taxon pode ocorrer em subtritos dos respectivos valores de endemismo. São incluídas apenas para os taxa analisados nas listas de quadranets.

veja Brown (1977b, 1977c)

QUADRO 18: EPITYCHES, PLACIDULA, GARSURITIS, RHODUSSA E HYALYRIS

Fox & Real (1971)

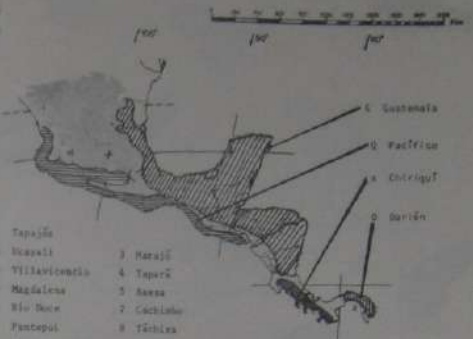


veja Brown (1977b)

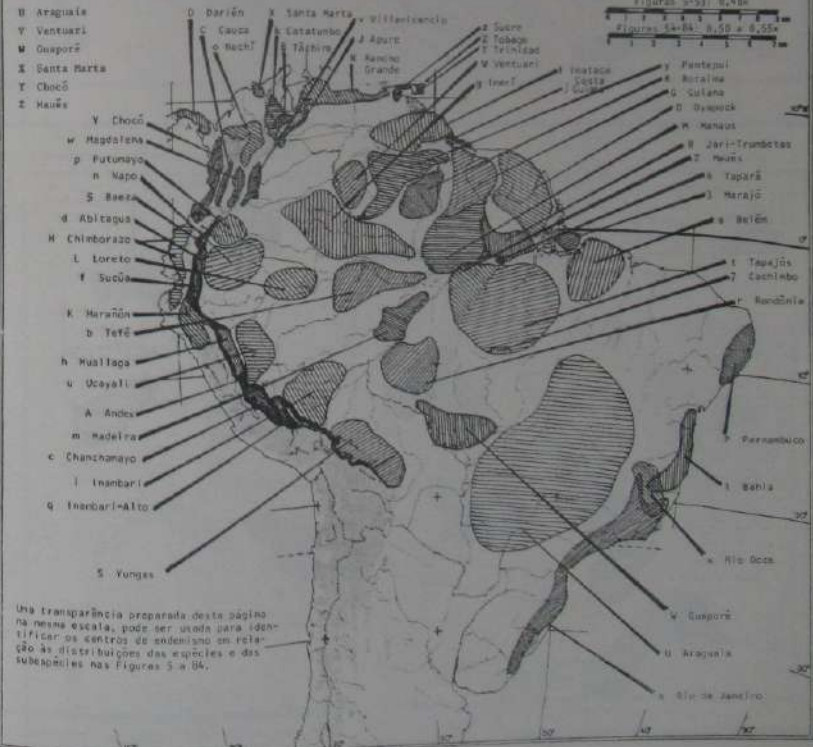
CHAVE E LEGENDA PARA AS FIGURAS 5-84 (placas 10-103)

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

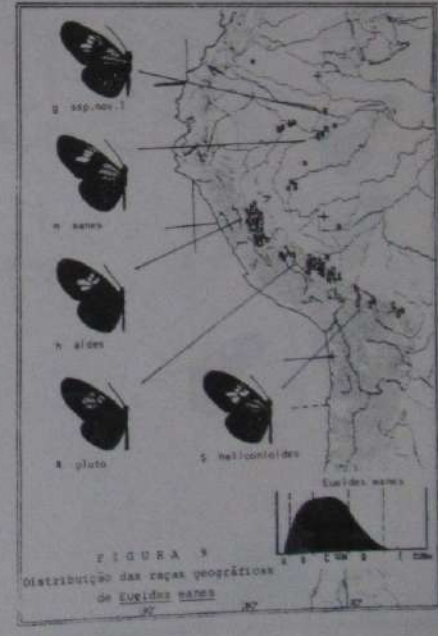
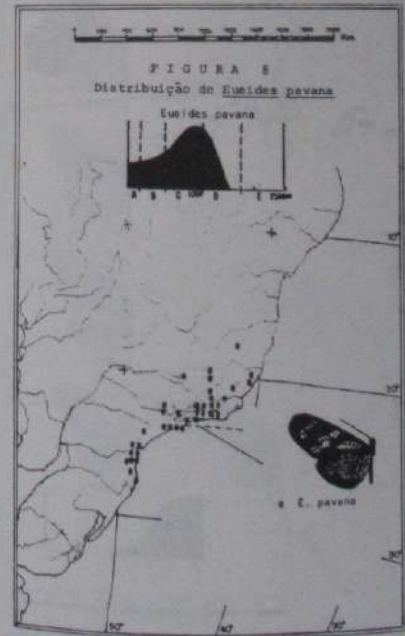
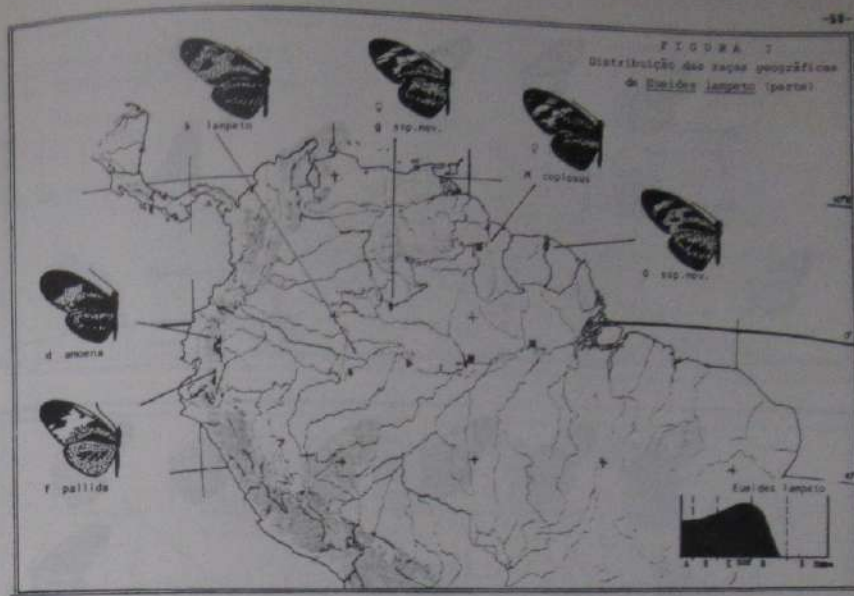
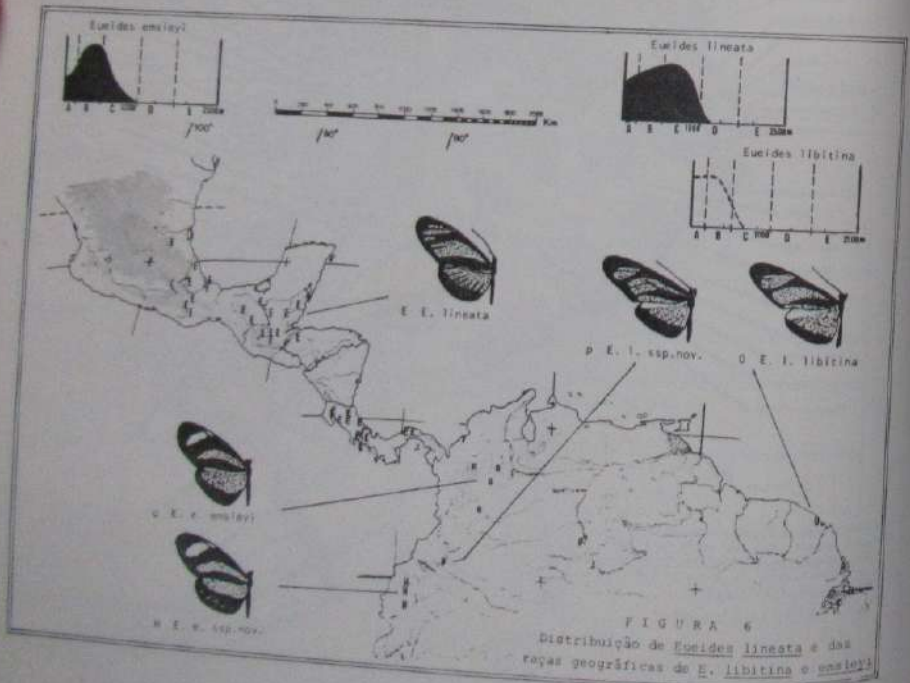
- A Andes
- B Jari-Tronbetas
- C Cauca
- D Darién
- E Costacosta
- F Guiana
- G Chimborazo
- H Inataca
- I Apure
- J Marañón
- K Lucete
- L Menaes
- M Rancho Grande
- N Dyapock
- O Fernando
- P Pacífico
- Q Arezala
- R Yungas
- T Trinidad
- U Araguaiá
- V Ventuari
- W Guaporé
- X Santa Marta
- Y Chocó
- Z Manaus
- a Belén
- b Terf
- c Chanchamayo
- d Abitagua
- e Rio de Janeiro
- f Sucre
- g Inambari
- h Huallaga
- i Inambari
- j Costa-Guiana
- k Catatumbo
- l Bahía
- m Madeira
- n Napo
- o Nechi
- p Putumayo
- q Inambari-Alto
- r Rondônia
- s Chiriquí
- t Tapajós
- u Ucayali
- v Villavicencio
- w Magdalena
- x Rio Doce
- y Pantepui
- z Sucre
- 1 Tobago
- 2 Trinidad
- 3 Marajó
- 4 Tapajó
- 5 Beza
- 6 Cachiabo
- 7 Tábica
- 8 Tobago
- 9 Ventuari
- 10 Inataca
- 11 Sucúa
- 12 Marajó
- 13 Belén
- 14 Tapajós
- 15 Cachimbo
- 16 Rondônia
- 17 Paranaíba
- 18 Bahia
- 19 Rio Doce
- 20 Guaporé
- 21 Araguaiá
- 22 Rio de Janeiro

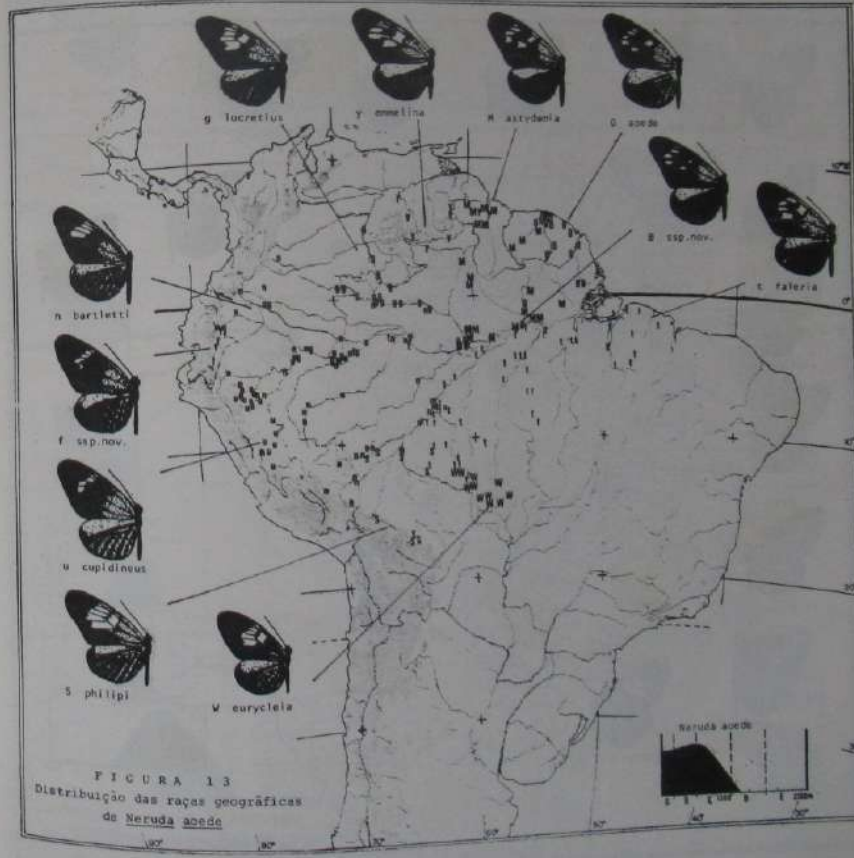
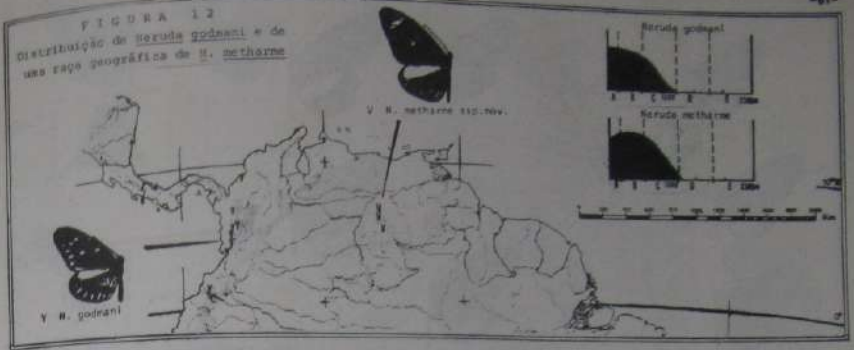
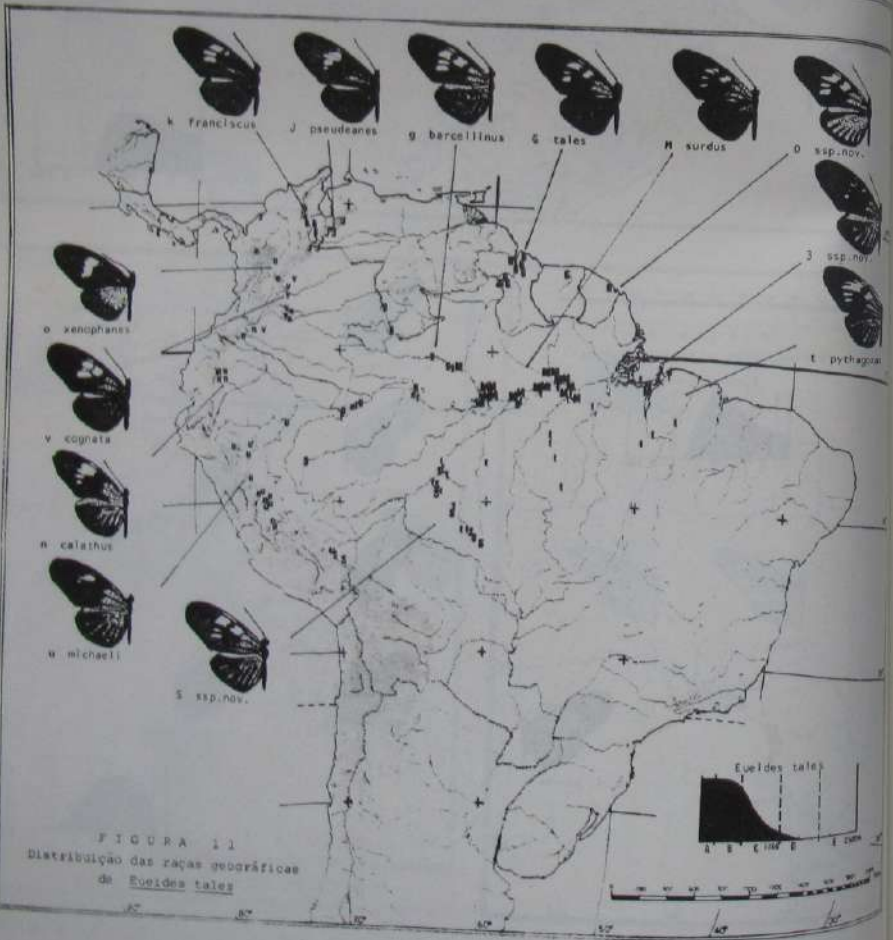


ESCALA DAS FIGURAS 5-84
Figuras 5-53: 0,4 Km
Figuras 54-84: 0,50 a 0,55 Km



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





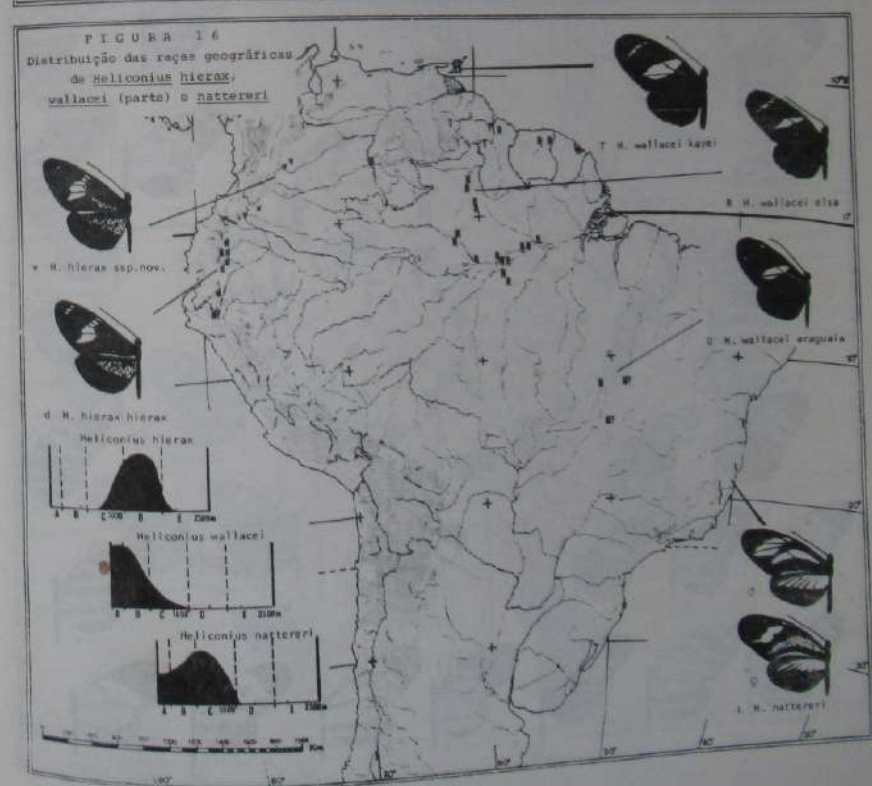
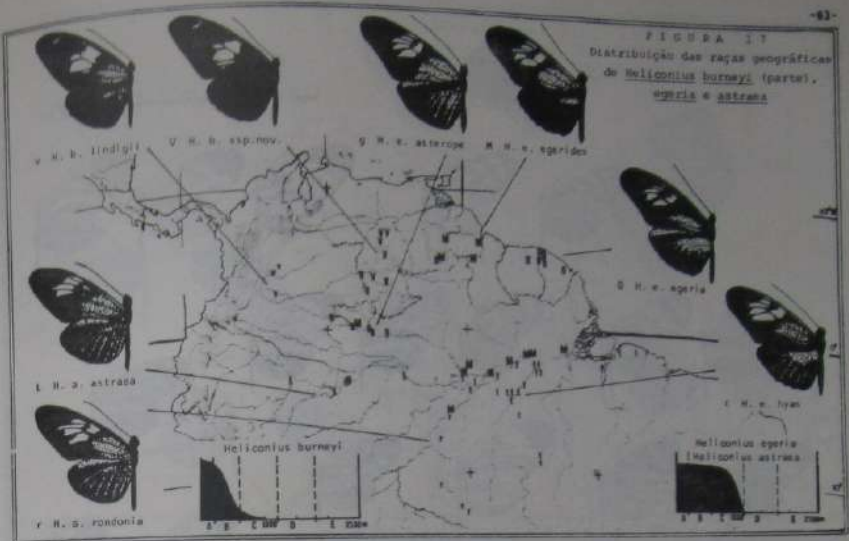
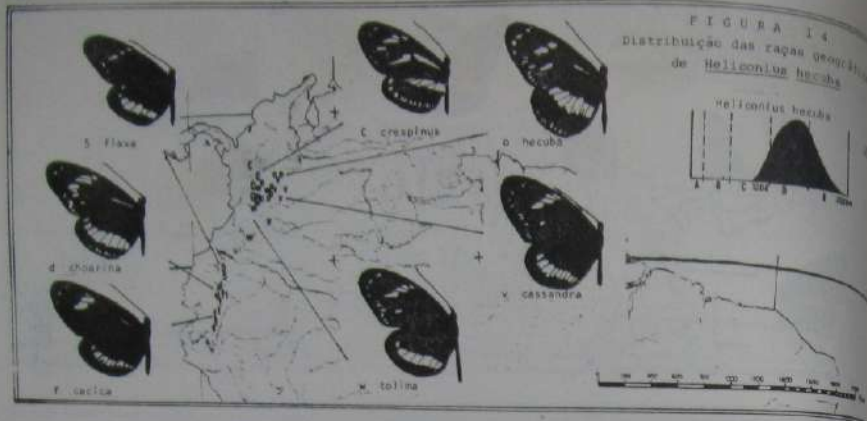


FIGURA 18
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius numata*

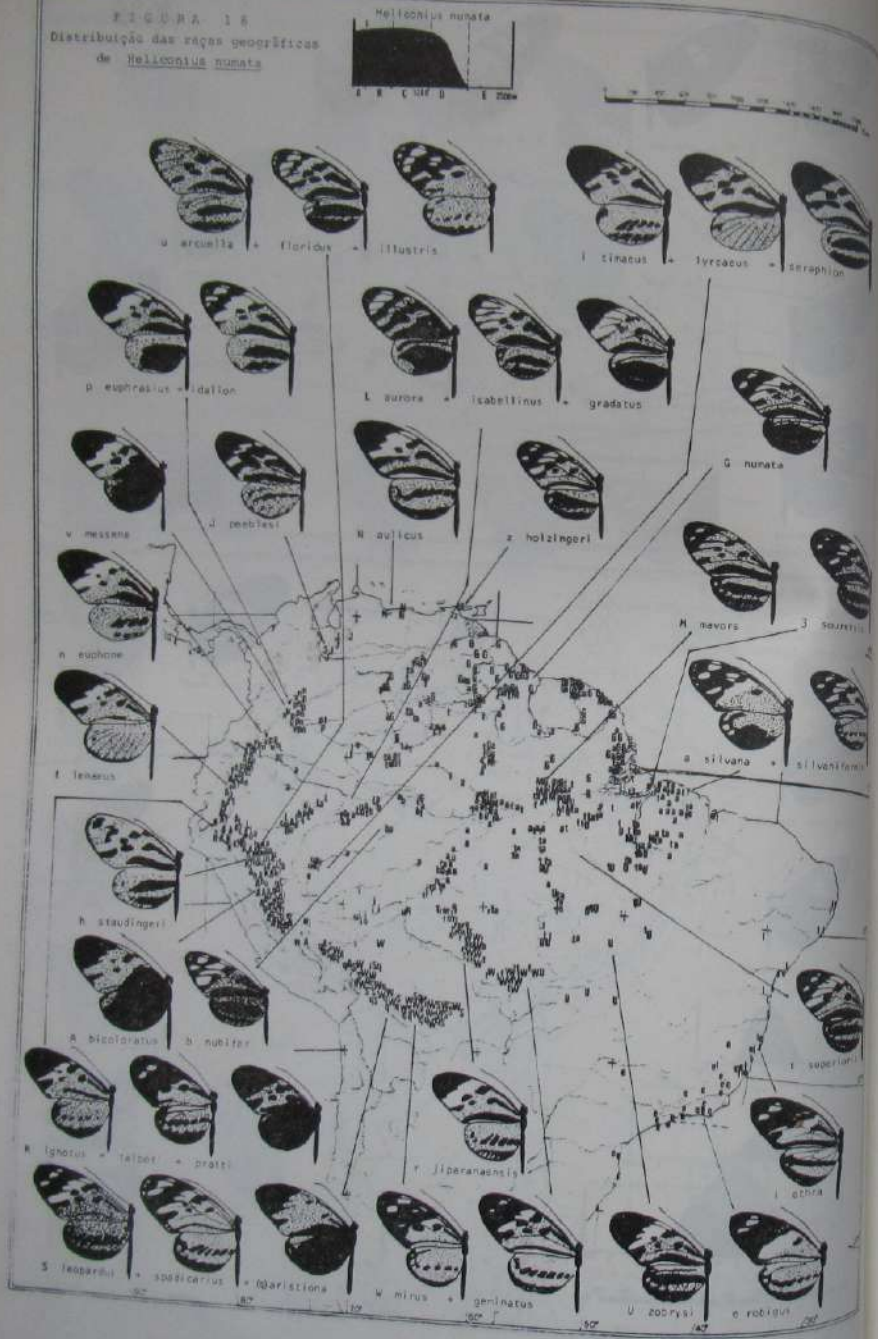


FIGURA 19
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius ismerus*

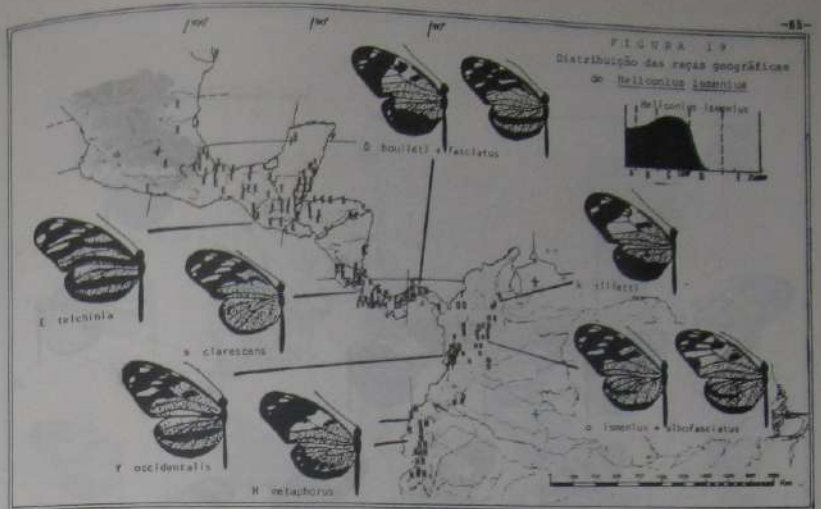
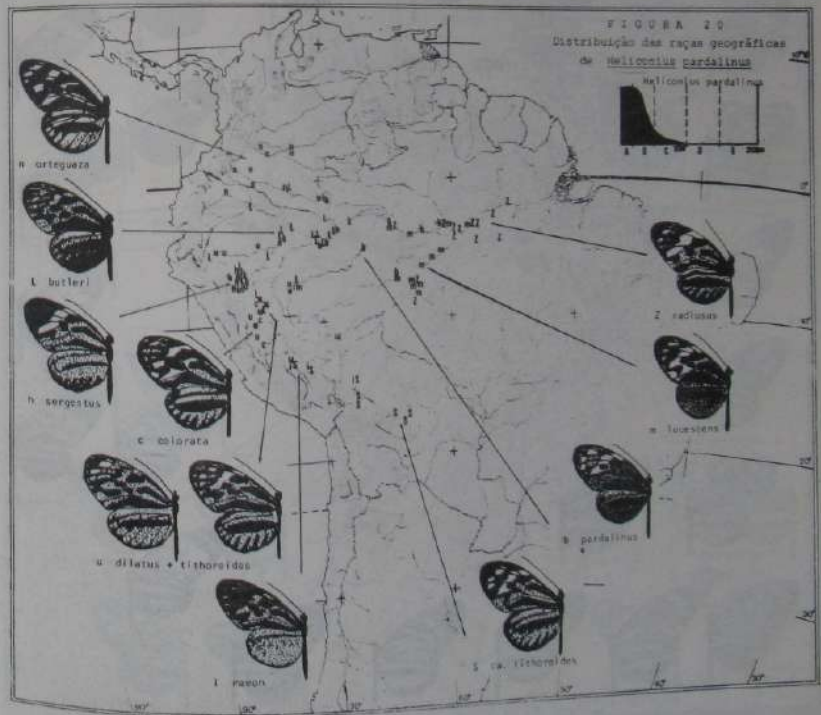


FIGURA 20
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius pardalinus*



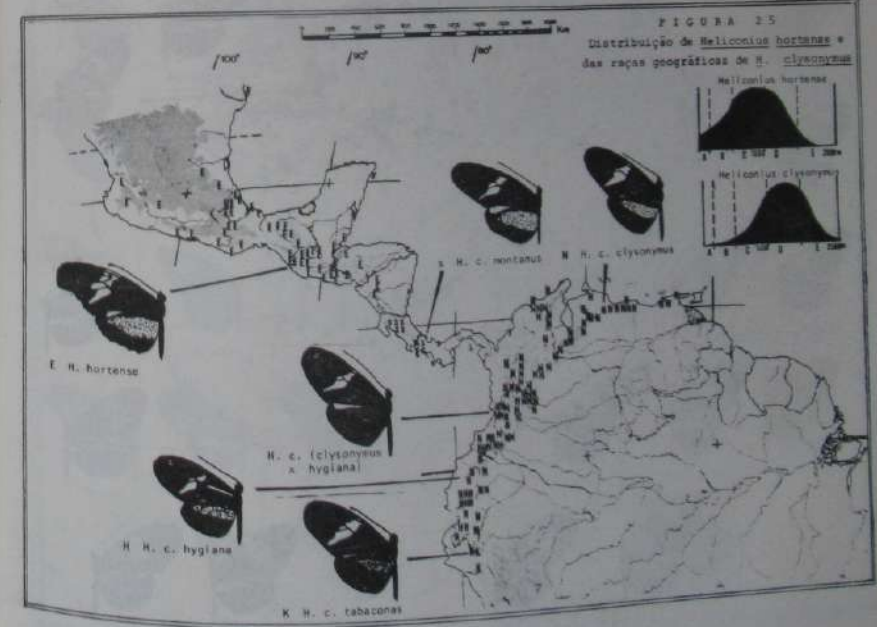
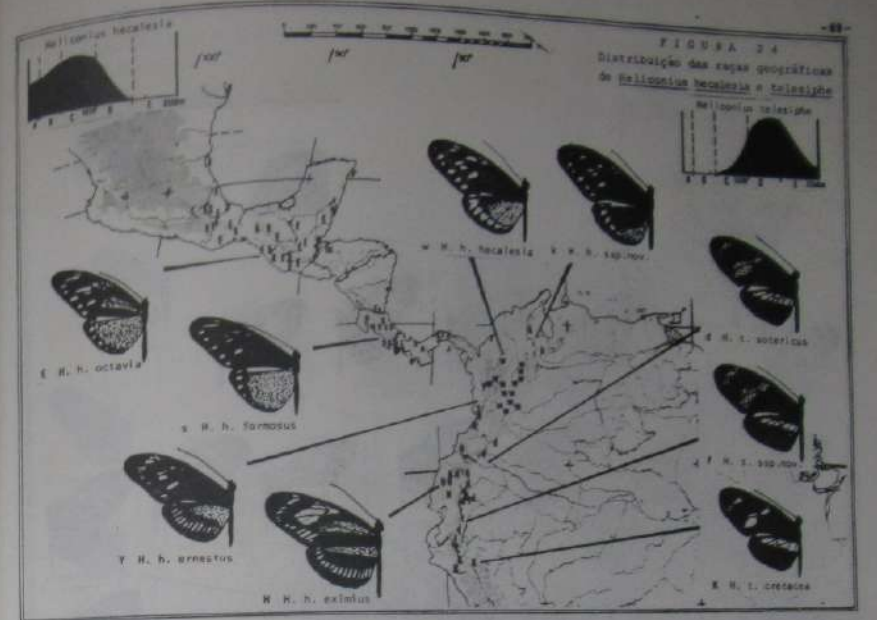
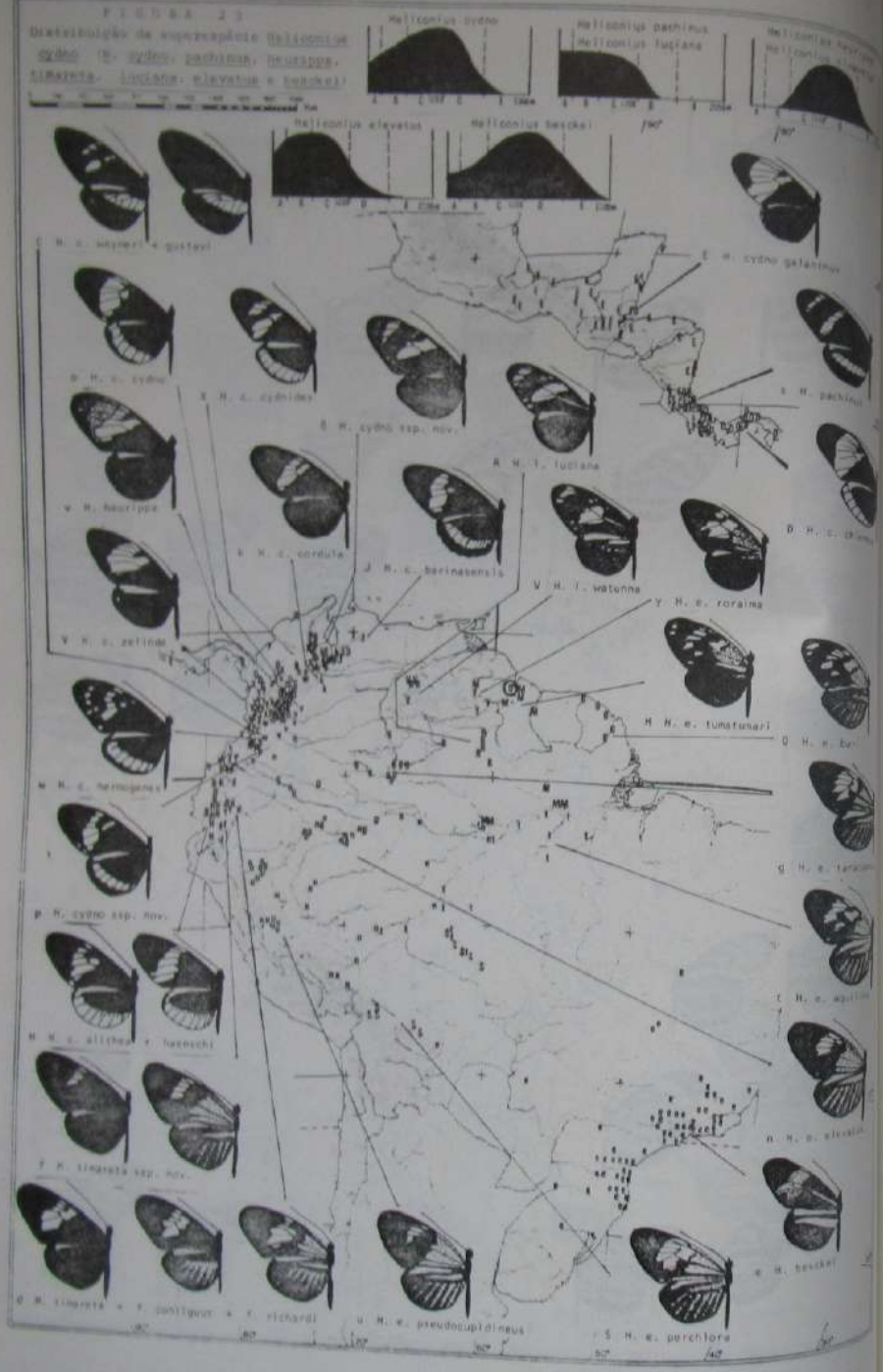


FIGURA 26
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius melponense*

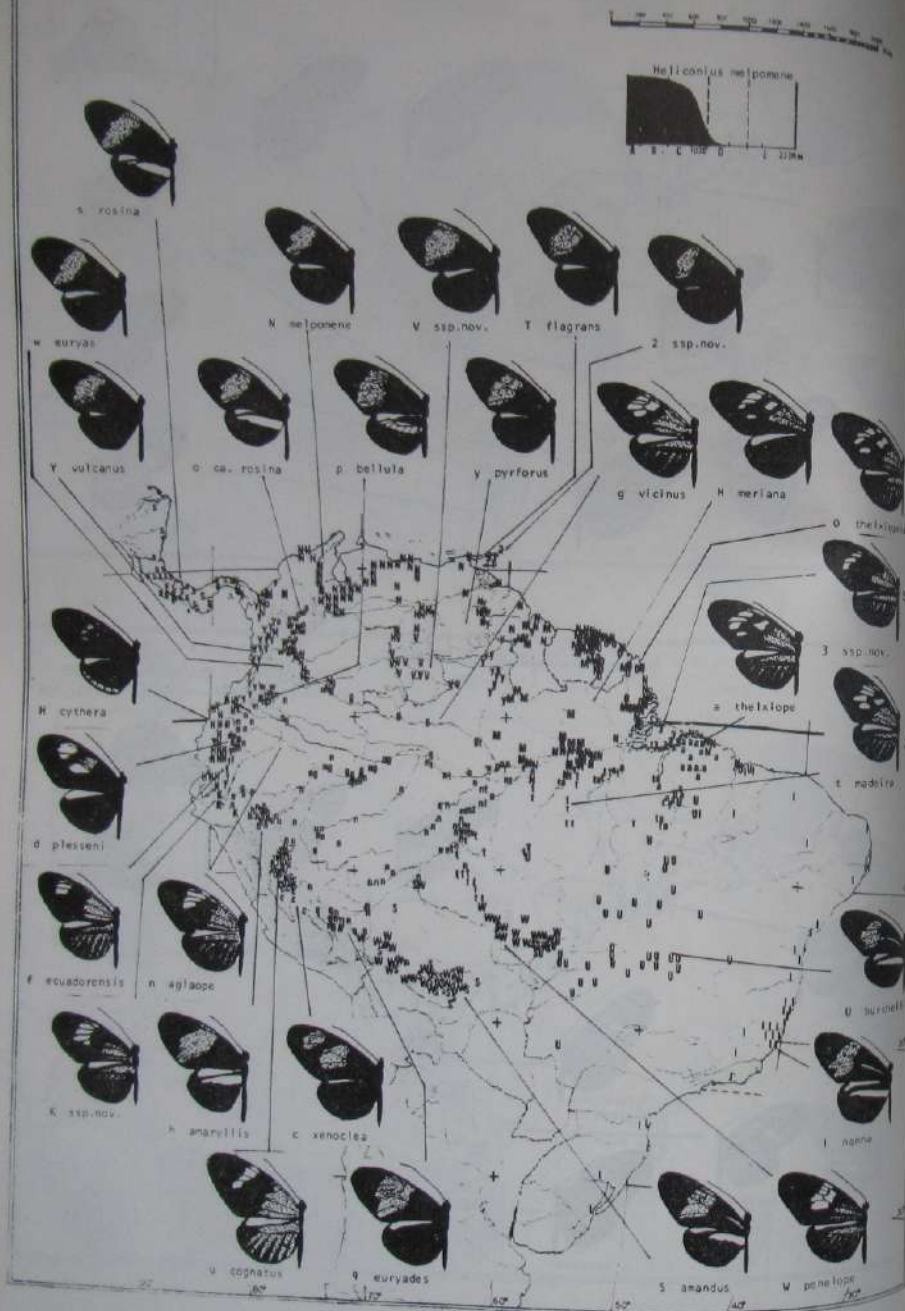


FIGURA 27
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius erato*

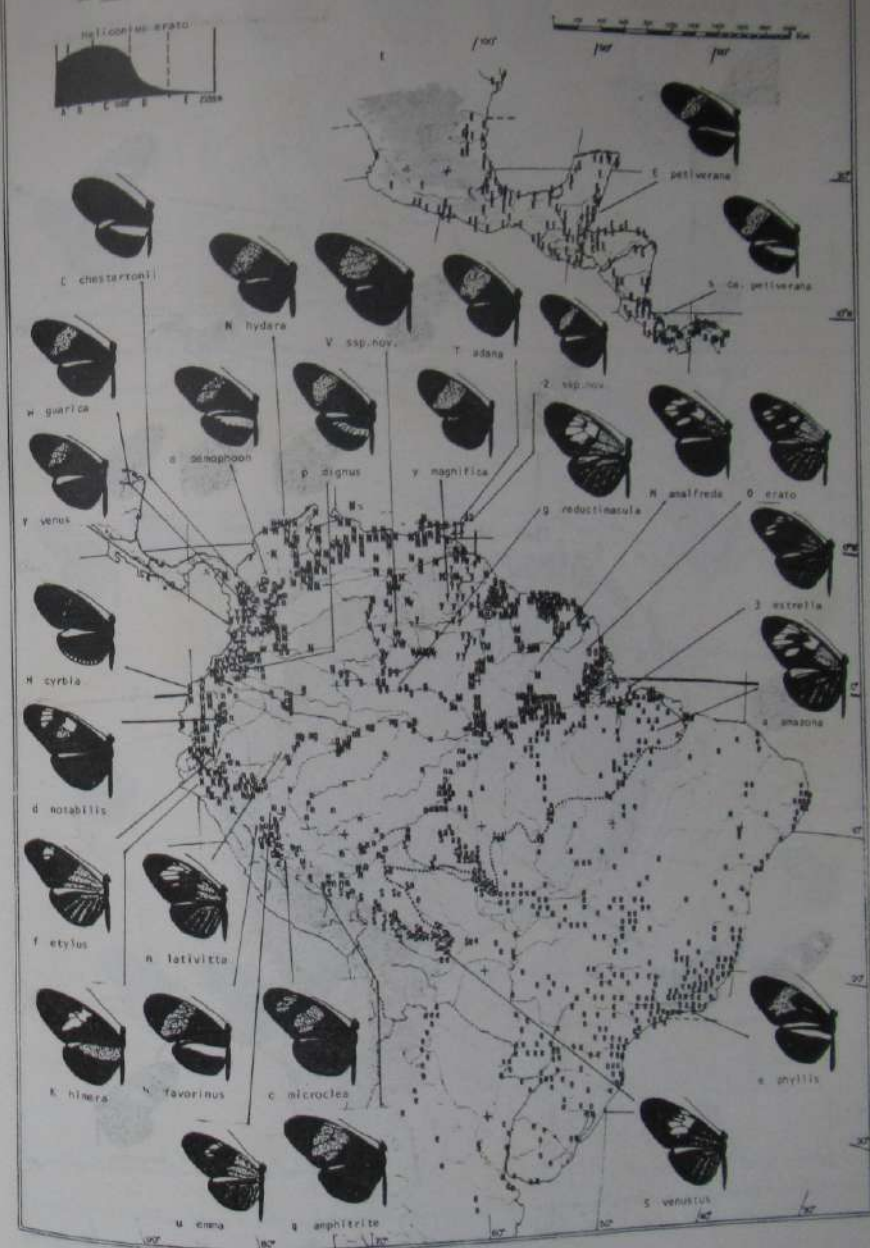
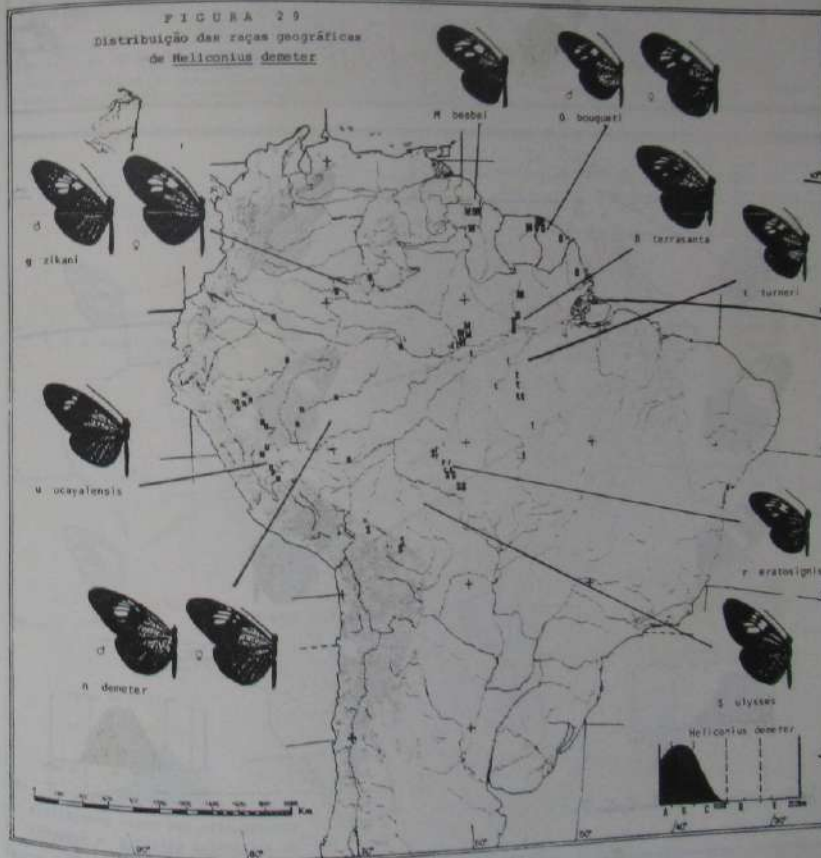
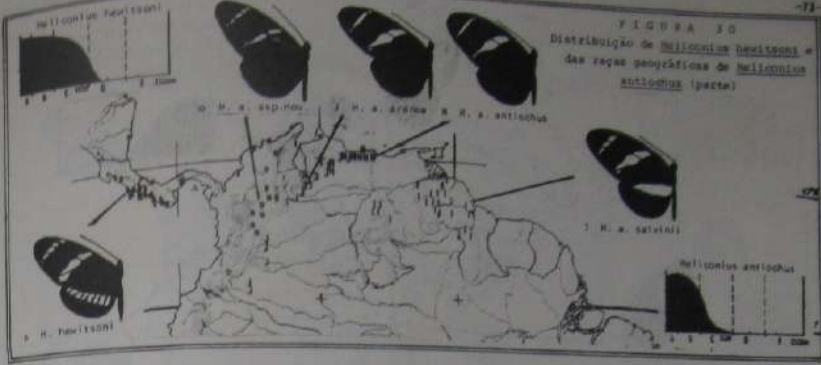
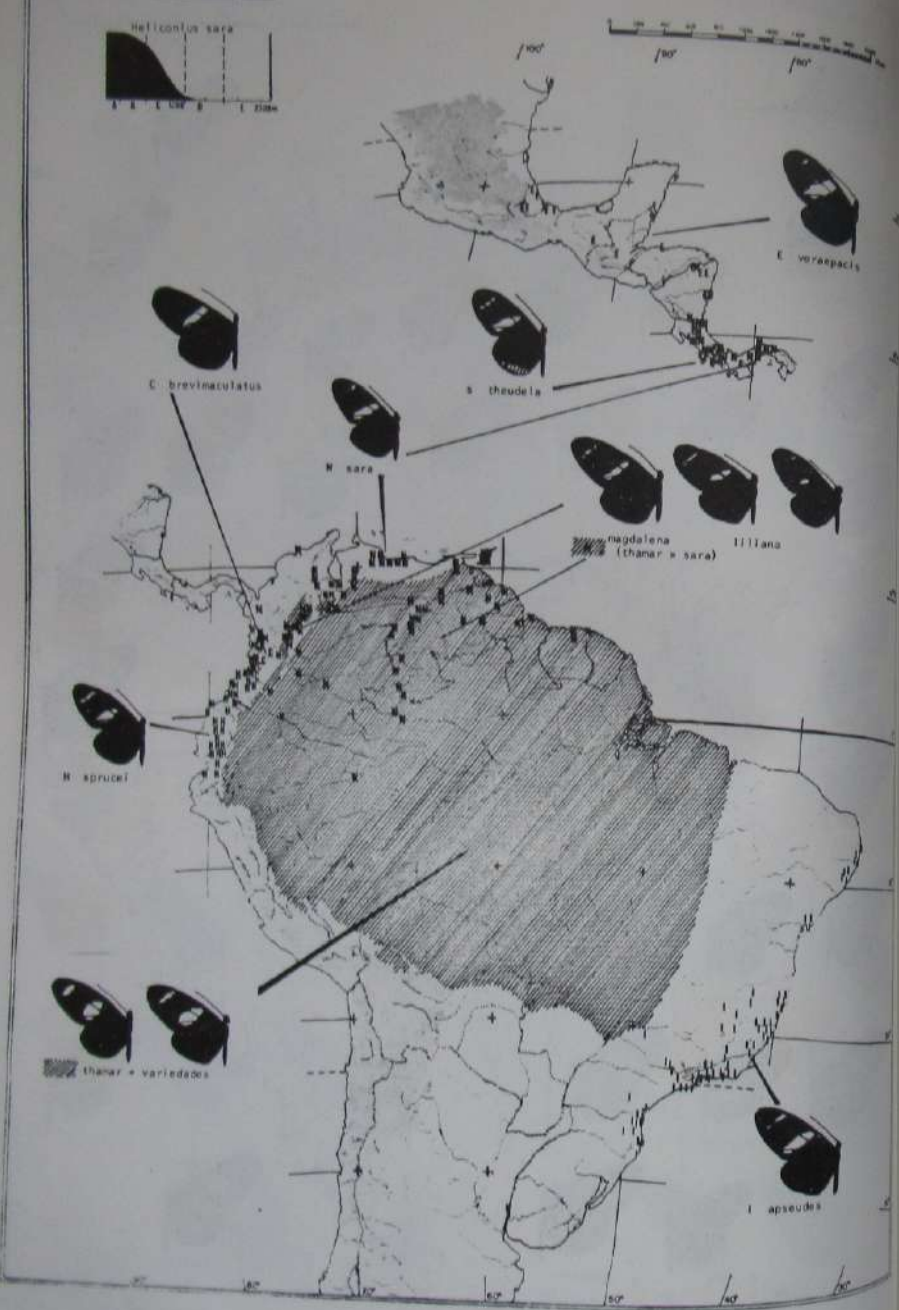


FIGURA 28
Distribuição das raças geográficas
de *Heliconius sara*



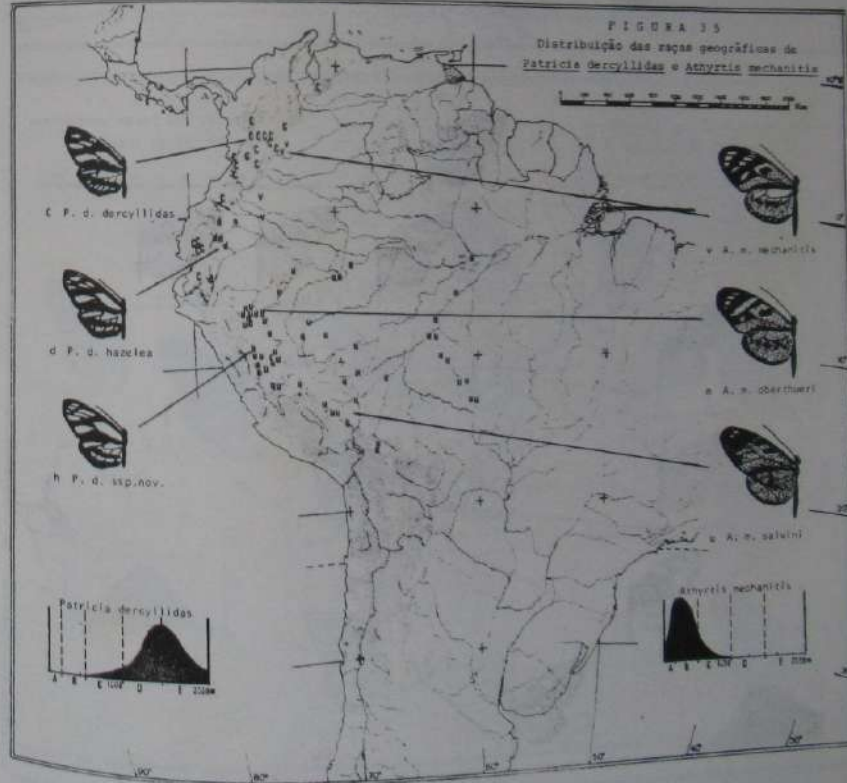
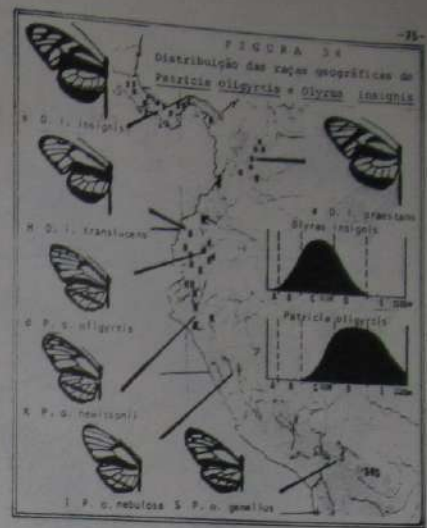
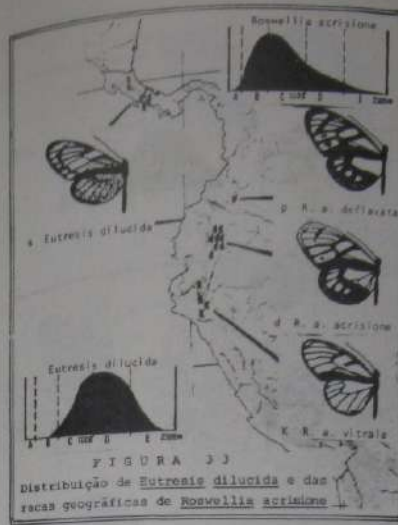
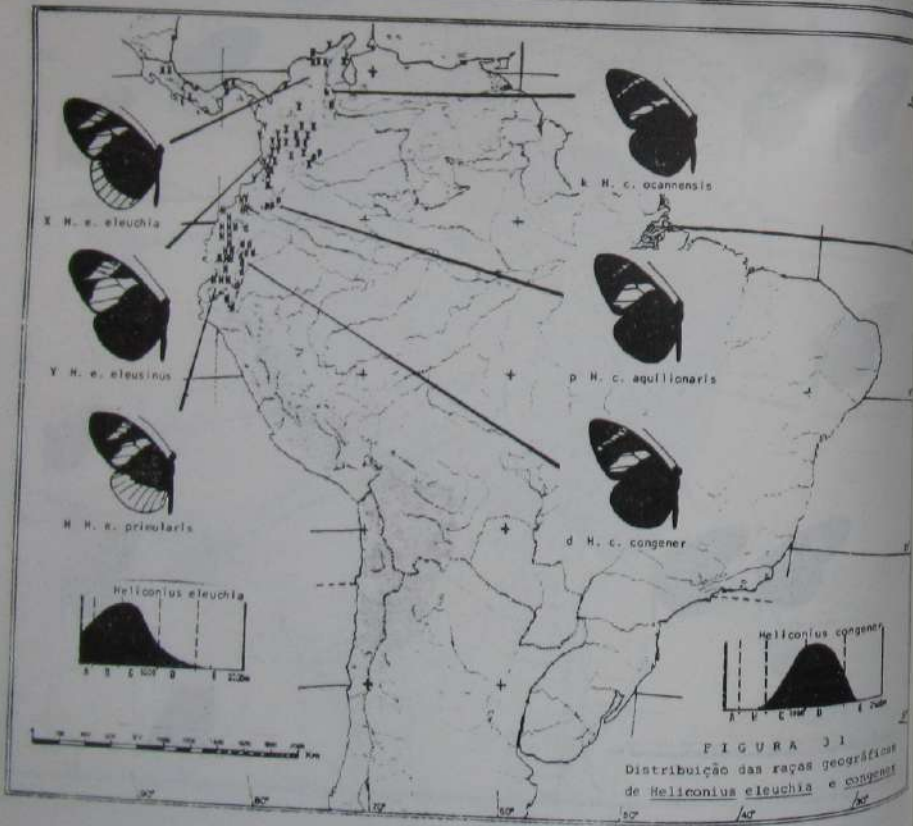
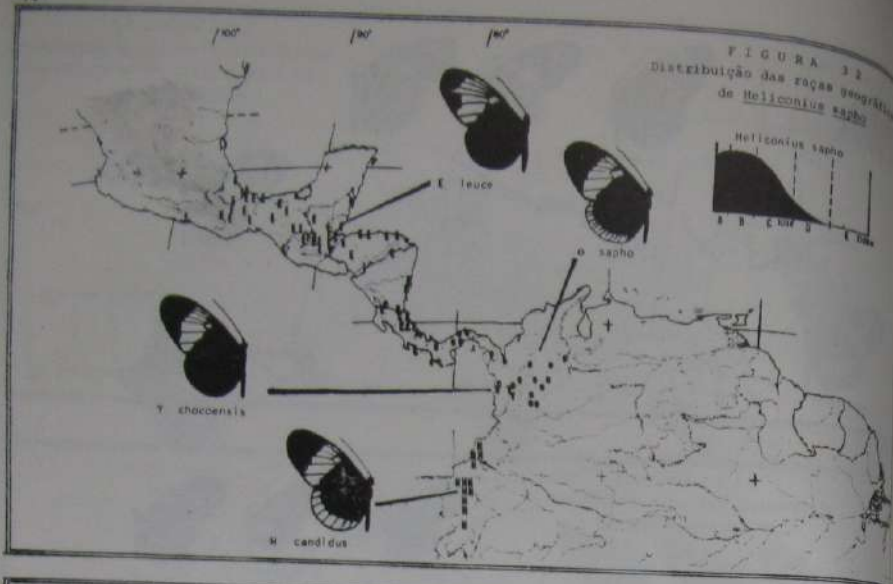


FIGURA 36
Distribuição das raças geográficas
de *Eutresia hyperia*

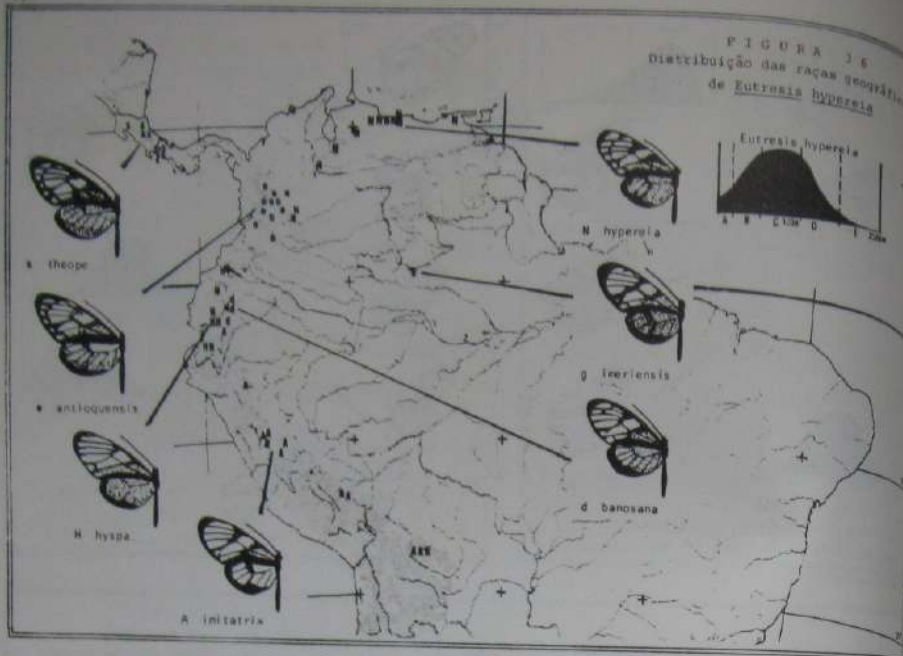


FIGURA 38
Distribuição de *Eizunia pavonii* e das
raças geográficas de *Eizunia huboldti*

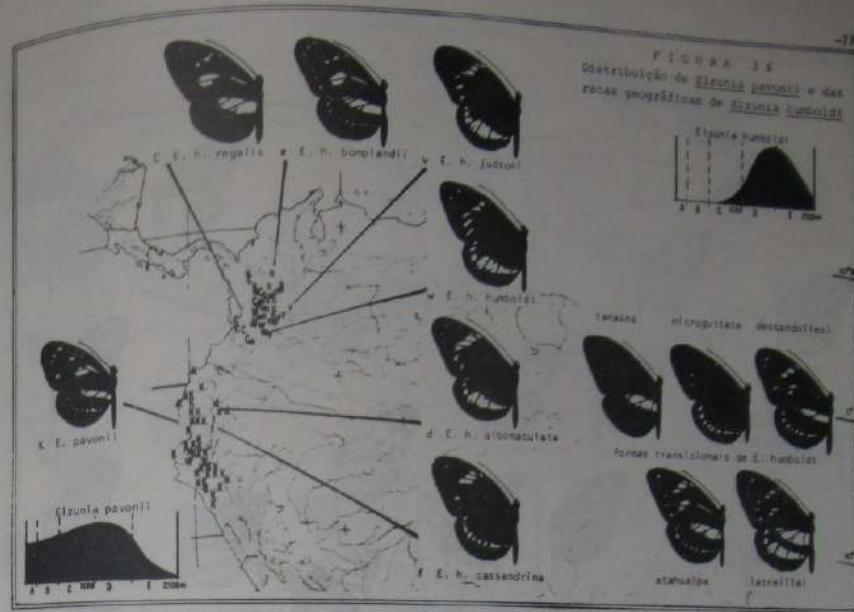


FIGURA 37
Distribuição das raças geográficas
de *Olyras crathis*

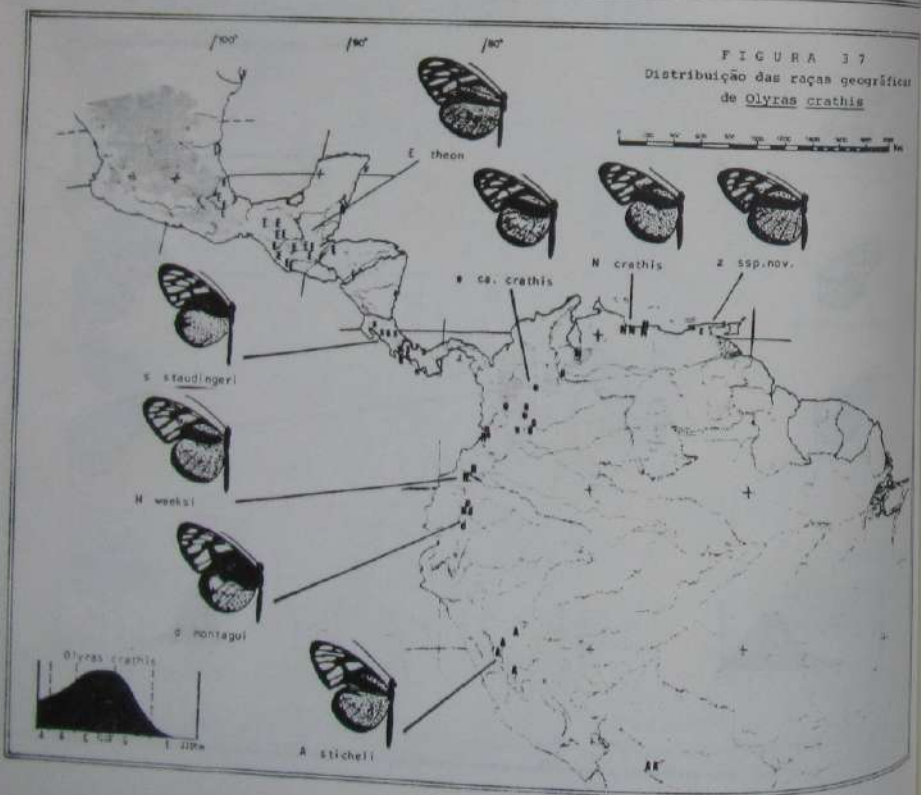


FIGURA 39
Distribuição das raças geográficas de
de *Tithorea tarricina*

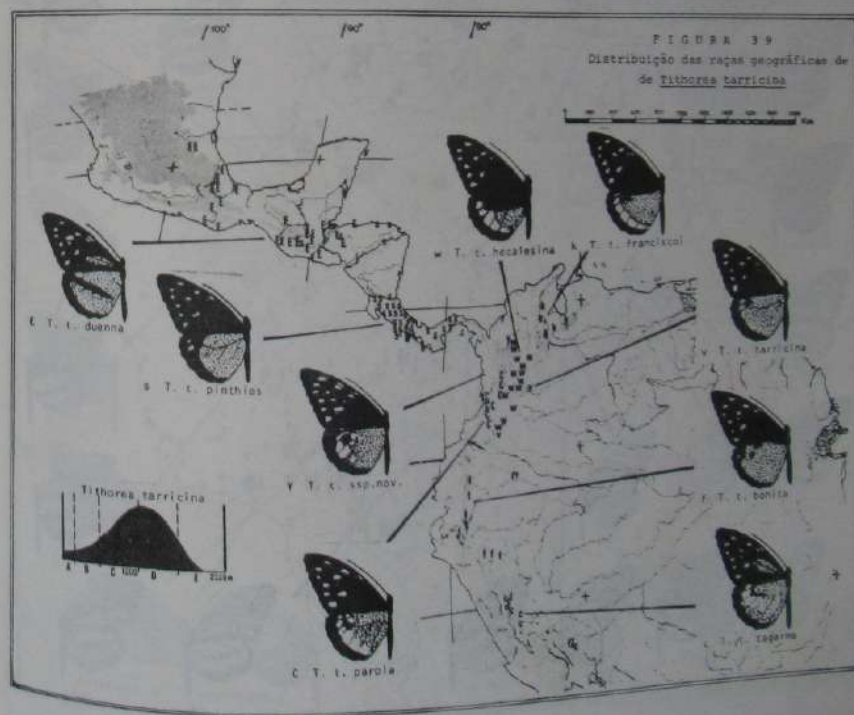


FIGURA 40
Distribuição das raças geográficas
de *Tithonus harmonia*

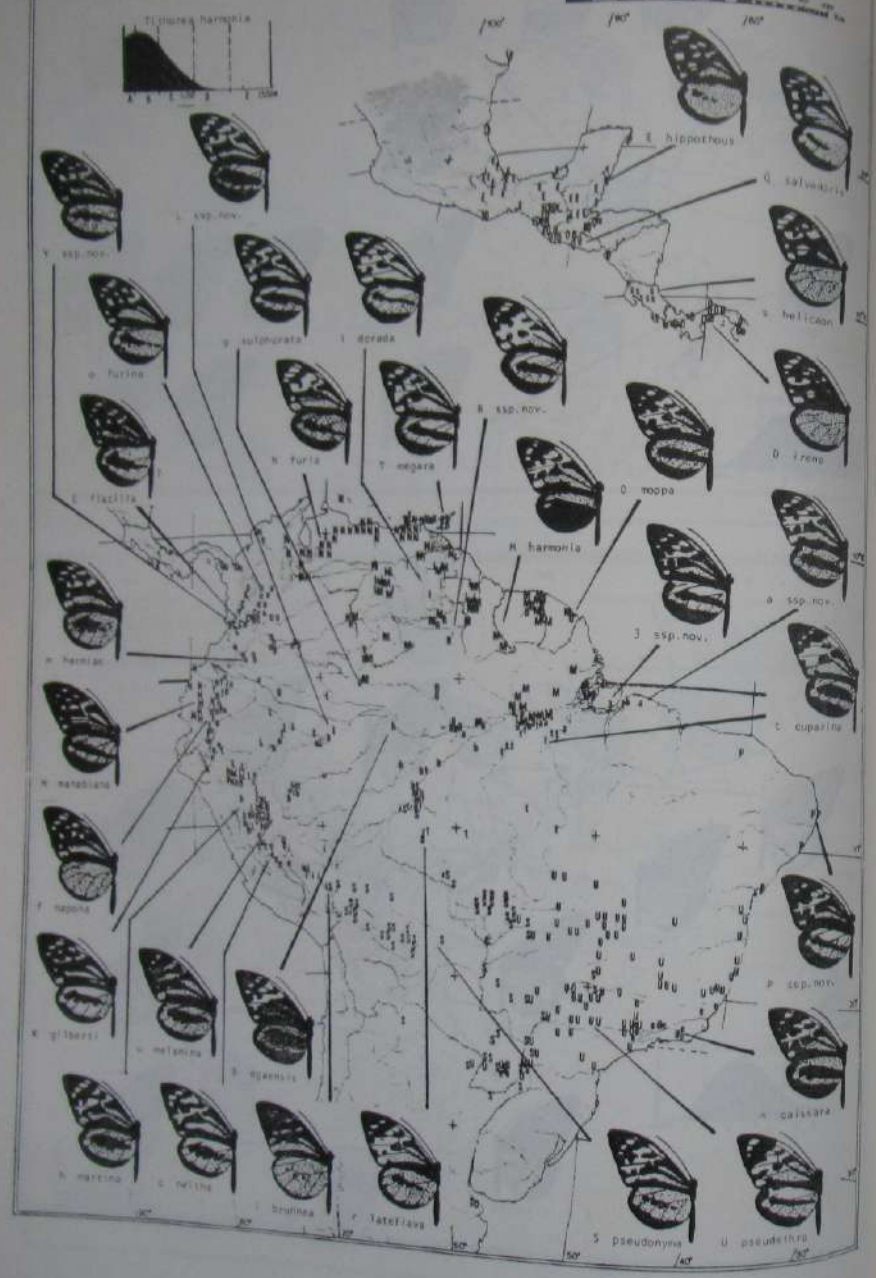
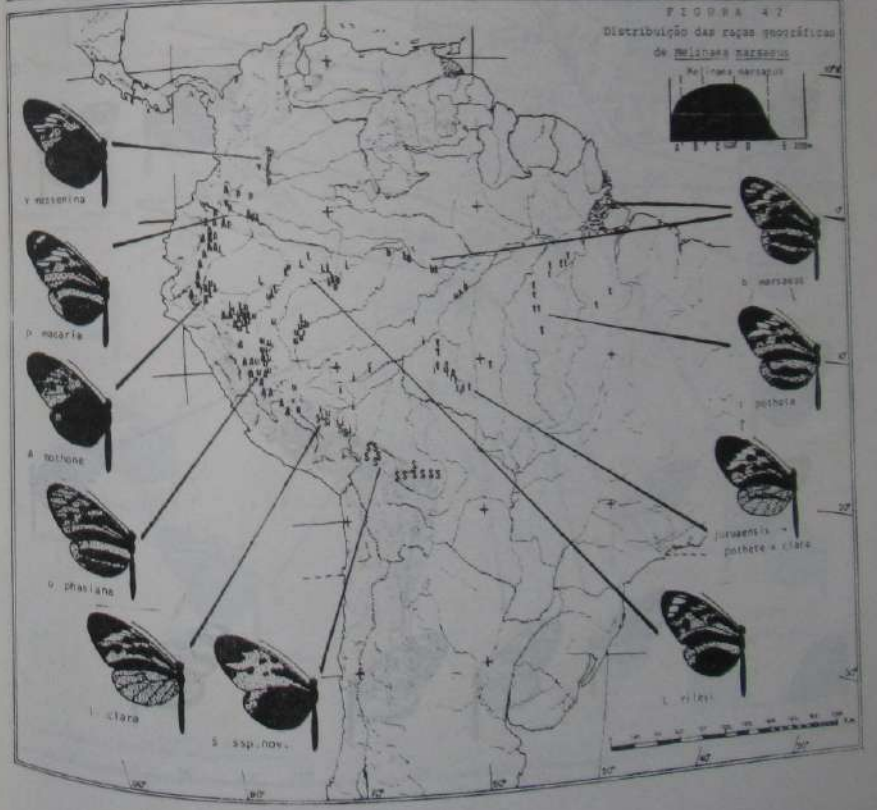
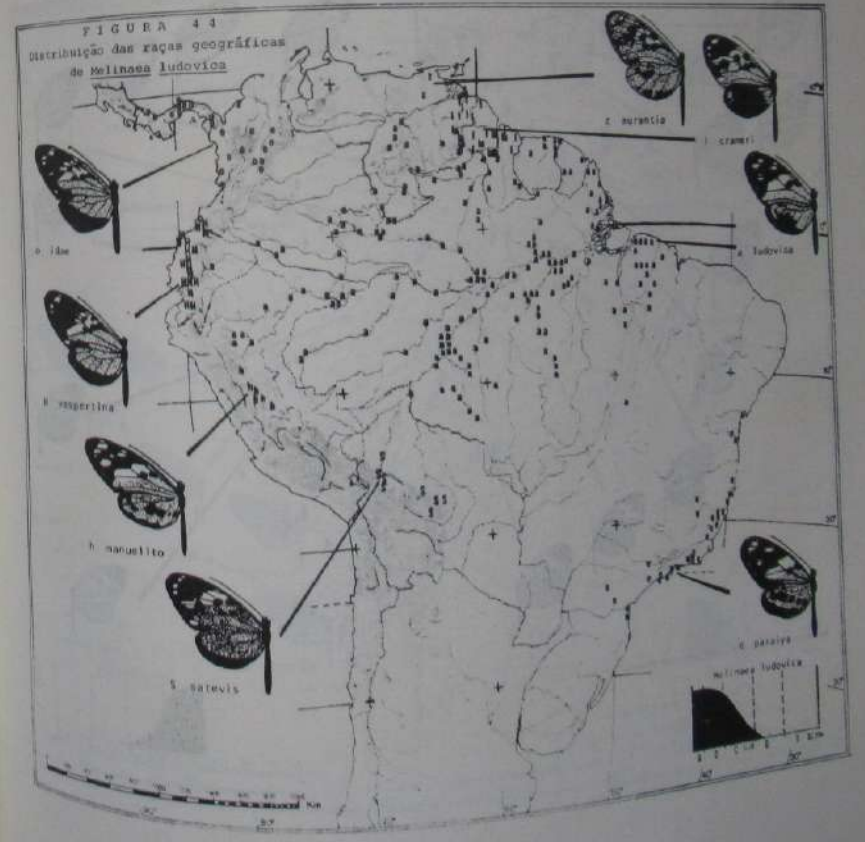
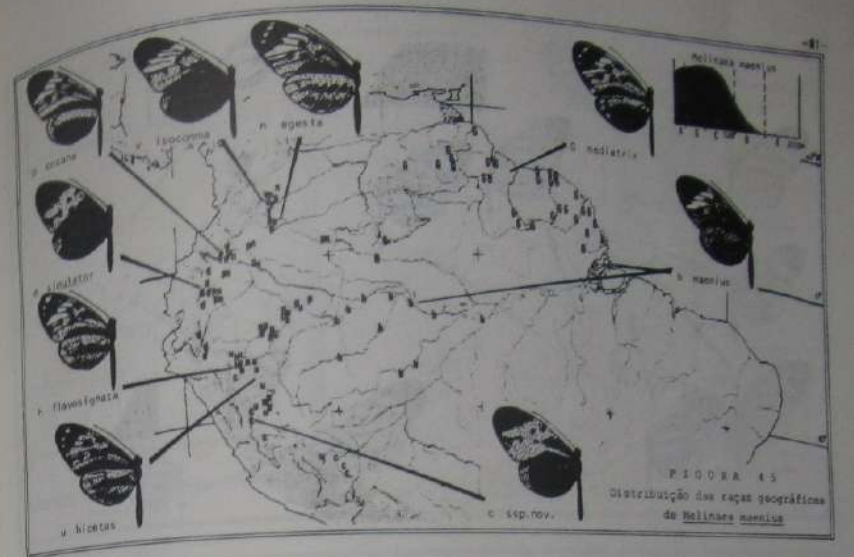
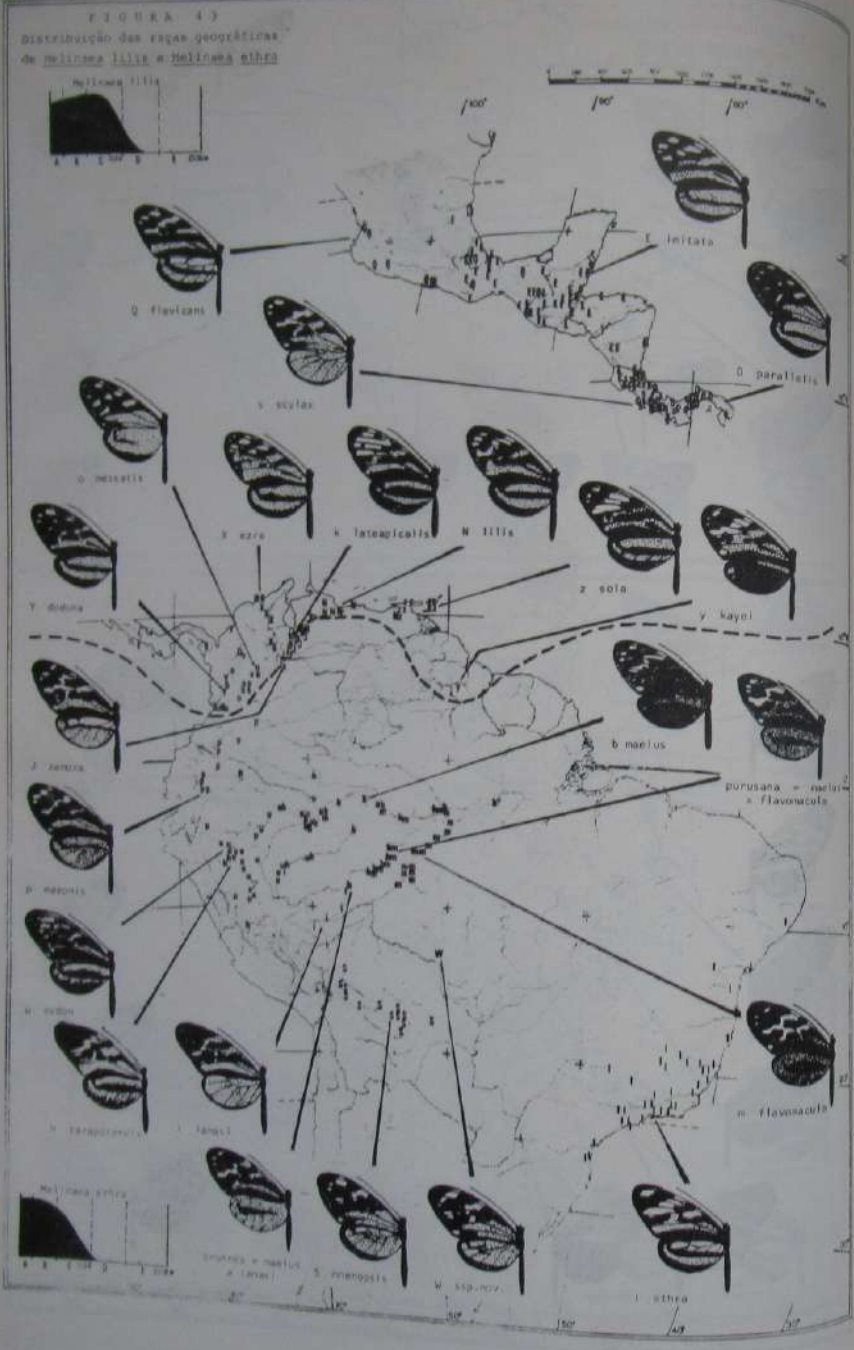


FIGURA 41
Distribuição das raças geográficas
de *Melipotis pinaxia*



FIGURA 42
Distribuição das raças geográficas
de *Melipotis narasaria*





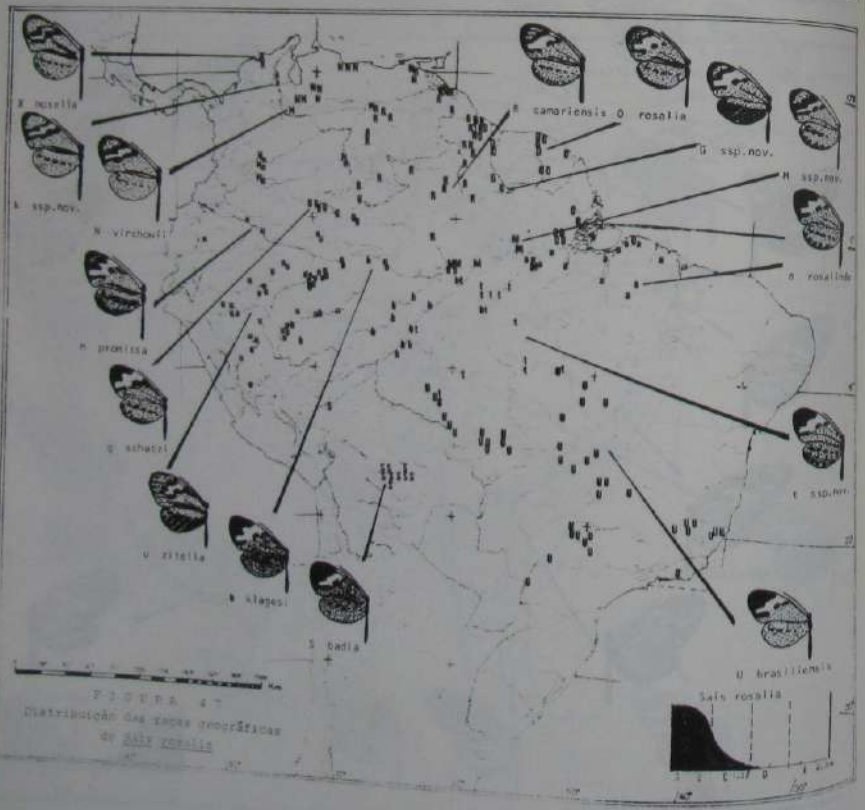
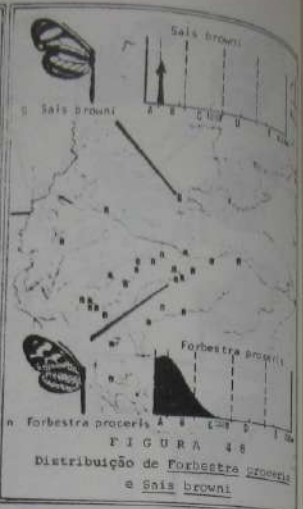
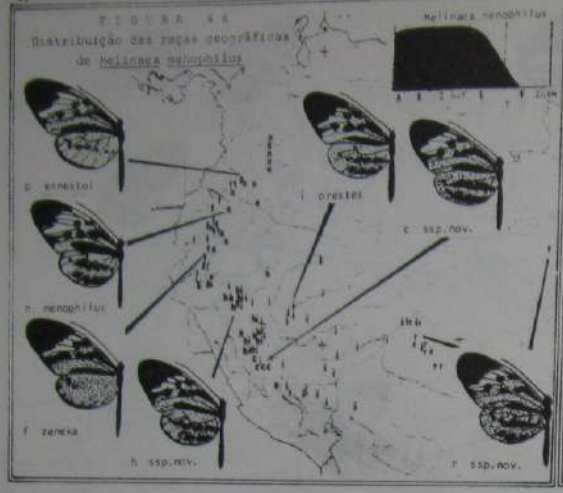


FIGURA 51

Distribuição das raças geográficas de *Mechanitis polyonia*

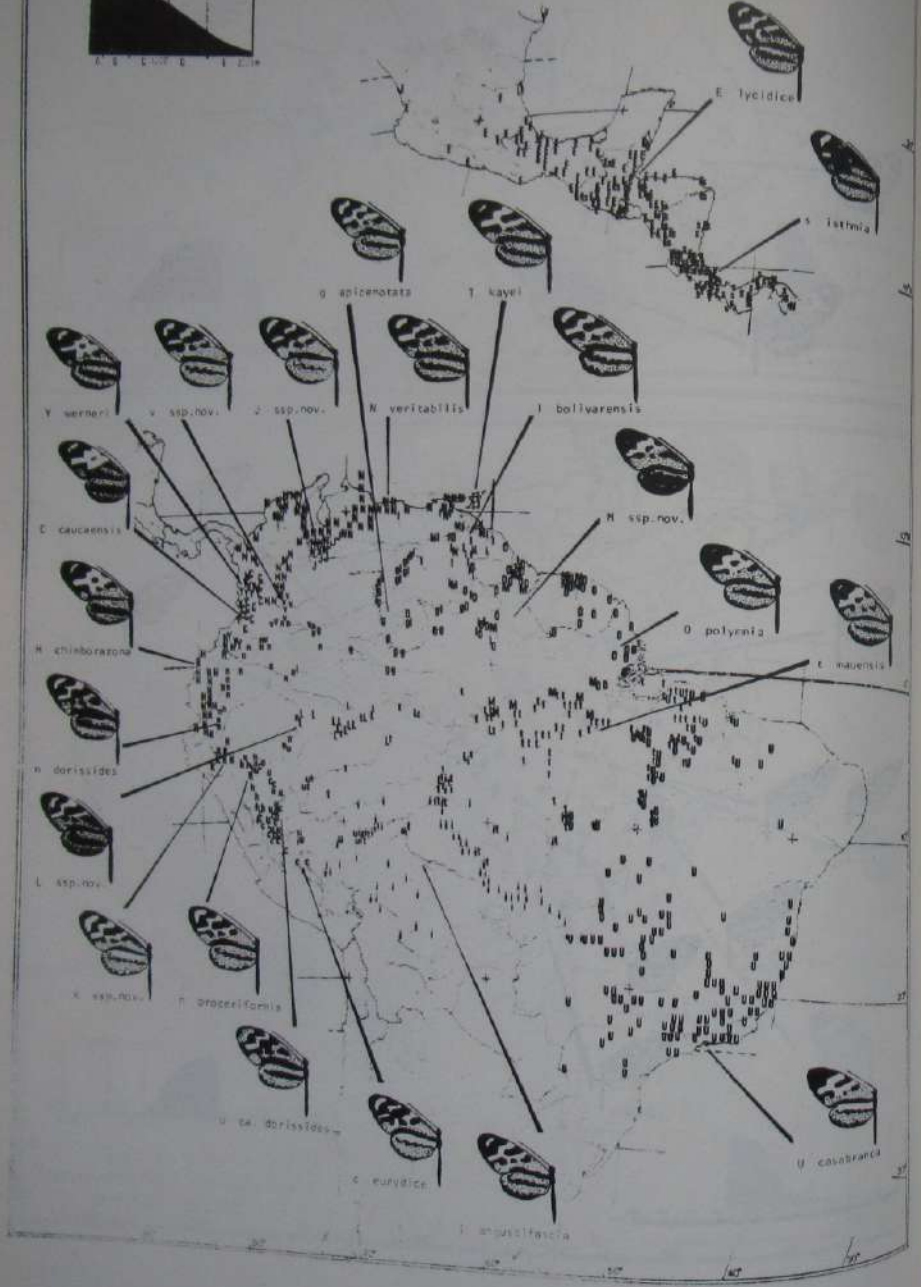
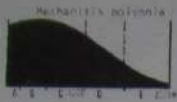


FIGURA 52

Distribuição das raças geográficas de *Mechanitis lysinnia*

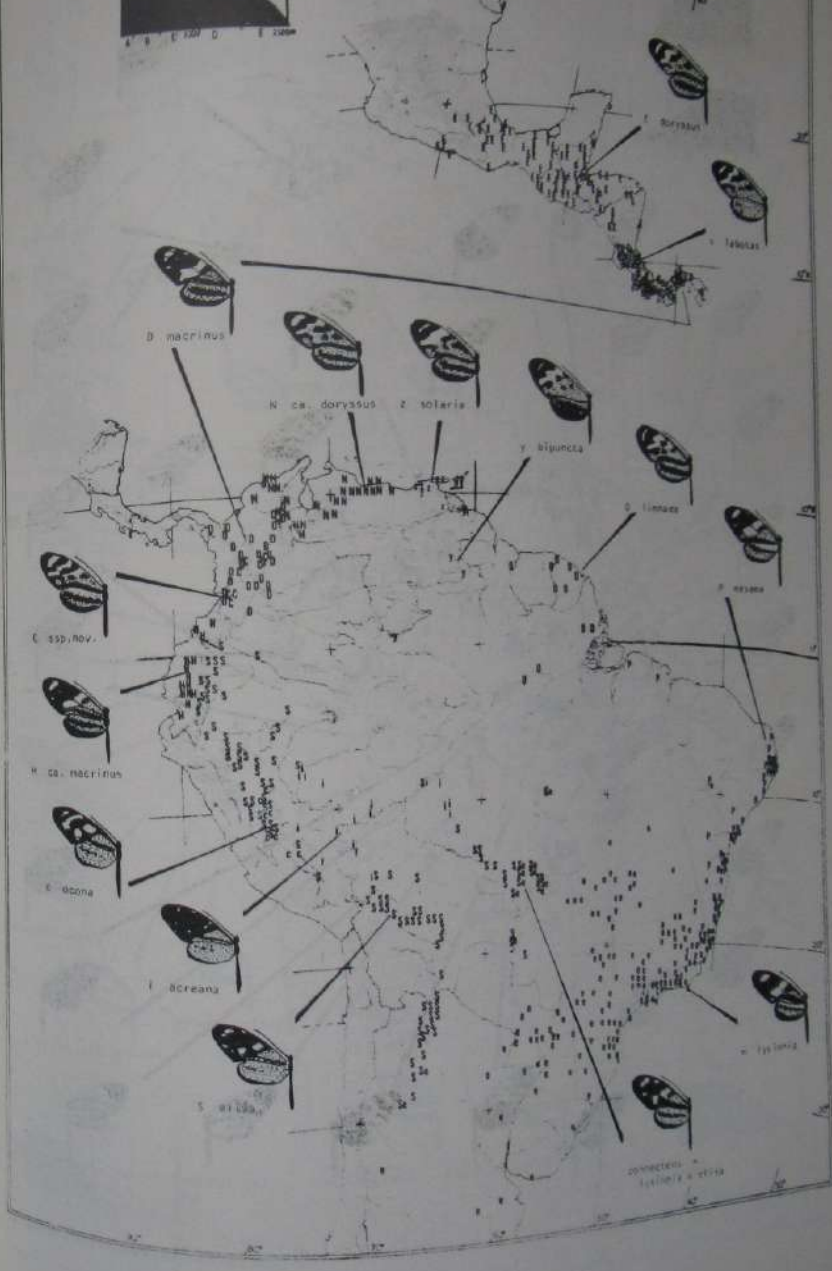


FIGURA 53
Distribuição das raças geográficas
de *Mechanitis menapia* e *M. mazzesi*

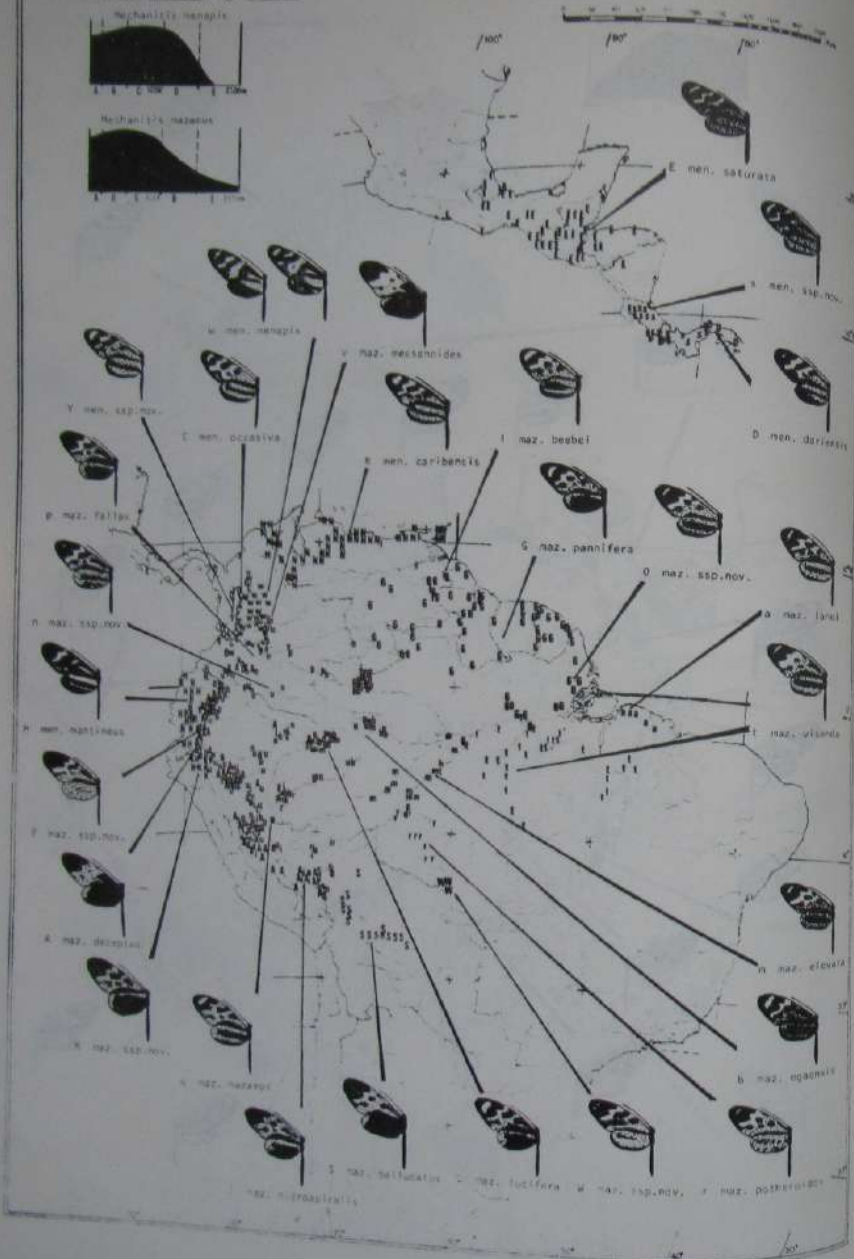


FIGURA 54
Distribuição de *Scada kusa* e das raças
geográficas de *Scada karacina* e *S. zibia*

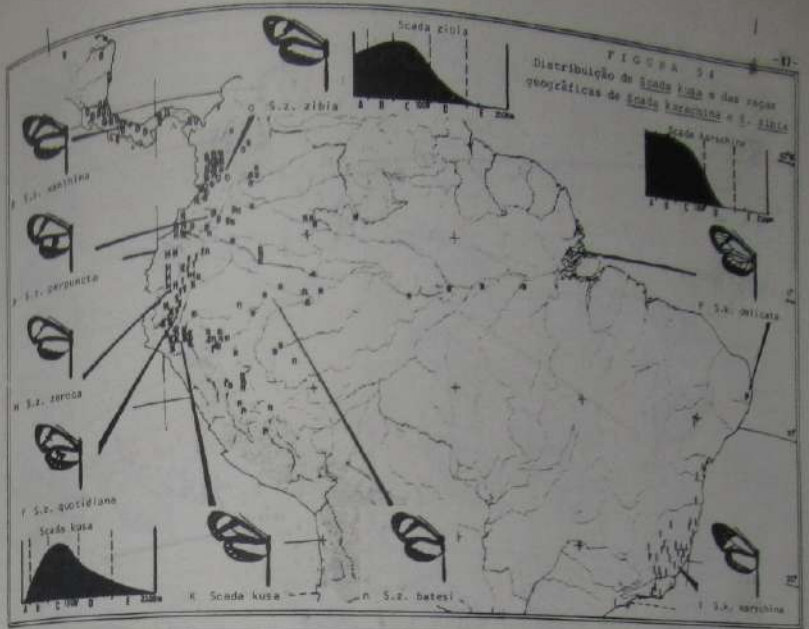
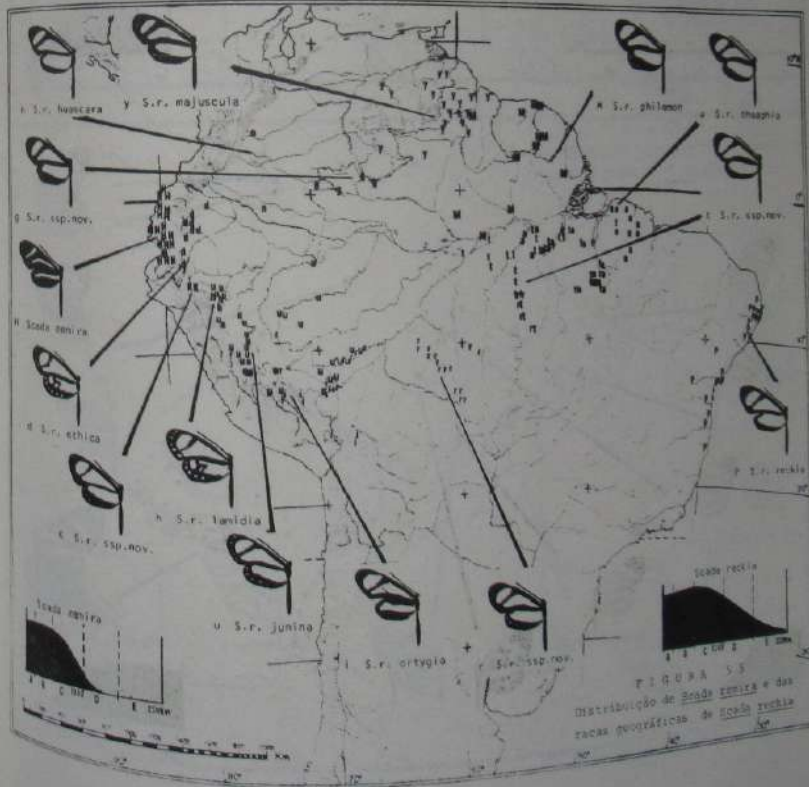


FIGURA 55
Distribuição de *Scada emira* e das
raças geográficas de *Scada rockii*



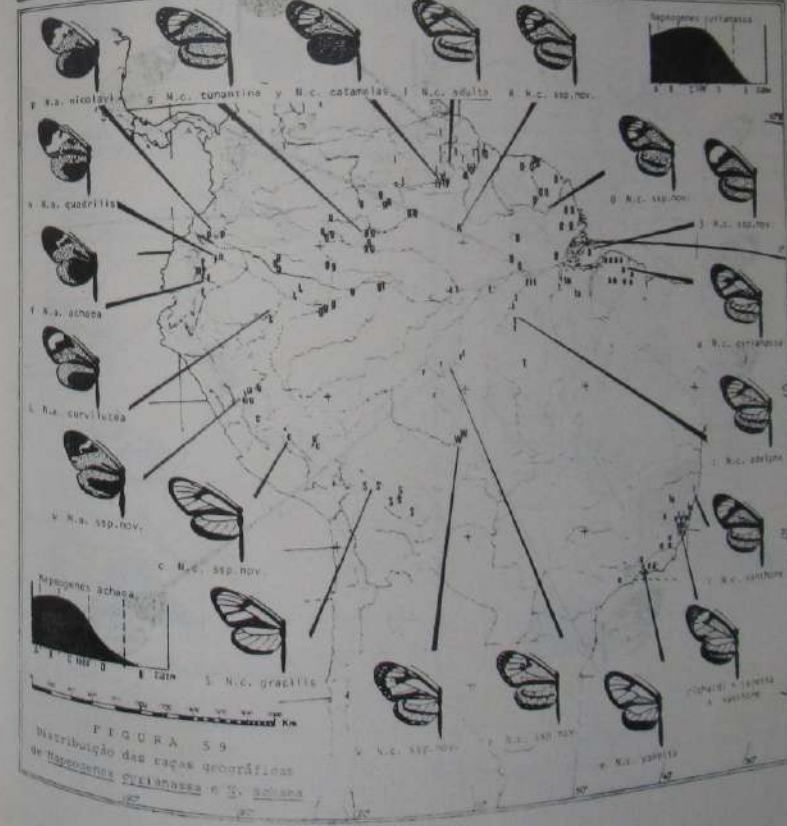
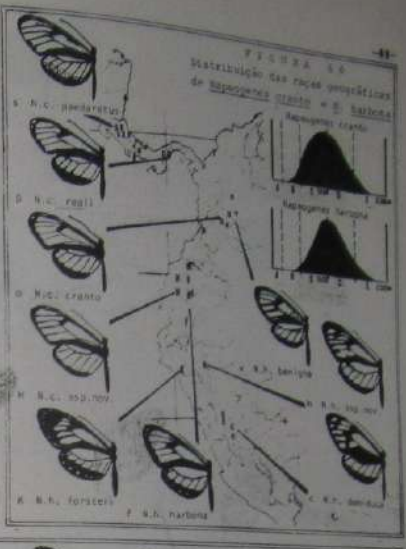
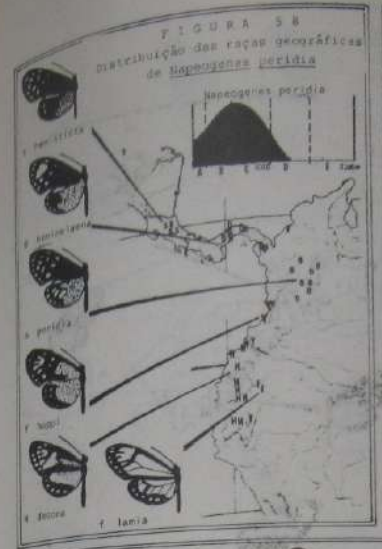
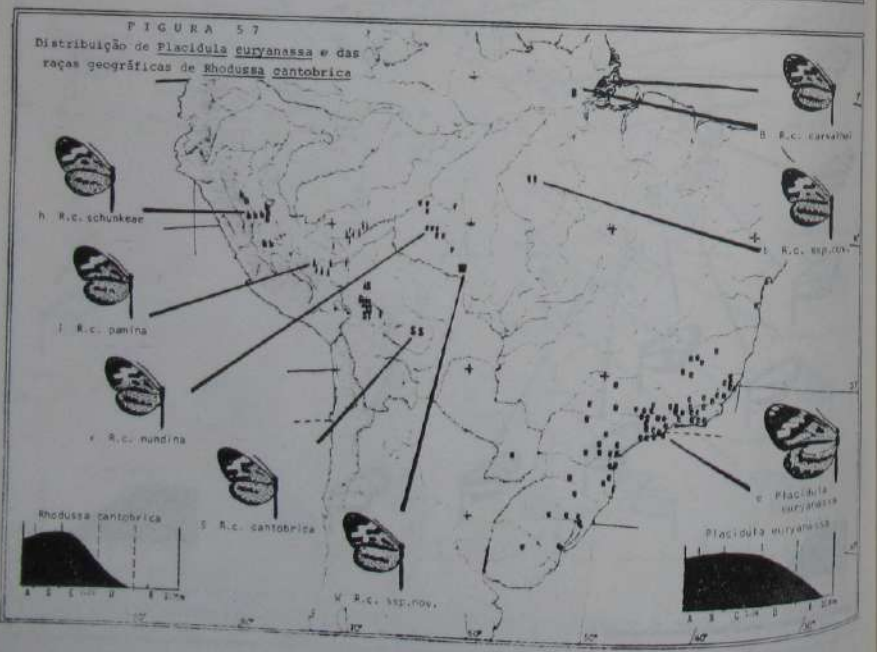
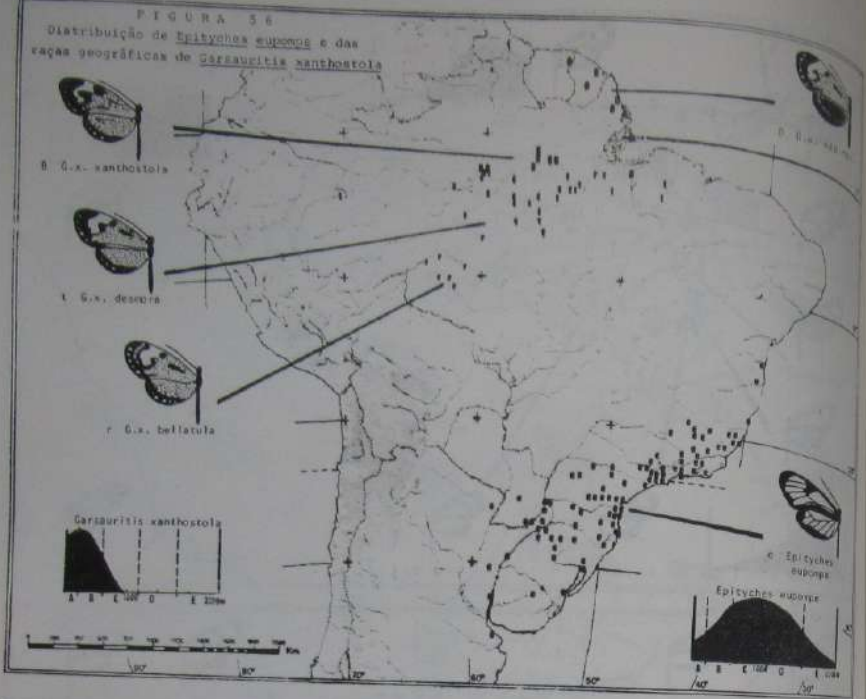


FIGURA 61
Distribuição das raças geográficas
de *Napaeogenes tolosa* e *N. aethra*

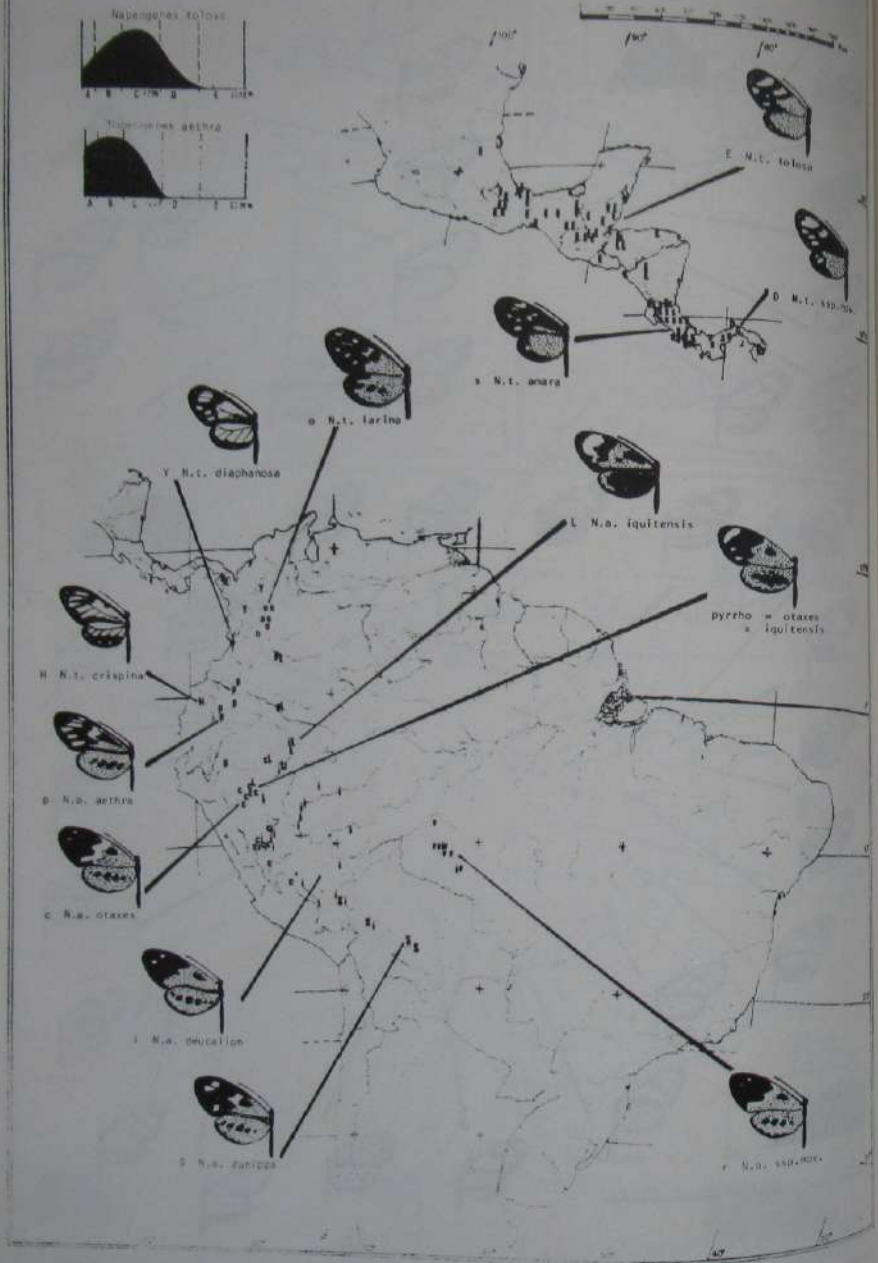


FIGURA 62
Distribuição das raças geográficas
de *Napaeogenes stalla*

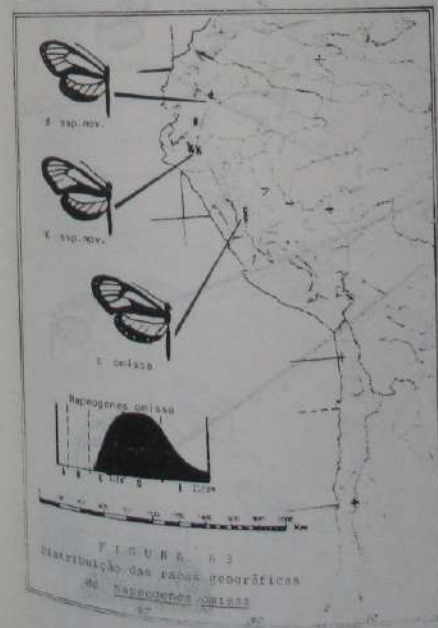
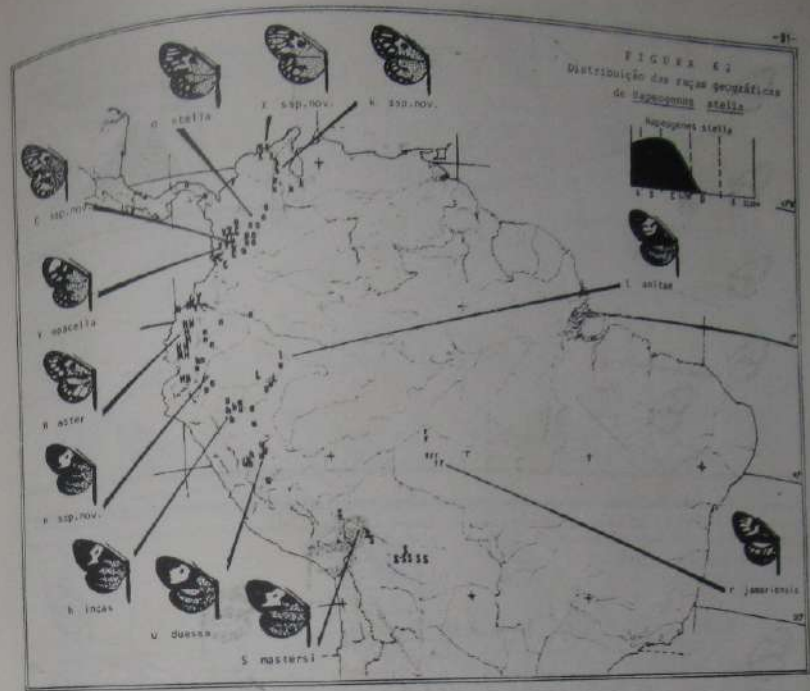


FIGURA 63
Distribuição das raças geográficas
de *Napaeogenes onissa*

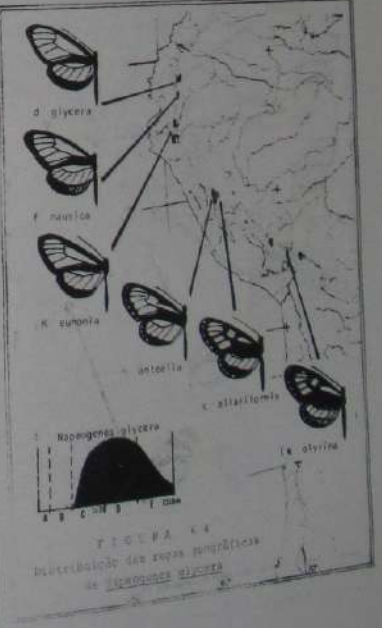


FIGURA 64
Distribuição das raças geográficas
de *Napaeogenes glycera*

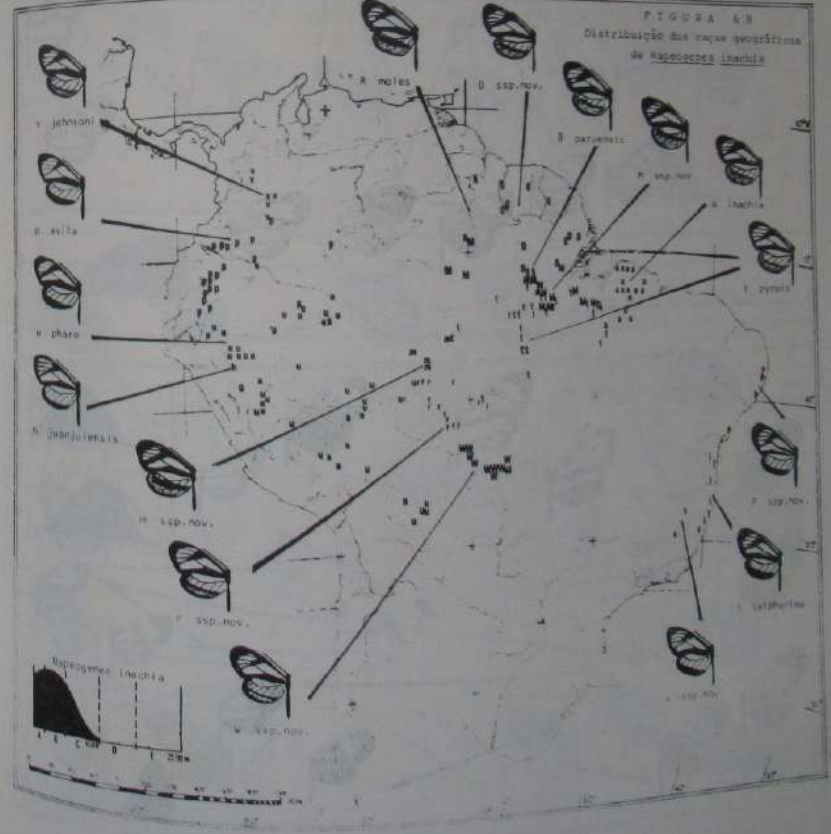
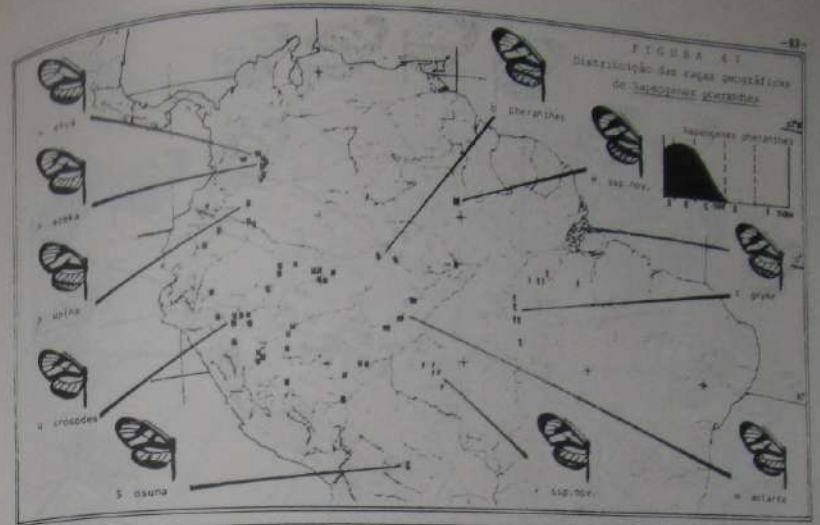
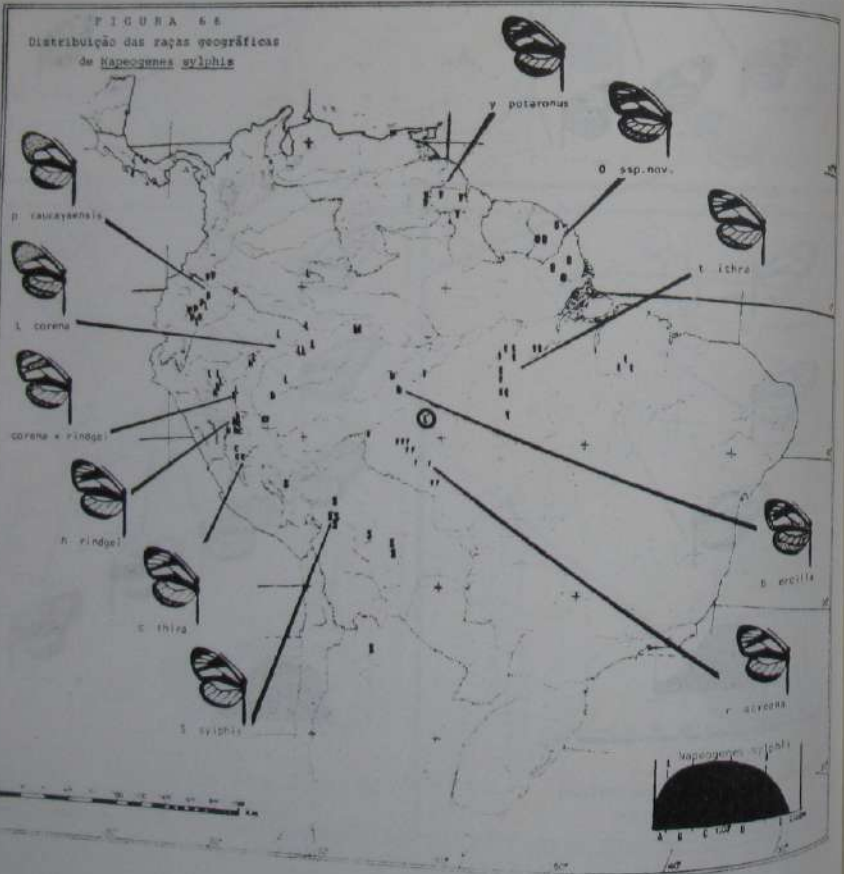
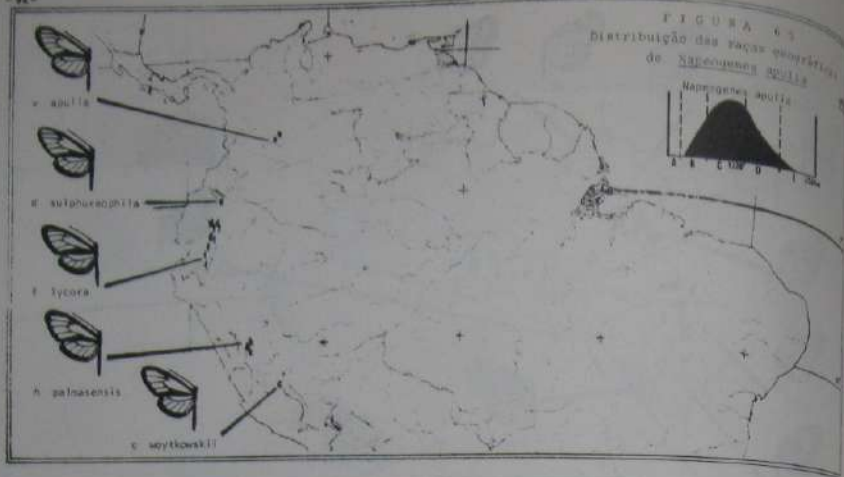


FIGURA 63
Distribuição das raças geográficas de *Hypothyris nivalis*

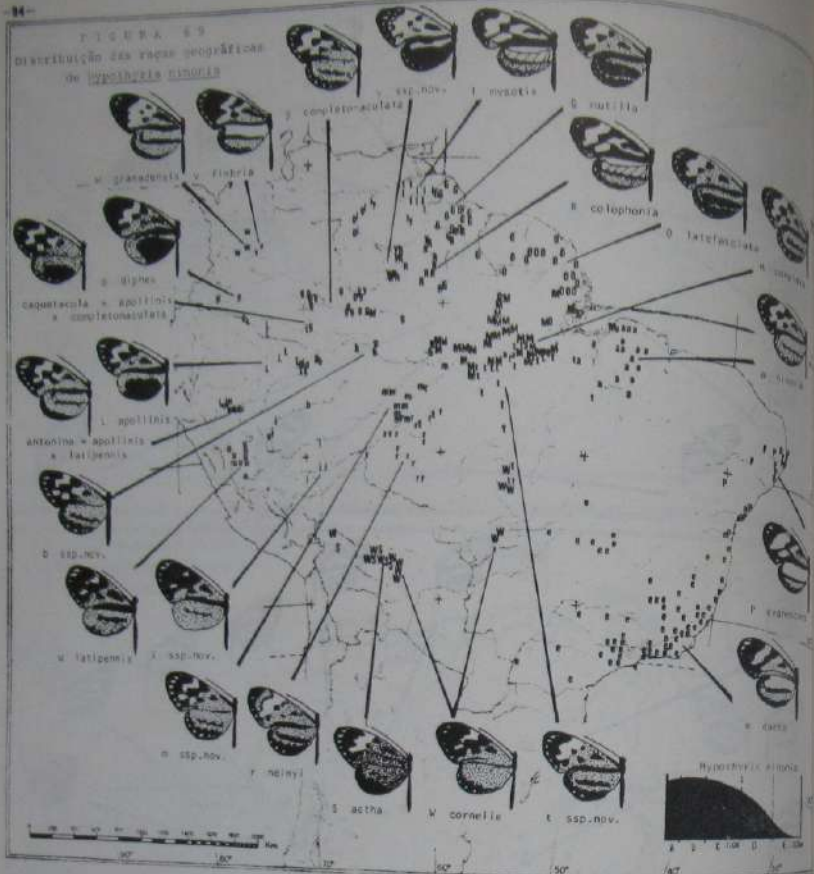


FIGURA 70
Distribuição das raças geográficas de *Hypothyris metaxus*, *H. connexa* e *H. thoz*

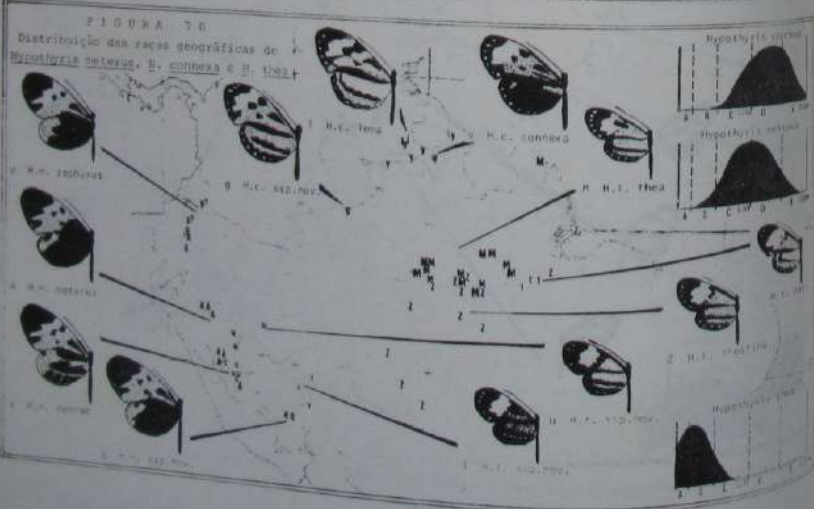


FIGURA 71
Distribuição das raças geográficas de *Hypothyris flamma*

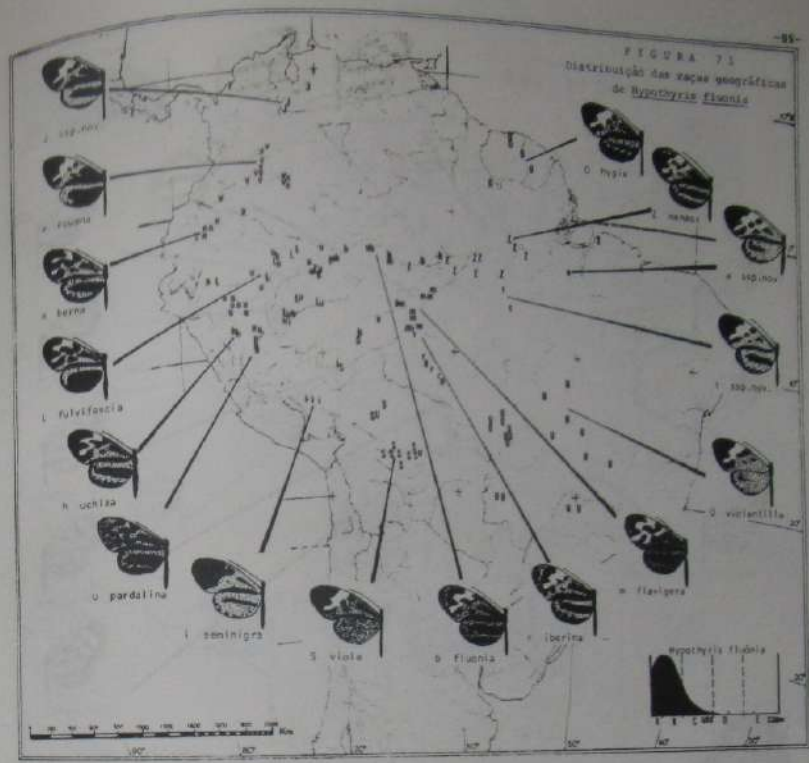
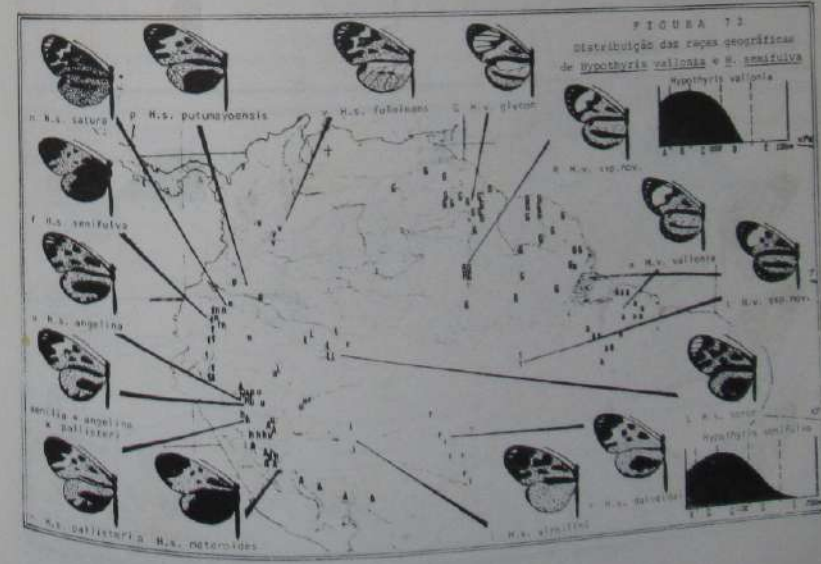


FIGURA 72
Distribuição das raças geográficas de *Hypothyris valonia* e *H. amabilis*



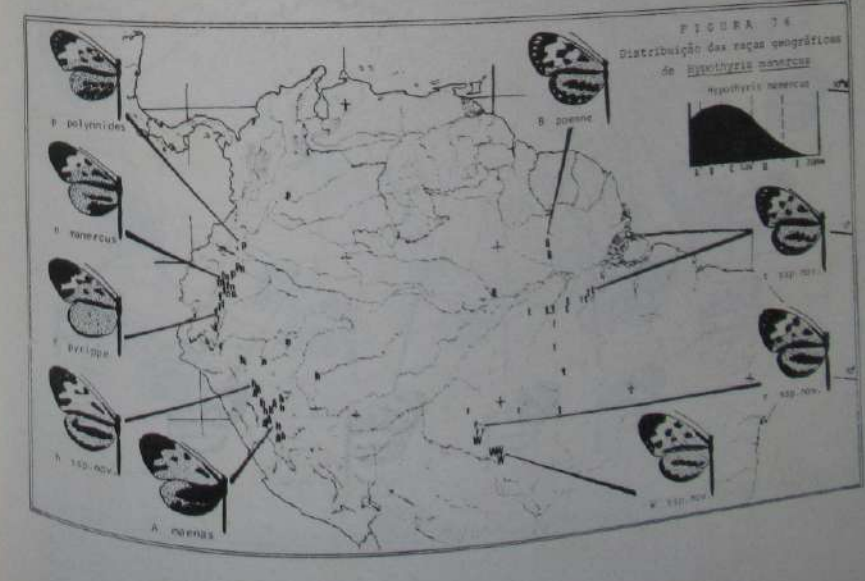
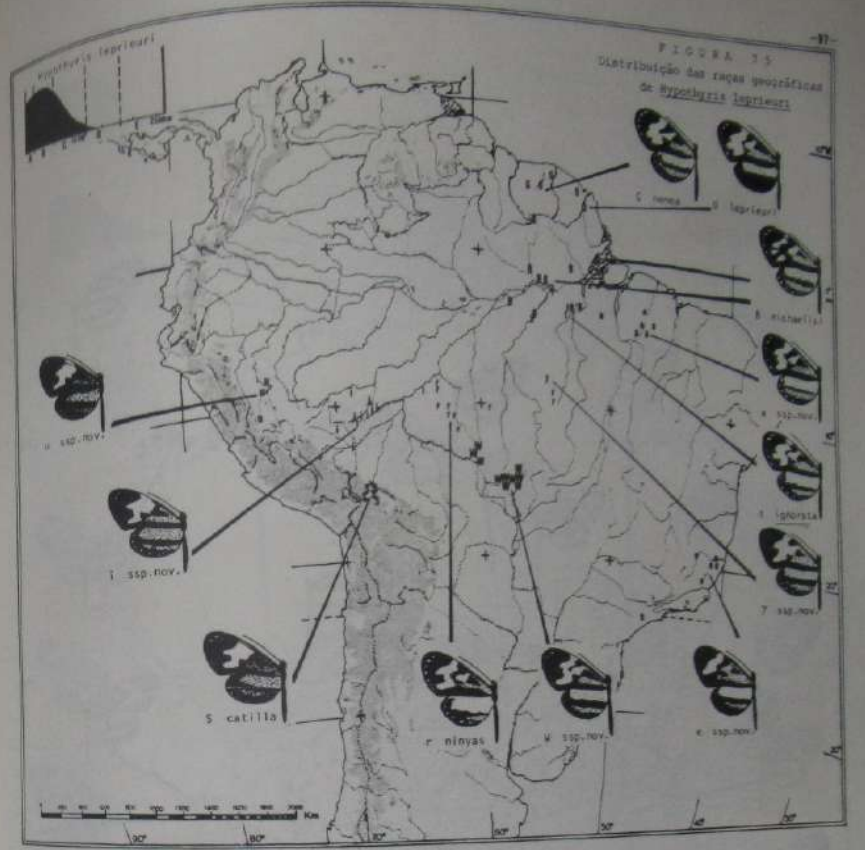
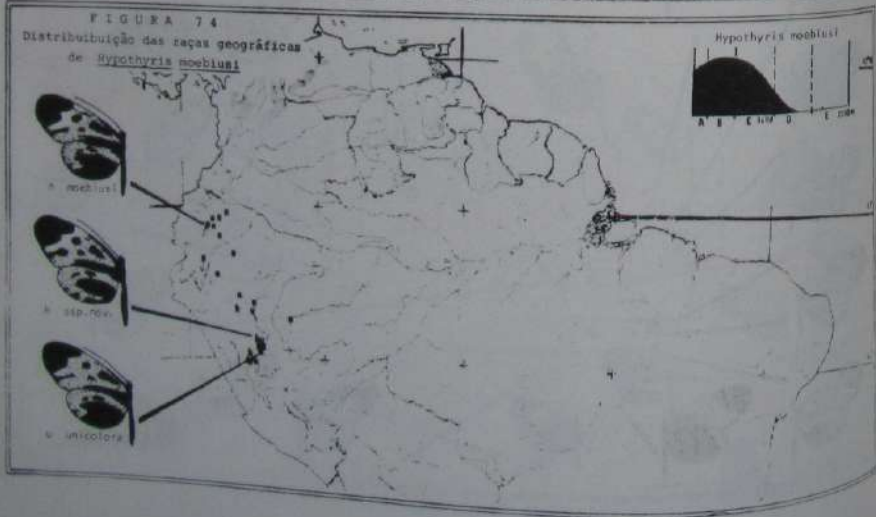
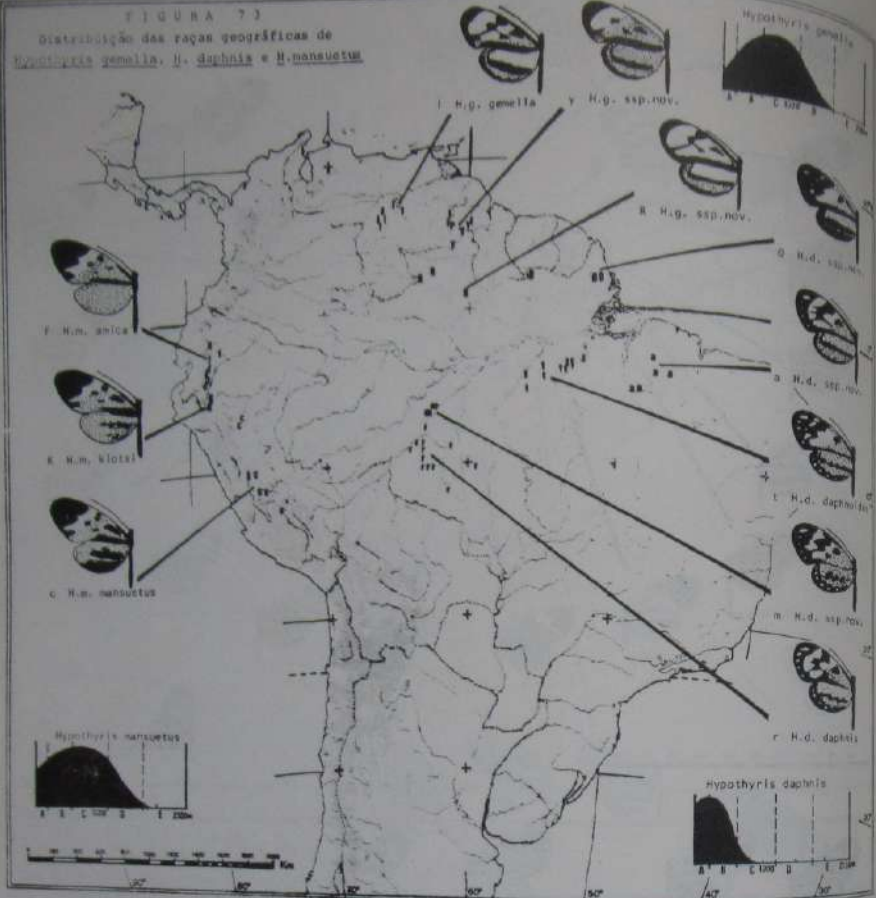


FIGURA 17
Distribuição das raças geográficas
de *Hypothesis eucles*

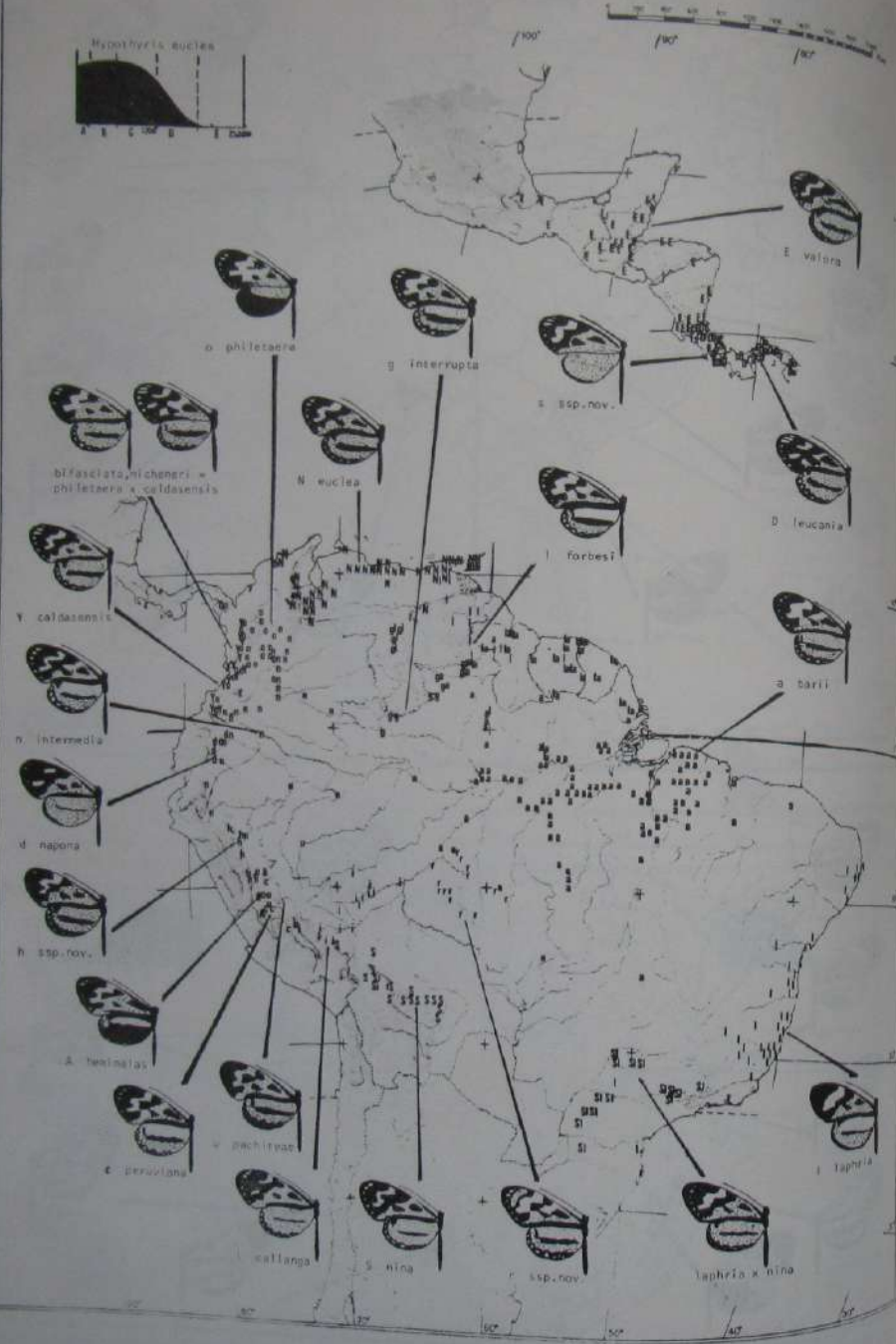
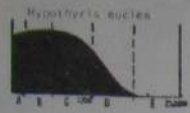
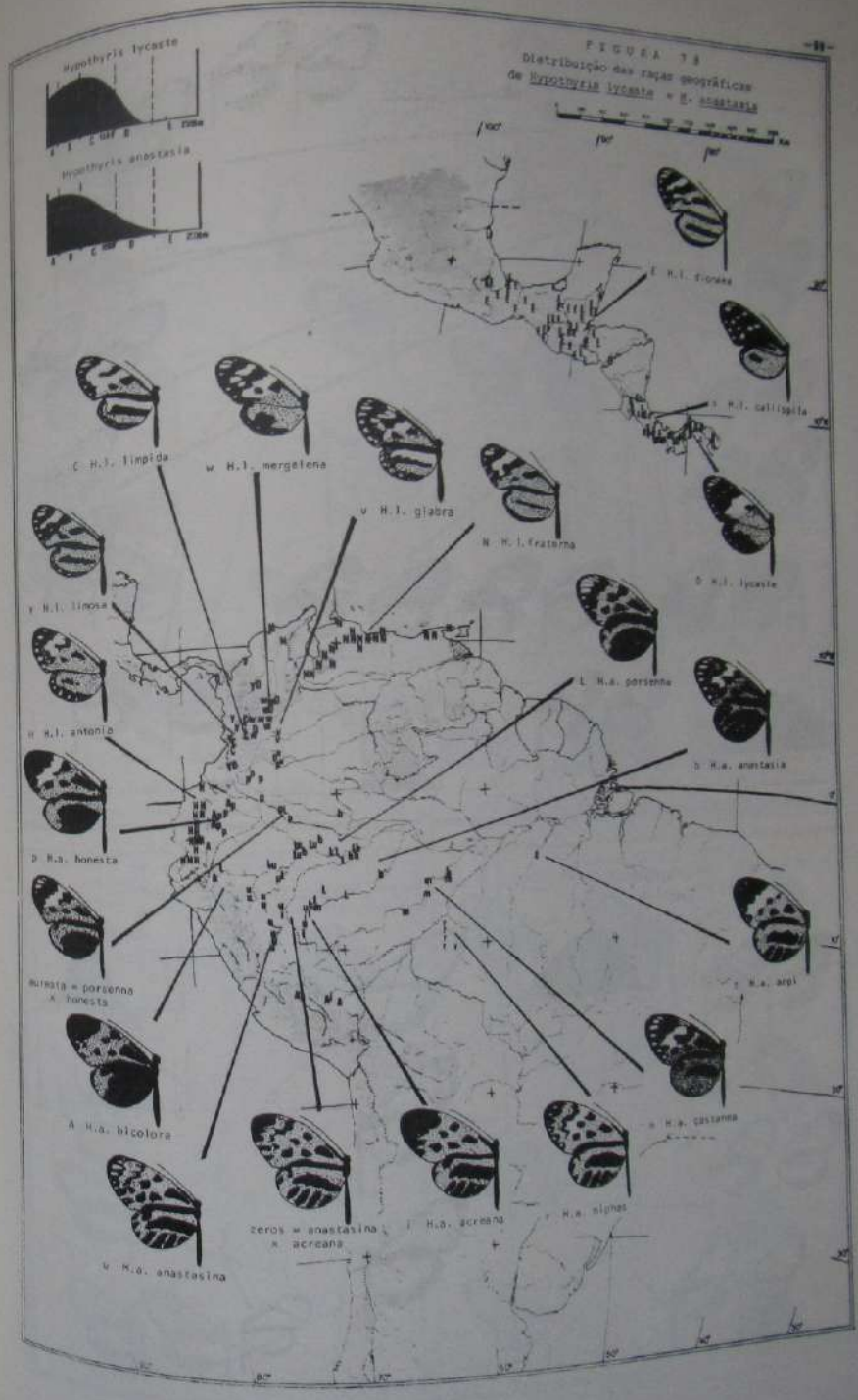
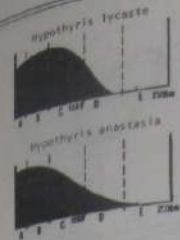


FIGURA 18
Distribuição das raças geográficas
de *Hypothesis lycaste* = *H. anastasia*



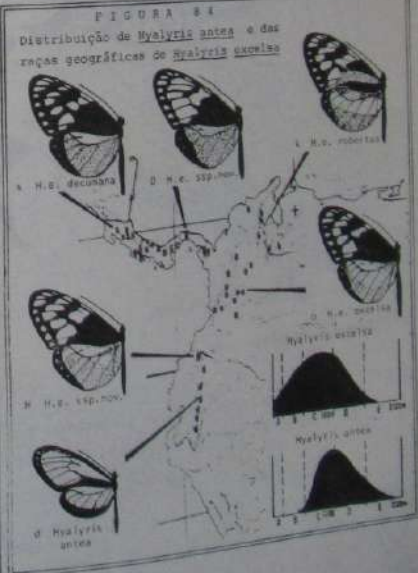
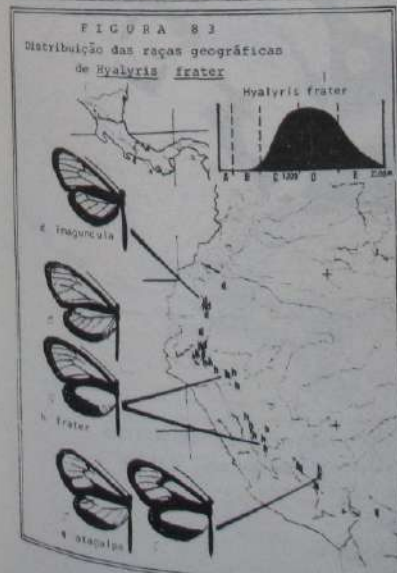
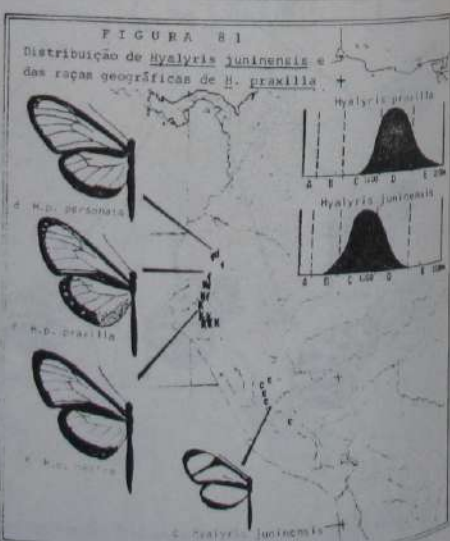
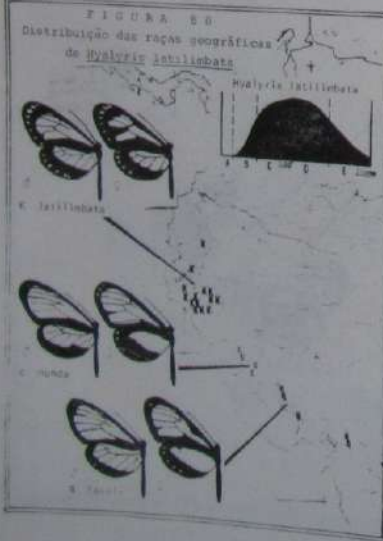
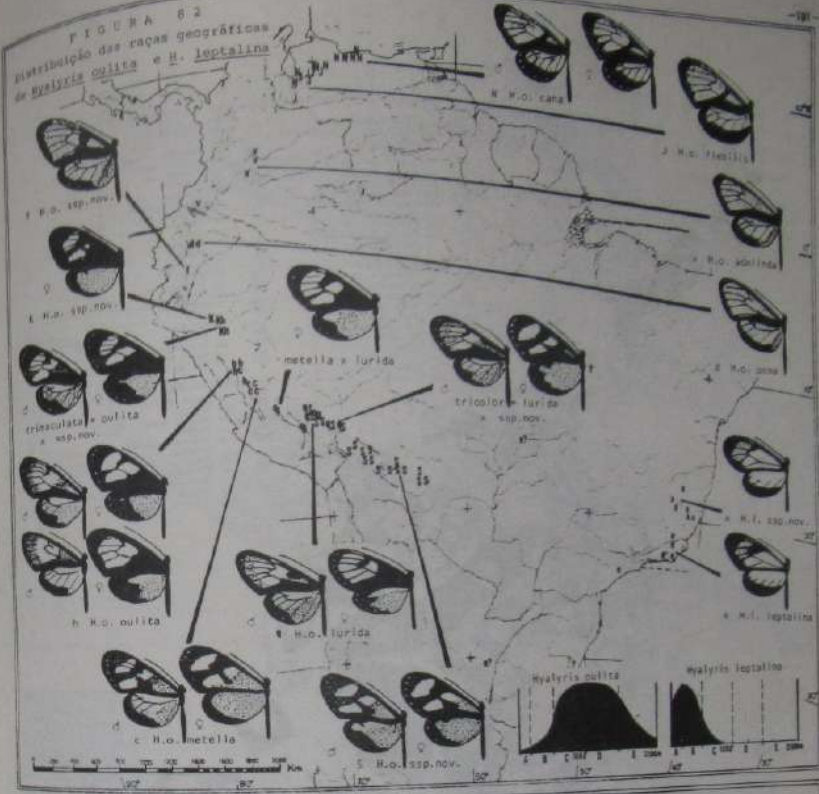
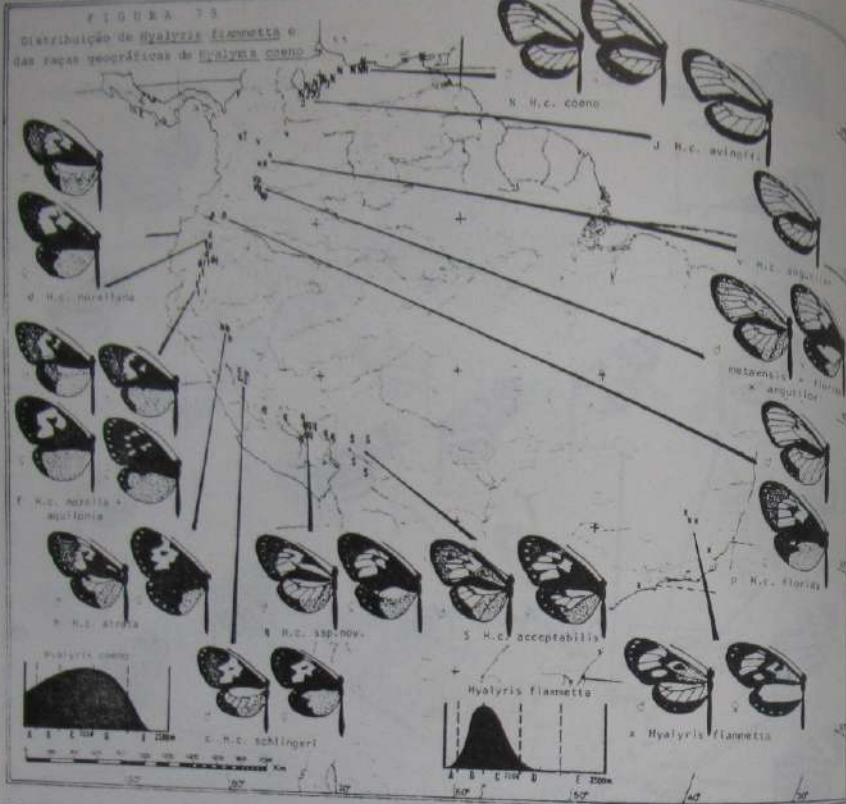
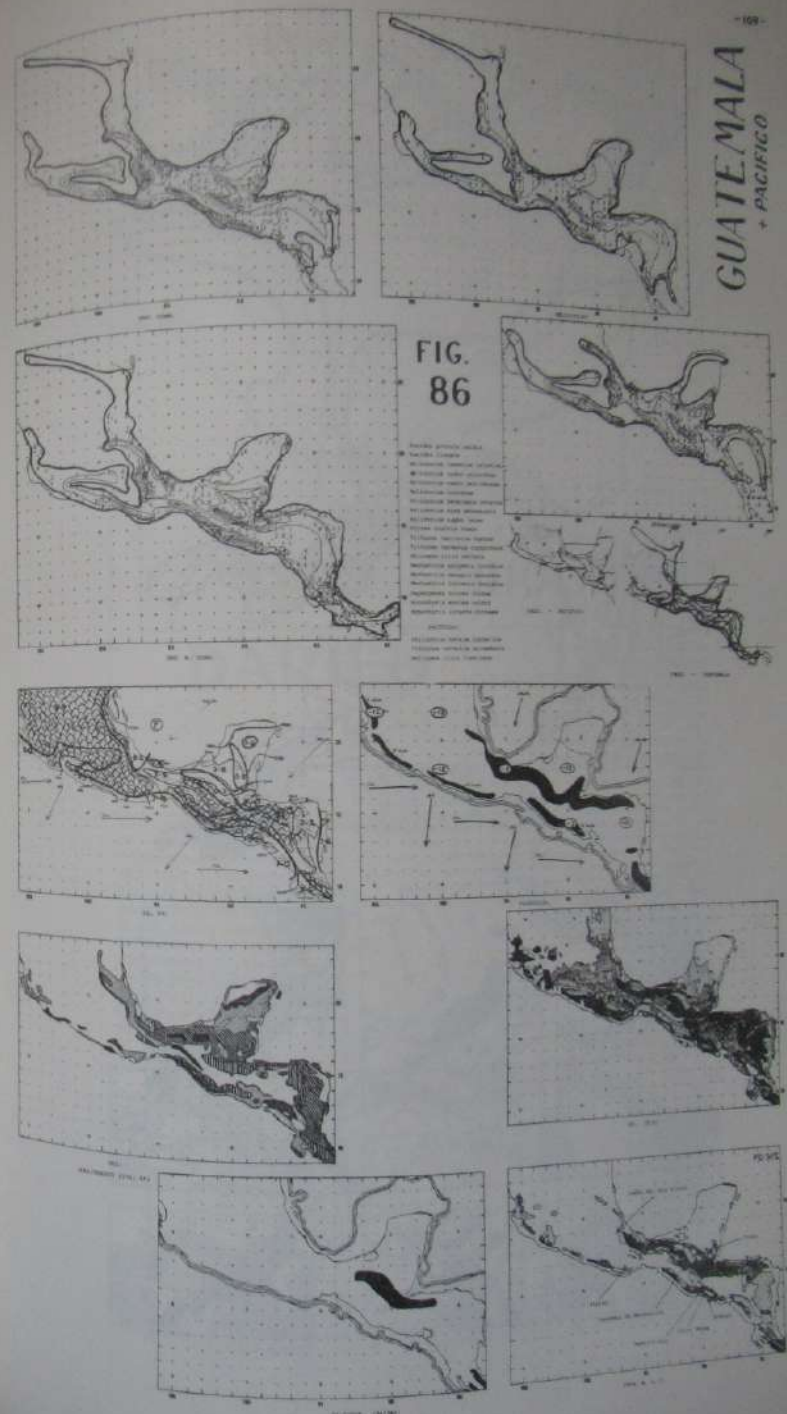


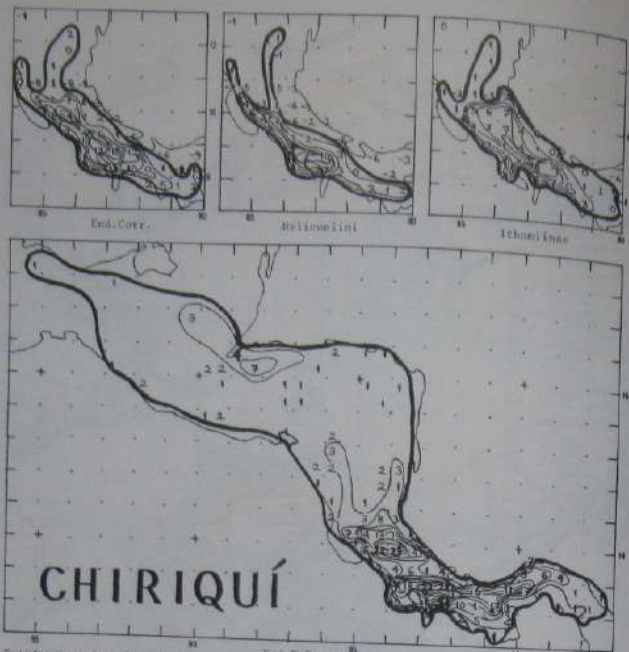
FIGURA 85



Centros de evolución...

Centros qualitativos de endemismo para lepidópteros aposemáticos da floresta neotropical, primeira aproximação (de Brown, 1977b)





CHIRIQUÍ

- Eucides procula vulgiformis*
- Eucides lybia lybiaoides*
- Heliconius ismenius clarescens*
- Heliconius hecale zuleika*
- Heliconius pachimut*
- Heliconius melponene rosina*
- Heliconius erato ca. petiverana*
- Heliconius clysonymus montanus*
- Heliconius hecalesia formosus*
- Heliconius newtoni*
- Heliconius sara theodela*
- Eutresis dilucida*
- Olyras insignis insularis*
- Olyras crathis stauingeri*
- Eutresis hyperia theopis*
- Tishorea tarraquina pinthias*
- Tishorea harmonia helicon*
- Melinaea liliis scylla*

FIG. 87



- Mechanitis polyenia isthmia*
- Mechanitis menapis ca. saturata*
- Napeogenes peridia hemicticta*
- Napeogenes cranto padoretus*
- Napeogenes tolosa amara*
- Hypothyris euclea ssp. nov.*
- Hypothyris lycaste callispila*
- Hyaliris excelsa decunana*

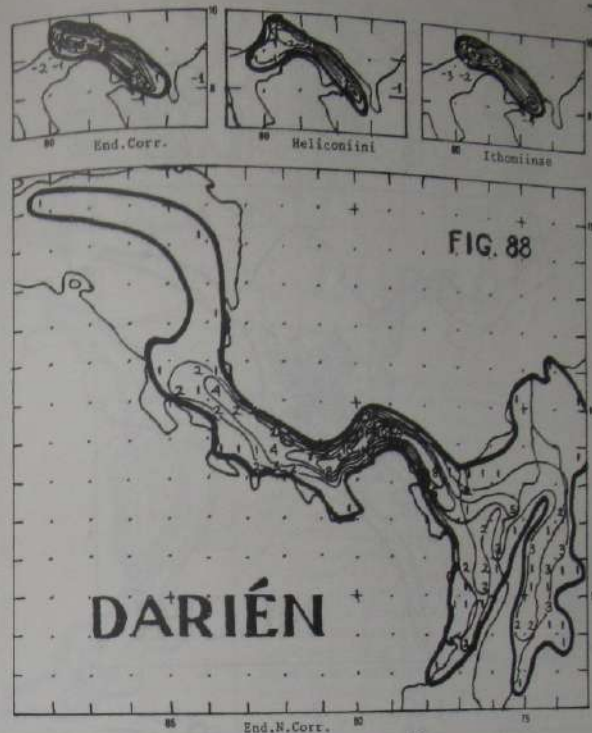
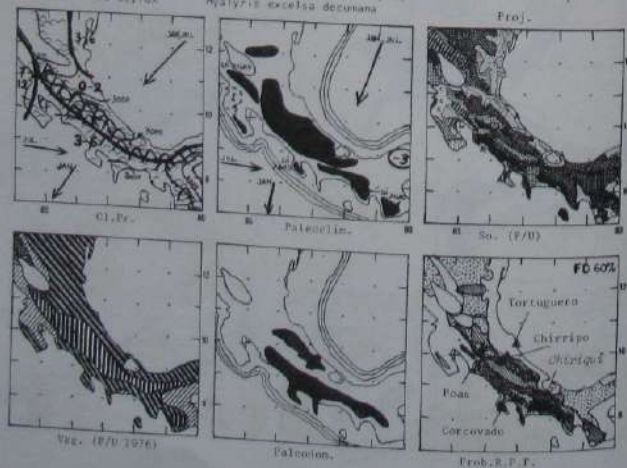
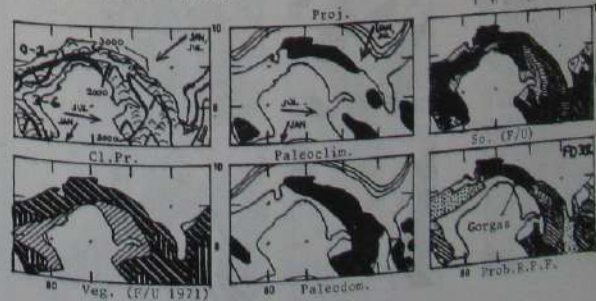


FIG. 88

DARIÉN

- Heliconius ismenius bouletii/fasciatus*
- Heliconius ethilla claudia*
- Heliconius cydno chioneus*
- Melinaea liliis parallelis*
- Mechanitis menapis dariensis*
- Mechanitis lysimnia macrinus*
- Scada zibia xanthina*
- Napeogenes peridia hemimelaena*
- Napeogenes cranto reali*
- Napeogenes tolosa ssp. nov.*
- Hypothyris euclea leucania*
- Hypothyris lycaste lycaste*
- Hyaliris excelsa ssp. nov.*



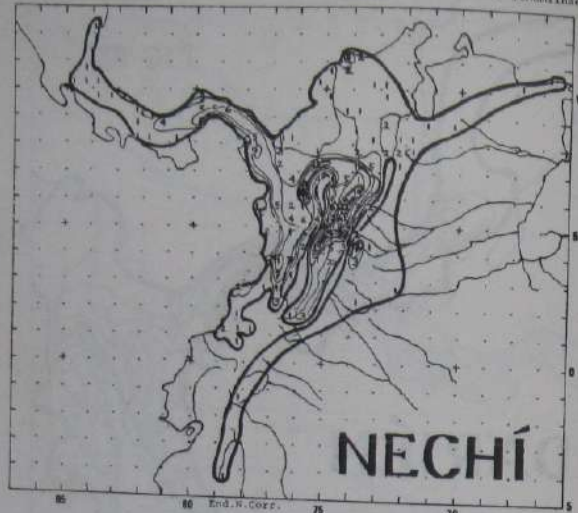
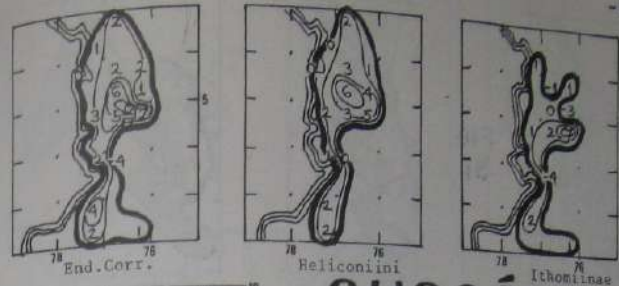
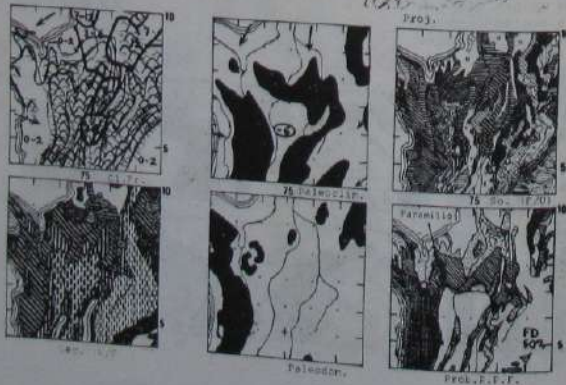


FIG. 89

Eucides procula eolas
Eucides amylii amylii
Eucides lydia elymia
Eucides lates xenophanes
Heliconius hecuba hecuba
Heliconius sanchonias melate
Heliconius ismahel ismahel
Heliconius hecale melicerta
Heliconius cydno cydno
Heliconius melione ssp. nov.
Heliconius erato demochon
Heliconius antiochus ssp. nov.
Heliconius sapho sapho
Olyras insularis areolaris
Olyras crathis sp. crathis
Cupressis hyperia antioquiensis
Tithorea harmonia furia

Etazona Humboldt bogliandii
Melinæa lilis novartis
Melinæa lupatica idae
Stada zilia zilia
Napeogenes peridia peridia
Napeogenes cranto cranto
Napeogenes stella stella
Napeogenes tolosa larina
Hypothyris euclea antioquiara
Hyaliris axella excelsa

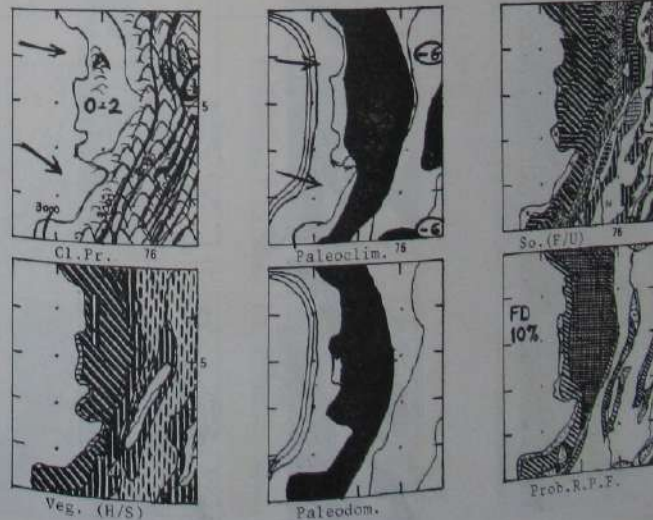


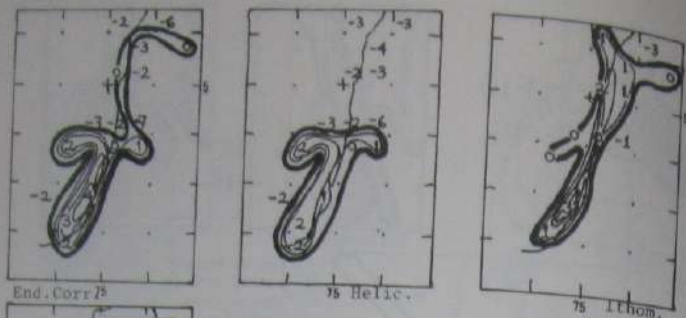
CHOCÓ



FIG. 90

Neruda godmani
Heliconius ismenius occidentalis
Heliconius hecale holcophorus
Heliconius cydno zelinde
Heliconius melpomene vulcanus
Heliconius erato venus
Heliconius hecalesia ernestus
Heliconius sapho chocoensis
Heliconius eleuchia eleusinus
Tithorea tarracina ssp. nov.
Tithorea harmonia ssp. nov.
Melinæa lilis dodona
Mechanitis polymnia werneri
Mechanitis menapis ssp. nov.
Napeogenes peridia hoppi
Napeogenes stella opacella
Napeogenes tolosa diaphanosa
Hypothyris euclea caldasensis
Hypothyris lycaste linosa





- Heliconius hecuba tolima*
- Heliconius cydno hermogenes*
- Heliconius hecalesia hecalesia*
- Heliconius melpomene euryas*
- Heliconius erato guarica*
- Tithorea tarricina hecalesina*
- Elizunia humboldt humboldt*
- Mechanitis menapis menapis*
- Napeogenes pherantes elva*
- Hypothyris ninonia granadensis*
- Hypothyris lycaste mergelena*

FIG. 93

MAGDALENA

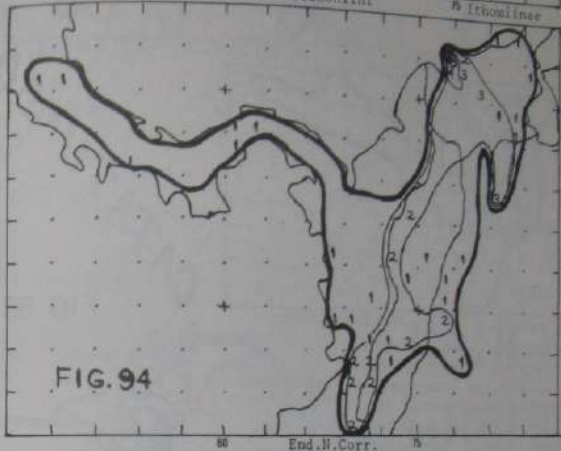
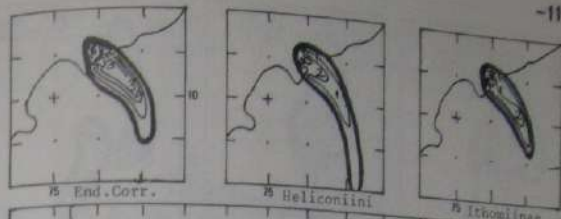
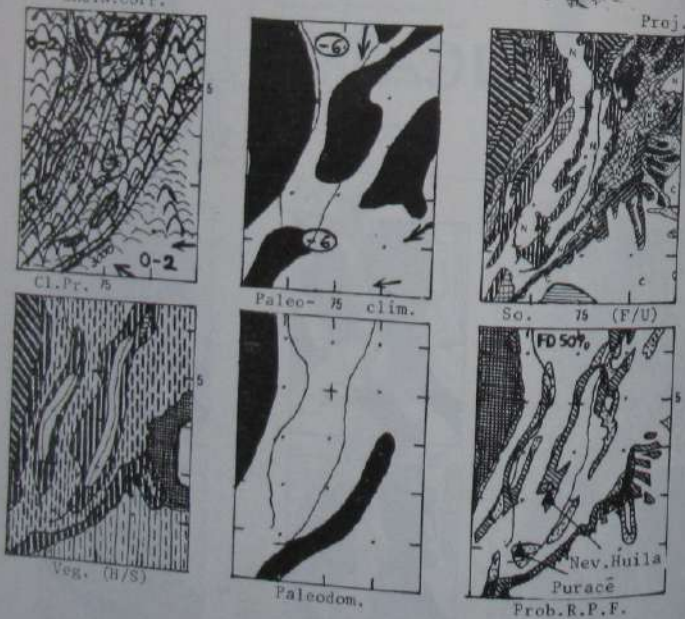
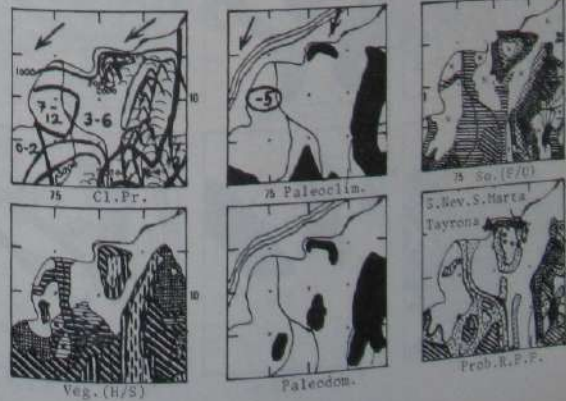
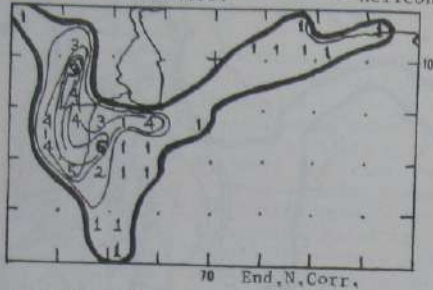
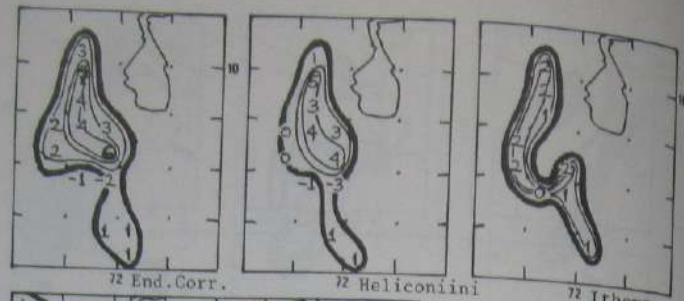


FIG. 94

- Euclides procula umbratilis*
- Heliconius cydno cydnides*
- Heliconius eleuchia eleuchia*
- Melinæa lilis ezra*
- Sais rosalia mosella*
- Napeogenes stella* ssp. nov.

SANTA MARTA

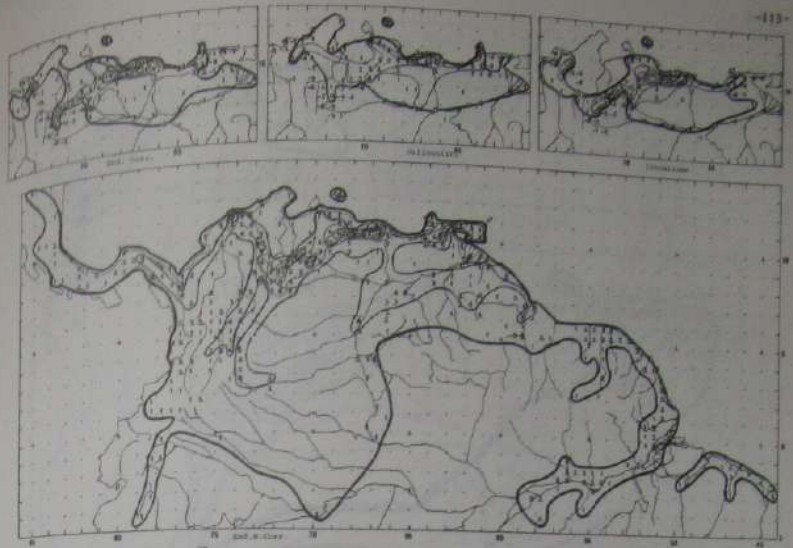
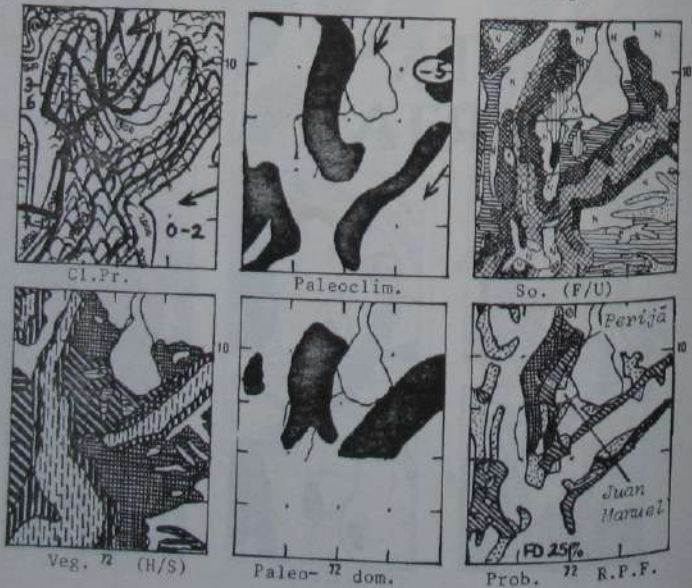




CATATUMBO

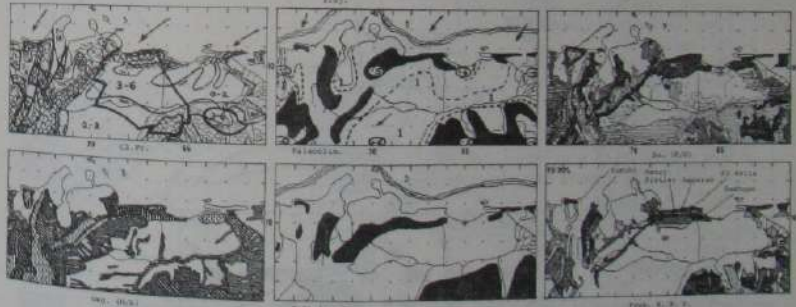
FIG. 95

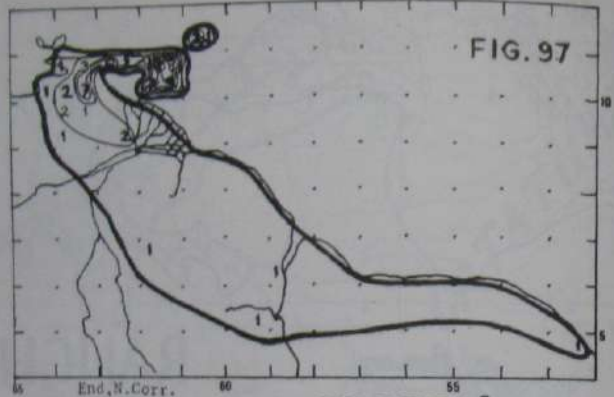
- Eueides lybia* ssp. nov.
- Eueides tales franciscus*
- Heliconius ismenius tilletti*
- Heliconius hecale annetta*
- Heliconius cydno cordula* ssp. nov.
- Heliconius hecalesia* ssp. nov.
- Heliconius congener ocannensis*
- Titheora tarricina franciscus*
- Melinaea lilis lateapicalis*
- Sais rosalia* ssp. nov.
- Napeogenes stella* ssp. nov.
- Hyaliris excelsa robertus*



RANCHO GRANDE

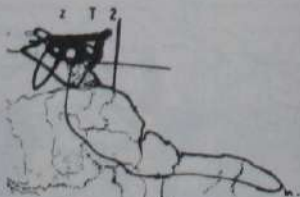
FIG. 96



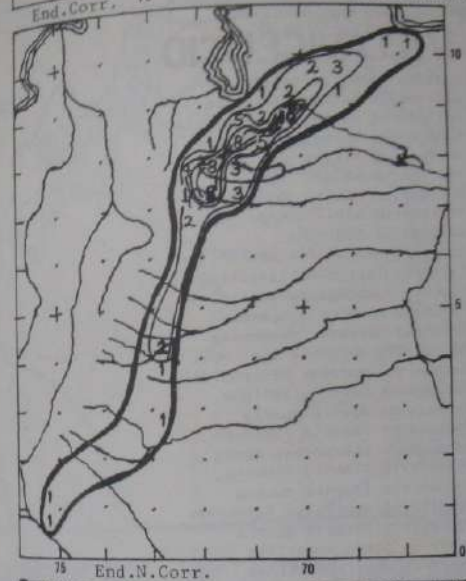
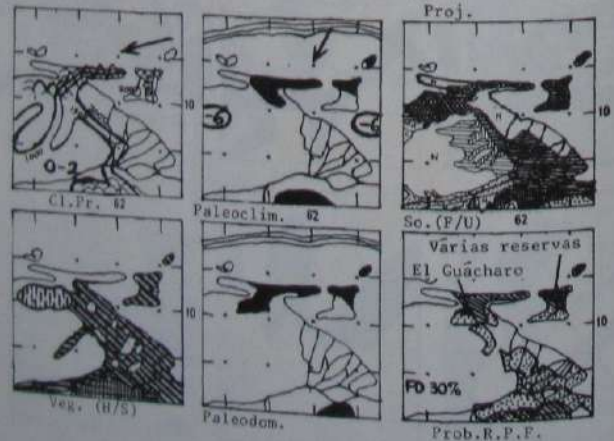


- Heliconius wallacei kayei
- Heliconius numata holzingeri
- Heliconius hecale barcanti
- Heliconius ethilla ethilla
- Heliconius melpomene flagrans
- Heliconius erato adana
- Olyras crathis ssp. nov.
- Tithorea harmonia megara
- Melinaea liliis sola
- Melinaea ludovica aurantia
- Mechanitis polymnia kayei
- Mechanitis lysimnia solaris

**SUCRE/
TRINIDAD
+ TOBAGO**



- Heliconius erato ssp. nov.
- Heliconius melpomene ssp. nov.



- Eueides lybia ssp. nov.
- Eueides tales pseudeanes
- Heliconius xanthocles fassli
- Heliconius numata peeblesi
- Heliconius hecale rosalesi
- Heliconius cydno barinasensis
- Heliconius antiochus aranes
- Melinaea ethra zamora
- Mechanitis polymnia ssp. nov.
- Hypothyris fluonia ssp. nov.
- Hyaliris coeno avinoffi
- Hyaliris oulita flebilis

APURE





FIG. 103



- Eueides lampeto amoena*
- Heliconius hecuba choarina*
- Heliconius hierax hierax*
- Heliconius timareta timareta*
- Heliconius melpomene plesseni*
- Heliconius erato notabilis*
- Heliconius congener congener*
- Heliconius telesiphe sotericus*
- Roswellia acrisione acrisione*
- Patricia oligyrta oligyrta*

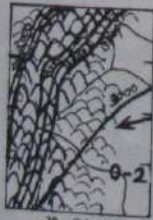
- Patricia deryllidas hazelea*
- Olyras crathis montagui*
- Eutresis hyperaia banosana*
- Elzunia humboldt albomaculata*
- Melinaea mnasia abitagua*
- Melinaea maenius simulator*
- Scada reckia ethica*
- Napeogenes apulia sulphureophila*
- Napeogenes omissa ssp. nov.*
- Napeogenes glycera glycera*
- Hypothyris euclea napona*
- Hyaliris coeno norellana*
- Hyaliris praxilla personata*
- Hyaliris oulita ocna*
- Hyaliris frater imaguncula*
- Hyaliris antea*



Proj.-Baeza

BAEZA
Heliconius hecuba flava

ABITAGUA



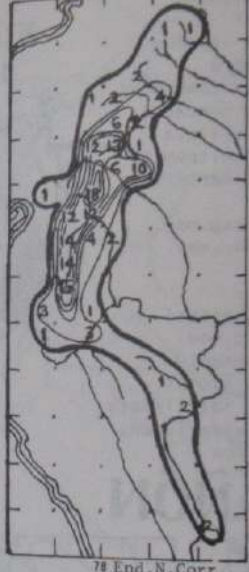
78 Cl.Pr.
Veg. (H/S)



78 Paleoclim.
Paleodom.



78 So. (F/U)
Cayambá-Cooca
Sangay
Prob.R.P.F.



- Eueides lampeto pallida*
- Neruda aeode ssp. nov.*
- Heliconius hecuba cacica*
- Heliconius numata lenaeus*
- Heliconius timareta ssp. nov.*
- Heliconius melpomene ecuadorensis*
- Heliconius erato etylus*
- Heliconius telesiphe ssp. nov.*
- Tithorea tarricina bonita*
- Tithorea harmonia napona*
- Elzunia humboldt cassandrina*
- Melinaea menophilus zaneke*
- Mechanitis mazaes ssp. nov.*
- Scada zibia quotidiana*
- Napeogenes peridia lamia*
- Napeogenes harbona harbona*
- Napeogenes achaea achaea*
- Napeogenes apulia lycora*
- Napeogenes glycera nauseica*
- Hypothyris mansuetus amica*
- Hypothyris semifulva semifulva*
- Hypothyris mamerus pyrippe*
- Hyaliris coeno norella/aquilonia*
- Hyaliris praxilla praxilla*
- Hyaliris oulita ssp. nov.*

SUCÚA
FIG. 104



Proj.



78 Cl.Pr.
Veg. (H/S)



78 Paleoclim.
Paleodom.



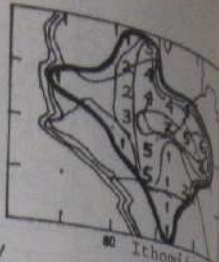
78 So. (F/U)
Sangay
Prob.R.P.F.



80 End. Corr.



80 Heliconiini



80 Ithomiinae



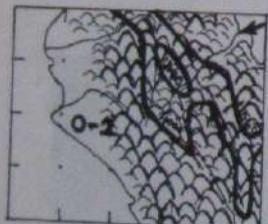
80 End. N. Corr.

- Heliconius numata talboti/ignotus/pratti*
- Heliconius melpomene* ssp. nov.
- Heliconius erato himera*
- Heliconius clysonymus tabaconas*
- Heliconius telesiphe cretacea*
- Roswellia acrisione vitrala*
- Patricia oligyrtis hewltsonii*
- Tithorea harmonia gilberti*
- Elzunia pavonii*
- Mechanitis polymnia* ssp. nov.
- Mechanitis mazaeus* ssp. nov.
- Scada kusa*
- Scada reckia* ssp. nov.
- Napeogenes harbona forsteri*
- Napeogenes omissa* ssp. nov.
- Napeogenes glycera eunomia*
- Hypothyris mansuetus klotsi*
- Hyaliris latilimbata latilimbata*
- Hyaliris praxilla mestra/lugens*
- Hyaliris oulita* ssp. nov.

FIG. 105



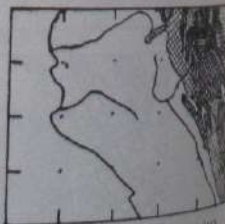
MARAÑÓN



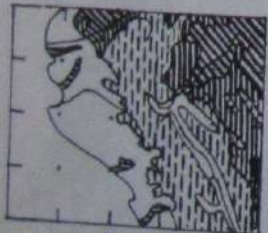
80 Cl. Pr.



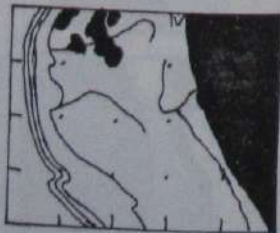
80 Paleoclim.



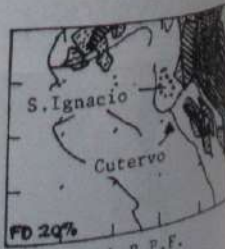
80 So. (F/D)



Veg. (H/S)



Paleodom.



Prob. R. P. F.

HUALLAGA

FIG. 106



End. Corr.



Heliconiini



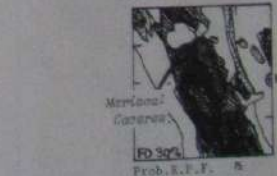
Ithomiinae



End. N. Corr.

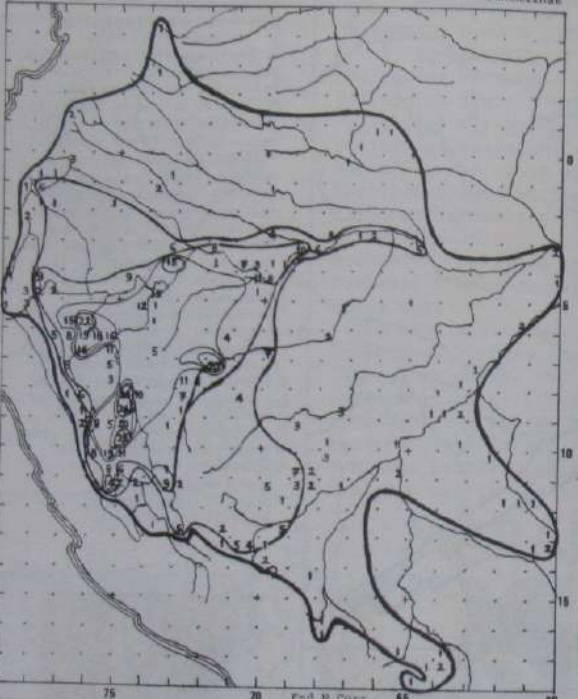
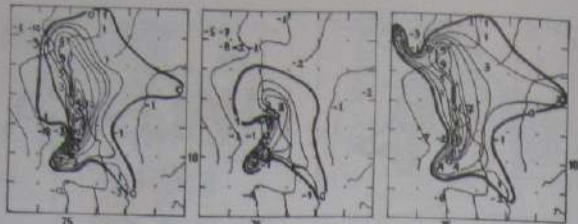


Prob. K. P. F.

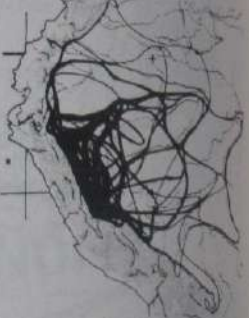


Prob. K. P. F.

- Eueides kanes aides*
- Heliconius numata staudingeri/tarapotensis*
- Heliconius pardalinus sargestes*
- Heliconius hecale versicolor*
- Heliconius ethilla aerotome*
- Heliconius melpomene anaryllis*
- Heliconius erato favorinus*
- Patricia derycillidas* ssp. nov.
- Tithorea harmonia martina*
- Melinaea ethro tarapotensis*
- Melinaea ludovica manuelito*
- Melinaea naenalis flavosignata*
- Melinaea menophilus* ssp. nov.
- Mechanitis polymnia proceriformis*
- Scada reckia lamida*
- Napeogenes harbona* ssp. nov.
- Napeogenes stella incas*
- Napeogenes apulia palnasensis*
- Napeogenes glycera anteella*
- Napeogenes inachia juanjueniensis*
- Napeogenes sylphis rindgel*
- Rhodussa cantabrica schunkeae*
- Hypothyris fluonia uchiza*
- Hypothyris moeblii* ssp. nov.
- Hypothyris senifolia pallisteri*
- Hypothyris mamecus* ssp. nov.
- Hypothyris euclea* ssp. nov.
- Hyaliris coeno atrata*
- Hyaliris oulita oulita*
- Hyaliris frater frater*



- Eurides talis althali
- Neruda amede cupiguanu
- Heliconius vanthracus merrill
- Heliconius numata erucilla
- Florida (Ithomiini)
- Heliconius pardalinus colorata
- Ithomiini
- Heliconius ecilla ekabor
- Heliconius elictus eximius-olindus
- Heliconius erato erato
- Heliconius demeter demeter
- Tithorea harmonia melita
- Melinaea emrg cydus
- Melinaea menius hippoc
- Melinaea menius lutei
- Melinaea menius phaciana
- Sais rosalia stialis
- Forbestra olivencia olivencia
- Mechanitis polynia sa. boliviana
- Mechanitis azeeze azeeze
- Scada packia junia
- Napeogenes achaea ssp. nov.
- Napeogenes stella dusasa
- Napeogenes pharantus croceus
- Hypothyris inedia phara
- Hypothyris alionia latipennis
- Hypothyris florentia pardalina
- Hypothyris medialis unilobata
- Hypothyris semiflava unilobata
- Hypothyris tapireuri ssp. nov.
- Hypothyris thea ssp. nov.
- Hypothyris euclea schlingerii
- Hypothyris anastasia anastasia



UCAYALI



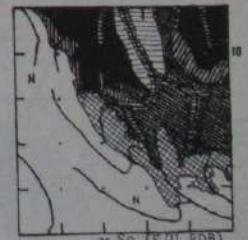
FIG. 107



- Heliconius pardalinus colorata
- Heliconius hecale shanki
- Heliconius melponene xenoclea
- Heliconius erato microclea
- Tithorea tarricina tagama
- Tithorea harmonia melita
- Melinaea menias comma
- Melinaea menius ssp. nov.
- Melinaea menophilus ssp. nov.
- Forbestra olivencia ssp. nov.
- Mechanitis polynia eurydice
- Mechanitis lysimnia ocona
- Napeogenes harbora domiduca
- Napeogenes cyrianassa ssp. nov.
- Napeogenes tolosa otaxes
- Napeogenes apulia woytkowskii
- Napeogenes omissa omissa
- Napeogenes glycera ellariformis
- Napeogenes sylphis thira
- Hypothyris mansuetus mansuetus
- Hypothyris meterus deamae
- Hypothyris euclea peruviana
- Hyaliris coeno schlingerii
- Hyaliris latilimbata munda
- Hyaliris juninensis
- Hyaliris oulita metella

FIG. 108

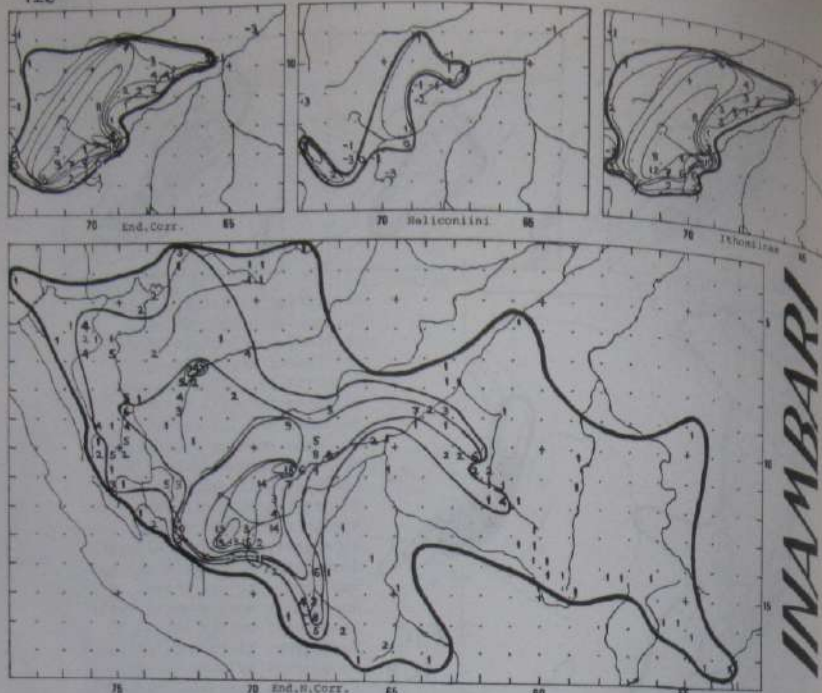
CHANCHAMAYO



Veg. (H/S, RDB)

Paleodom.

Prob. R.P.F.



- ALT
BAYO
- Eulites waini* glatz
 - Melconius melpomene euryades*
 - Melconius waco amphitrite*
 - Patricia oligyris nebulosa*
 - Nasopogon glytera olyrina*
 - Hypothyris metera* sp. nov.
 - Hypothyris como* sp. nov.
 - Hyaliris laetibanda* Fassl
 - Hyaliris collita* Jurda
 - Hyaliris frater* atagapa
 - Melconius unata* Lycaeus / *simonsi* Seraphion
 - Melconius pardalinos* usoph
 - Melconius heale* oligopus
 - Melconius ethilla* nebulosa
 - Tithorea harmonia* brunna
 - Melinna eitra* lamsi
 - Melinna mercurei* clara
 - Melinna merax* romanulo
 - Melinna menophilus* orectes
 - Forkestra olivencia* geneola
 - Mechanitis polyomia* angulifascia
 - Mechanitis malame* nigroapicalis
 - Mechanitis lylania* aegreza
 - Nasopogon toloza* deualfon
 - Scada rockie* ortygia
 - Rhodusa cantabrica* panina
 - Hypothyris ninonia* sp. nov.
 - Hypothyris flumina* seminigra
 - Hypothyris nuclea* caliana
 - Hypothyris lepreur* sp. nov.
 - Hypothyris thea* sp. nov.
 - Hypothyris semifula* virgillini
 - Hypothyris anastasia* aegreza

FIG. 109

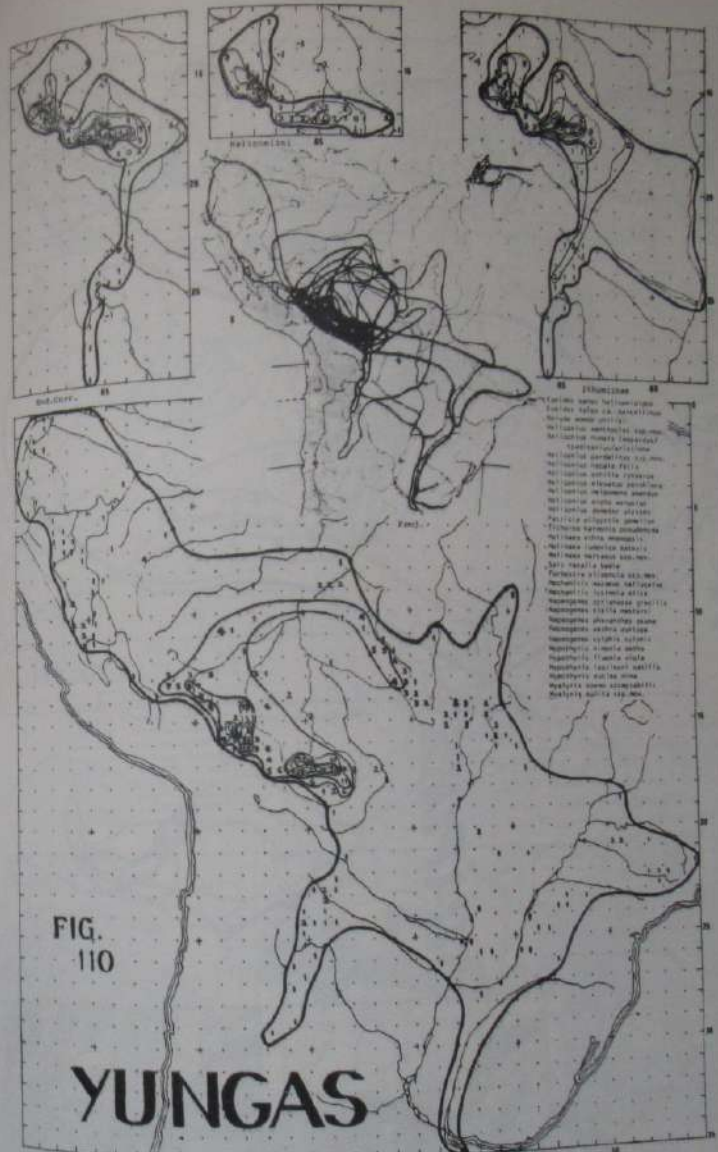
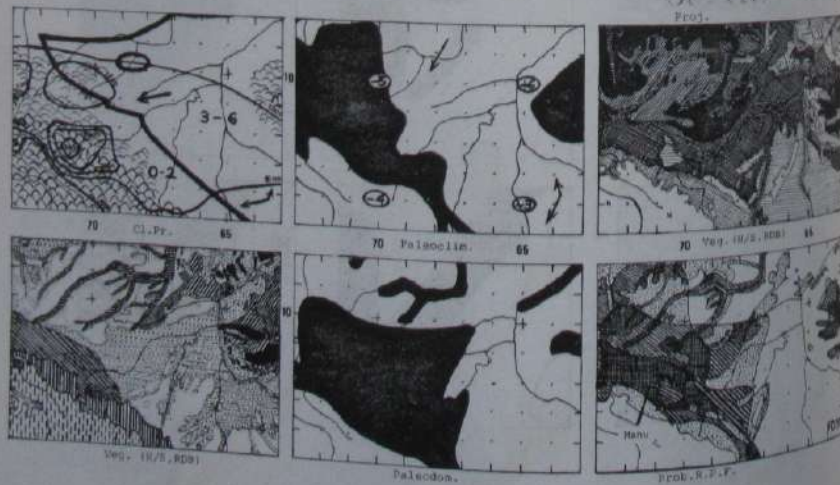
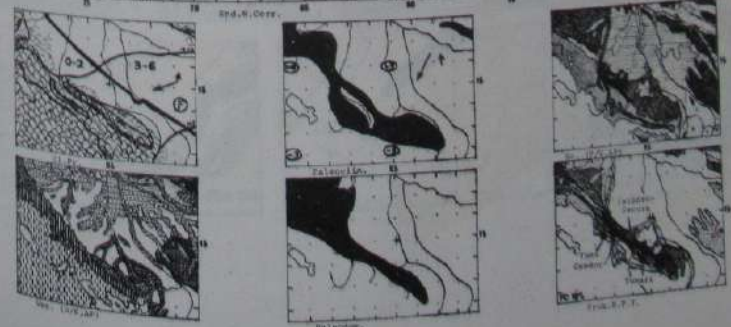
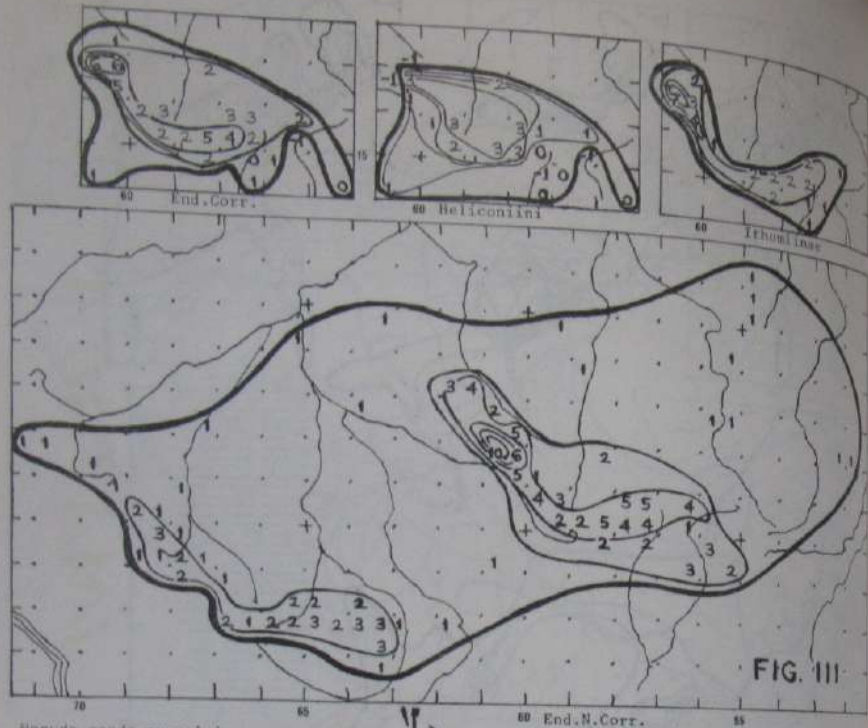


FIG. 110





- Neruda aoede eurycleia*
Heliconius xanthocles meridionalis
Heliconius numata mirus/co. geminatus
Heliconius ethilla chapadensis
Heliconius melpomene penelope
Melinara ethra ssp. nov.
Mechanitis nazaeus ssp. nov.
Napeogenes cyrianassa ssp. nov.
Napeogenes inachia ssp. nov.
Rhodusia cantabrica ssp. nov.
Hypothyris ninonia corneliae
Hypothyris namercus ssp. nov.
Hypothyris leprieuri ssp. nov.

GUAPORÉ

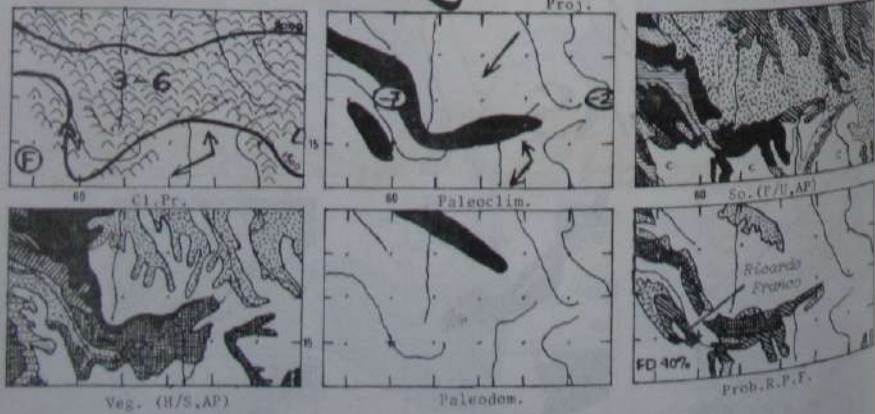
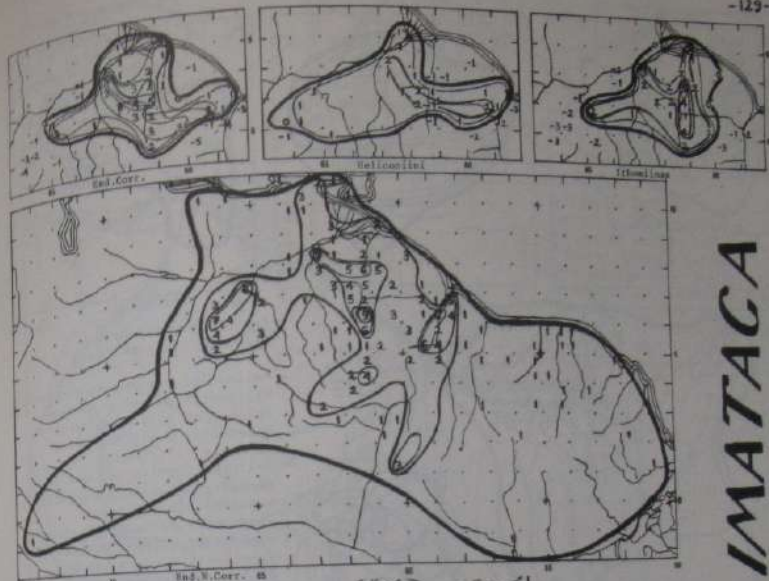


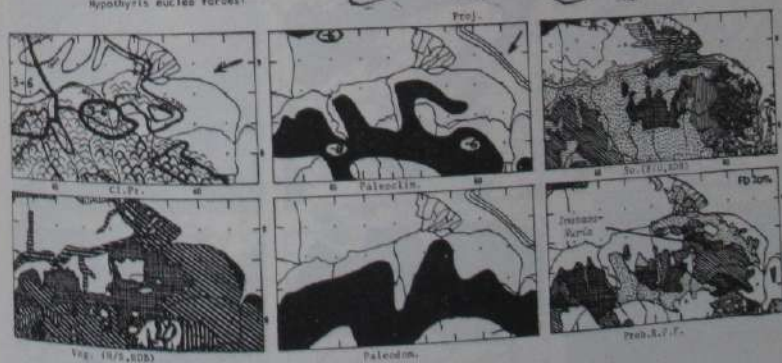
FIG. III



IMATACA

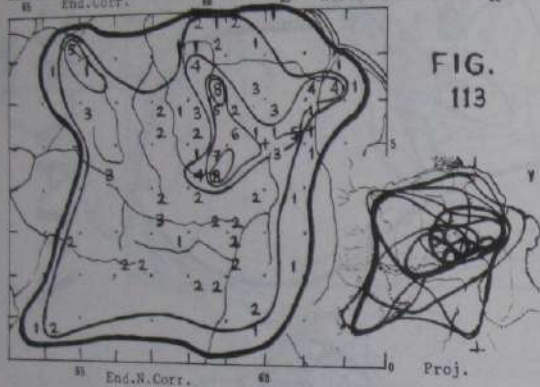
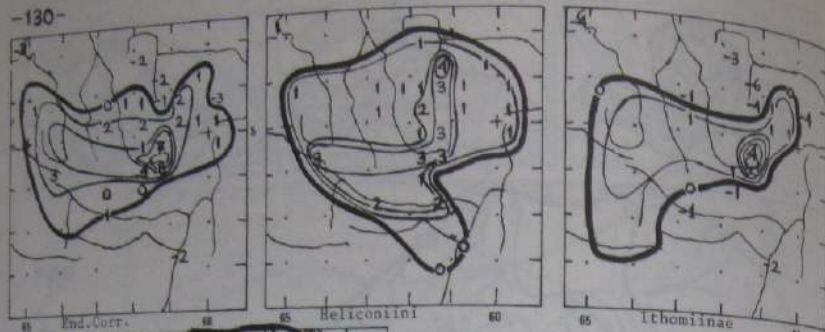
- Eulides lybia* ssp. nov.
Heliconius hecale cisareli/hecale
Heliconius antiochus salvinii
Tikhorea harmonia dorada
Melinara macaria lecta
Melinara ludovica crameri
Mechanitis polyenia bolivariensis
Mechanitis nazaeus bebei
Napeogenes cyrianassa adulta
Hypothyris ninonia mysotis
Hypothyris gemella gemella
Hypothyris connexa lena
Hypothyris nuclea forbesi

FIG. II2



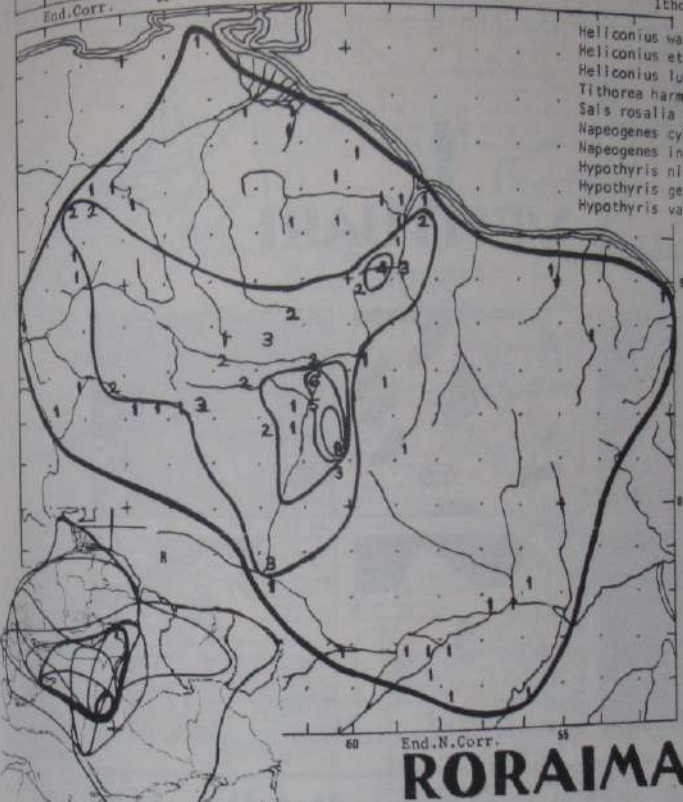
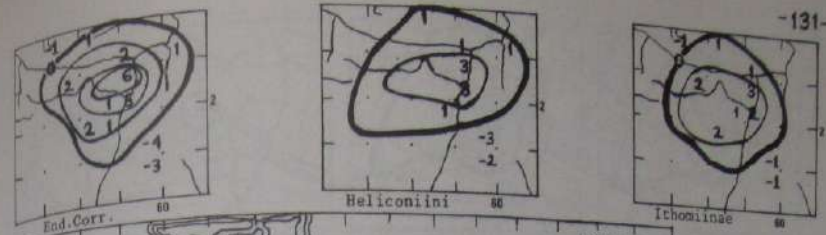
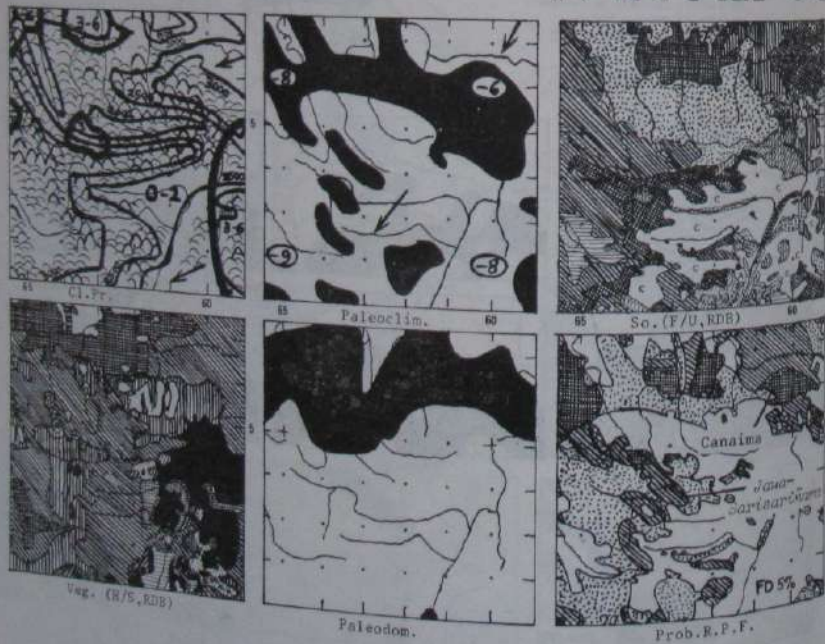
Veg. (H/S, AP)

Paleodow.



- Eulides procula browni*
Neruda aoede enmelina
- FIG. 113**
- Heliconius xanthocles cleoxanthe*
Heliconius elevatus roraima
Heliconius melpomene pyrforus
Heliconius erato magnifica
Melinaea lilis kayei
Melinaea mnasia ssp. nov.
Mechanitis lysimnia bipuncta
Scada reckia majuscula
Napeogenes cyrianassa catamelas
Napeogenes sylphis potaronus
Hypothyris ninonia ssp. nov.
Hypothyris connexa connexa
Hypothyris gemella ssp. nov.

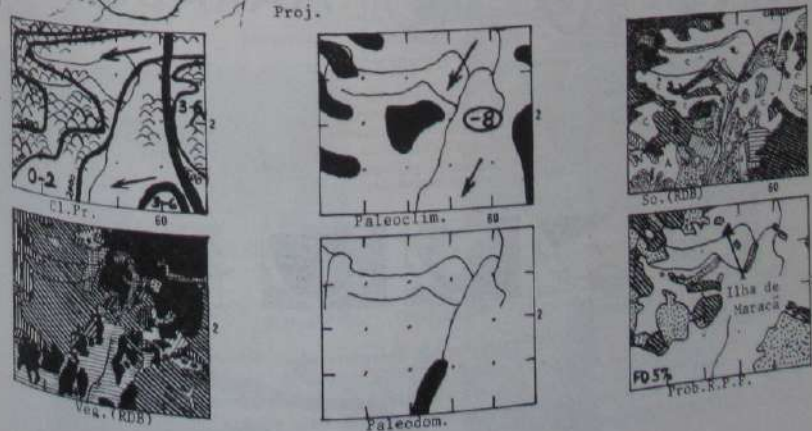
PANTEPEI

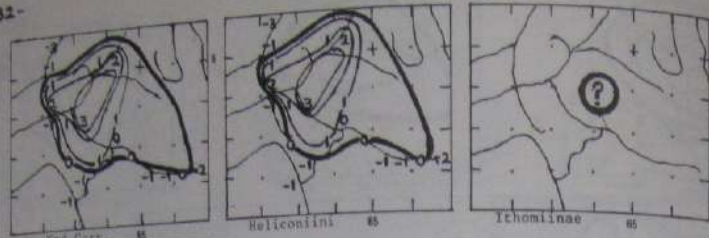


- Heliconius wallacii elsa*
Heliconius ethilla hyalina
Heliconius luciana luciana
Tithorea harmonia ssp. nov.
Sais rosalia camariensis
Napeogenes cyrianassa ssp. nov.
Napeogenes inachia moles
Hypothyris ninonia colophonia
Hypothyris gemella ssp. nov.
Hypothyris vallonina ssp. nov.

FIG. 114

RORAIMA

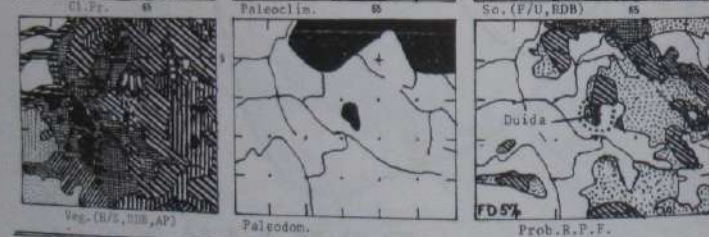
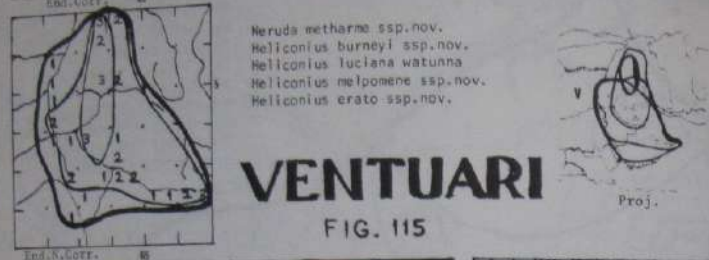




Neruda metharme ssp. nov.
Heliconius burneyi ssp. nov.
Heliconius luclana watunna
Heliconius melpomene ssp. nov.
Heliconius erato ssp. nov.

VENTUARI

FIG. 115



MARAJÓ

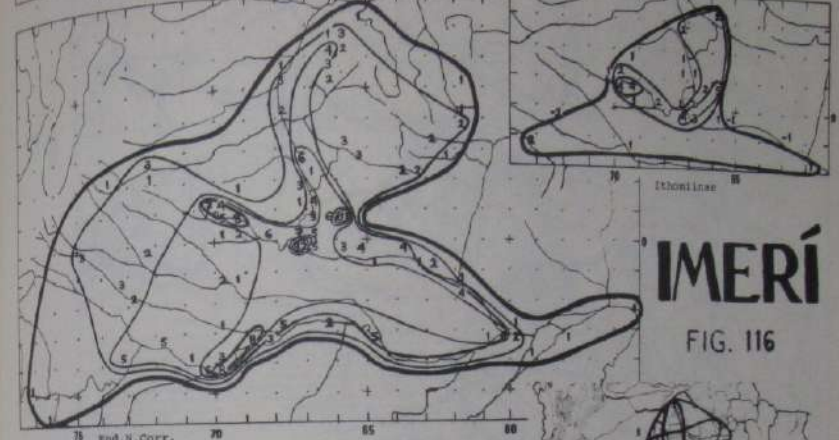
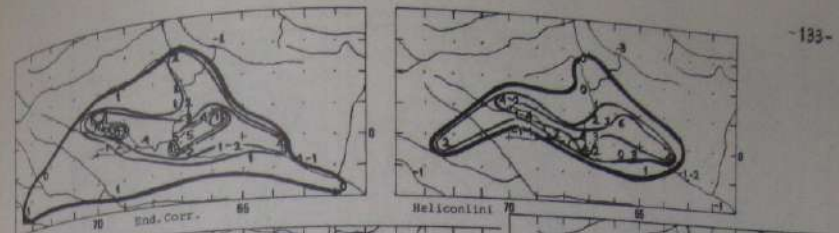
+ TAPARÁ

FIG. 120



Euclides tales ssp. nov.
Heliconius numata sourensis
Heliconius melpomene ssp. nov.
Heliconius erato estrella
Tithorea harmonia ssp. nov.
Napeogenes cyrianassa ssp. nov.

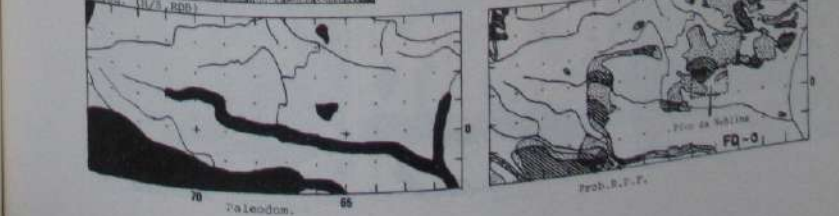
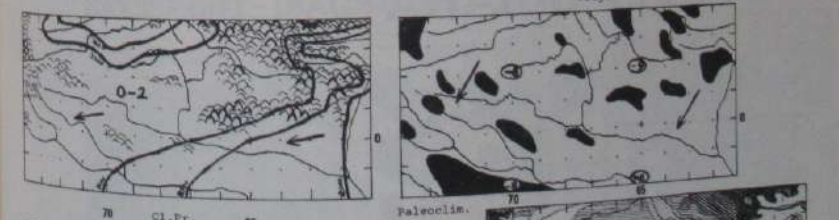
Observação: *Na* parte da Ilha de Marajó apresenta nível de correlação maior que o local Fig. 118, p. 136 - Belém). A Ilha toda devia ter ficado submersa durante o *Glac* máximo há 2.000 anos; assim, a fauna endêmica seria resultado de uma *colonização* mais recente que essa. FD5%



IMERÍ

FIG. 116

Euclides laepeto ssp. nov.
Euclides tales ssp. nov.
Euclides tales barcellinus
Neruda acade lucretia
Heliconius sarthodes simlatus
Heliconius ageria astenope
Heliconius hecale sulphureus
Heliconius ethilla ssp. nov.
Heliconius zhevostoi taracumani
Heliconius melpomene vicinus
Heliconius erato reductivacula
Heliconius deneber zikani
Eutrasia hyperia imeriensis
Tithorea harmonia sulphurata
Melinara amasias nabliana
Sais rosalia schatzli
Sais browni
Mechanitis polyomia spicnotata
Scania reckia ssp. nov.
Napeogenes cyrianassa tunantina
Hypothyris ninonia completomaculata
Hypothyris euclides interrupta
Hypothyris comaeae ssp. nov.



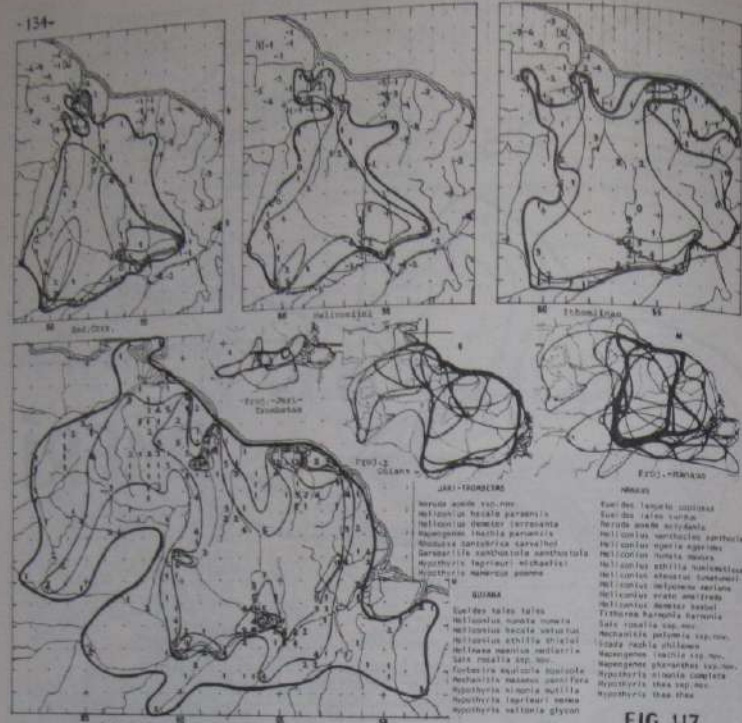
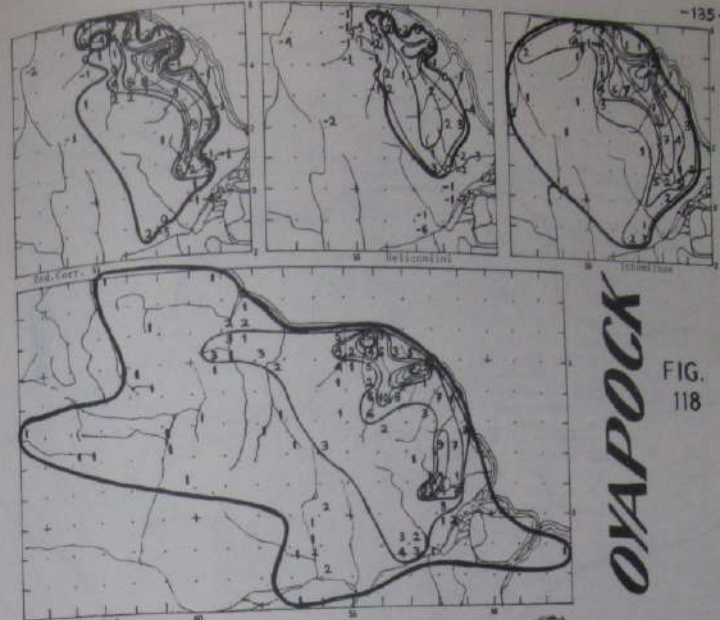
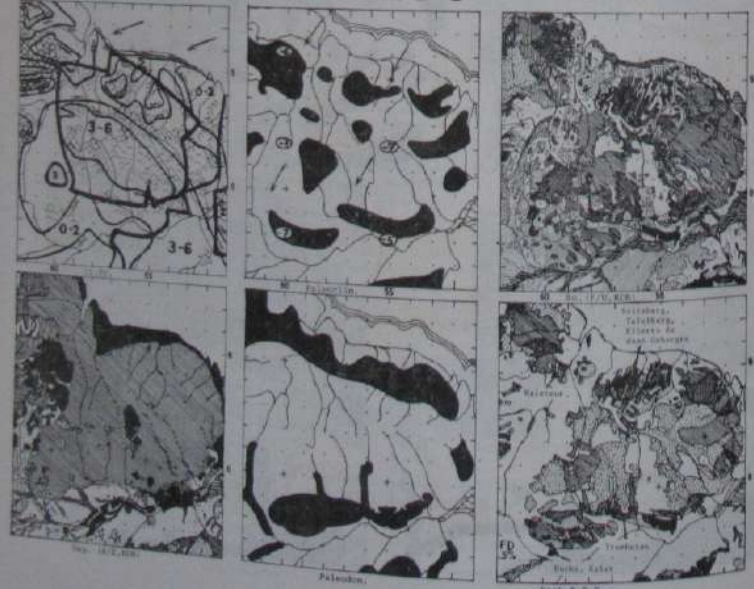


FIG. 117

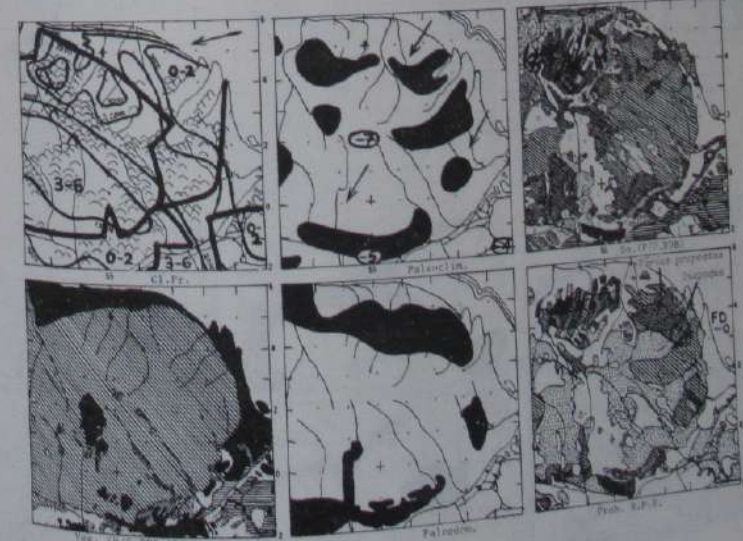
MANAUS/GUIANA + JARI - TROMBETAS

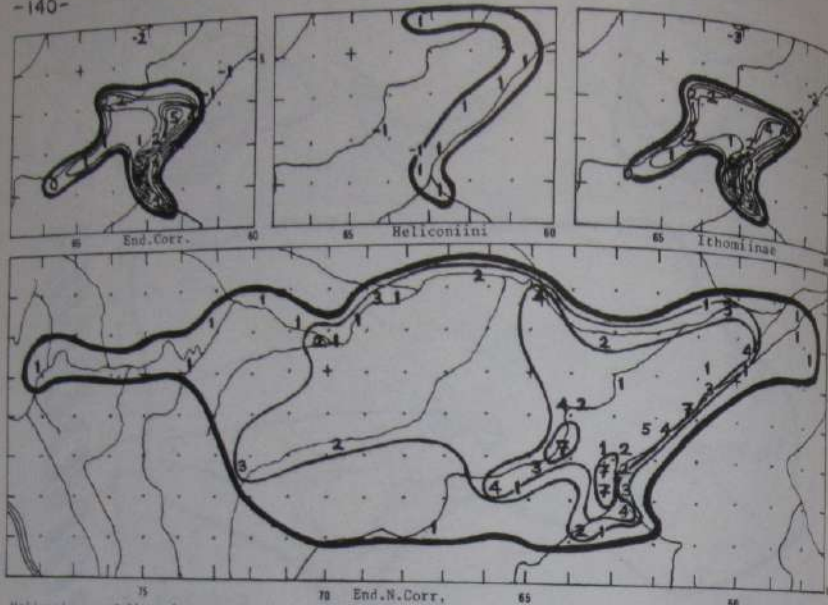


OYAPOCK

FIG. 118

- Eulides tales* ssp. nov.
- Eulides libitina* libitina
- Eulides lampeto* ssp. nov.
- Sarado soede soede*
- Heliconia xanthoches* vala
- Heliconia speria* speria
- Heliconia ethilla* cephalonia
- Heliconia elevatus* bari
- Heliconia melponene* thexiopelo
- Heliconia erato* erato
- Heliconia demeter* beebel
- Tithorea huronia* roppa
- Helinae masias* erastosthenes
- Sais rosalia* rosalia
- Forbesteria equicola* ssp. nov.
- Mechanitis polymia* polymia
- Mechanitis mozaeus* ssp. nov.
- Mechanitis lysiania* limasa
- Napeogenes cyclanassa* ssp. nov.
- Napeogenes trachia* ssp. nov.
- Napeogenes styphis* ssp. nov.
- Sarsauritis aanthostola* ssp. nov.
- Hypothyris ninonia* latefossata
- Hypothyris fluonia* hygia
- Hypothyris leprieuri* leprieuri
- Hypothyris daphnis* ssp. nov.





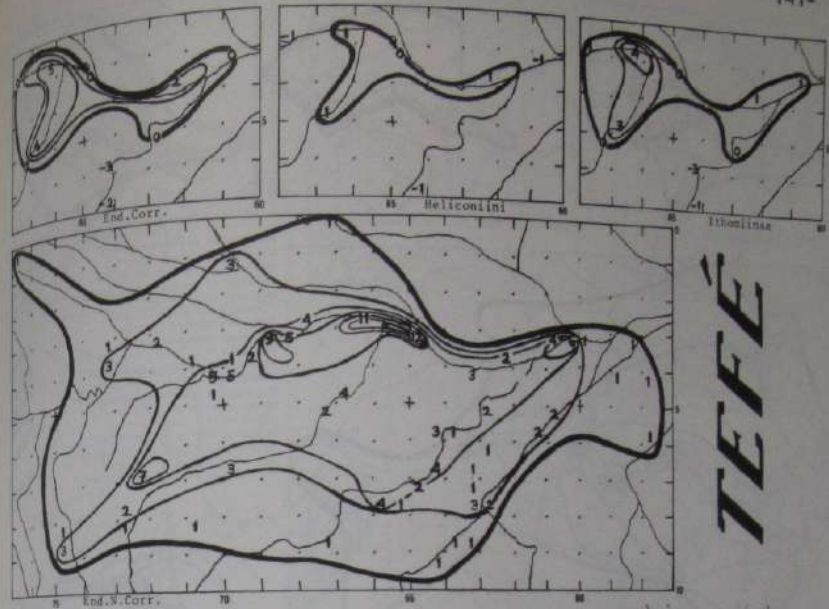
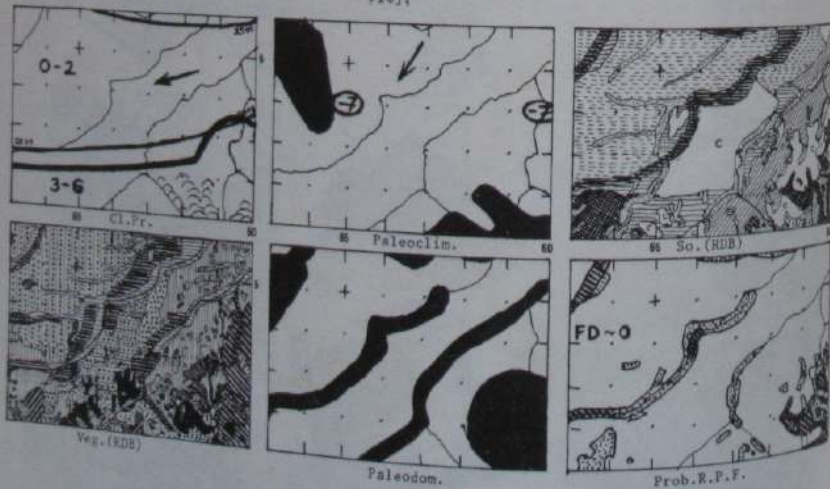
Heliconius pardalinus lucescens
Melinaea ethra flavomaculata
Forbesia olivencia truncata
Mechanitis mazonis elevata
Napeogenes inachia ssp. nov.
Napeogenes pheranthus astarte
Hypothyris ninonia ssp. nov.
Hypothyris fluonia flavivora
Hypothyris daphnis ssp. nov.
Hypothyris anastasia castanea



MADEIRA

FIG. 123

Proj.



Eurides lampeto lampeto
Heliconius nunata nubifer
Heliconius pardalinus pardalinus
Heliconius hecale ennius
Tiphosa harmonia egaensis
Melinaea ethra maelus
Melinaea neenius maenius
Melinaea marsaeus marsaeus

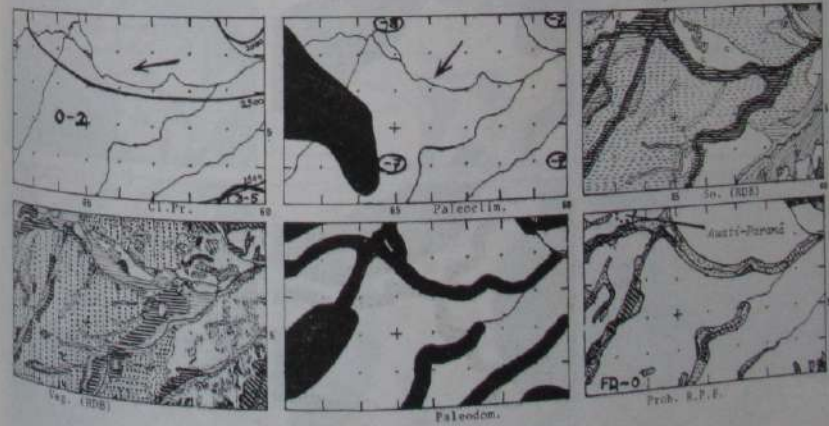
Sais rosalia klagesi
Mechanitis mazonis egaensis
Napeogenes pheranthus pheranthus
Napeogenes sylphis ercilla
Hypothyris ninonia ssp. nov.
Hypothyris fluonia fluonia
Hypothyris anastasia anastasia

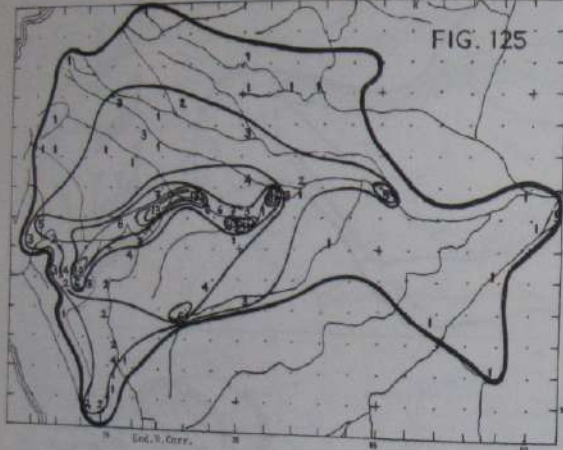
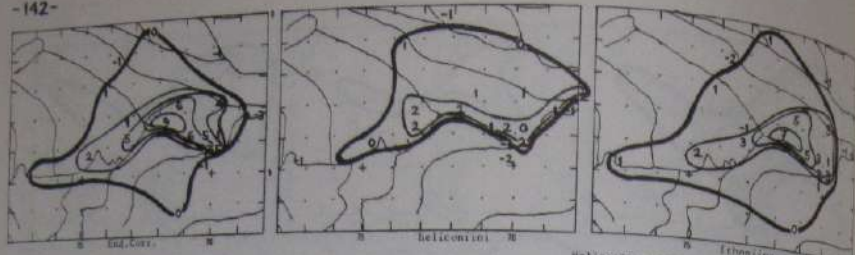


TEFÉ

FIG. 124

Proj.





- Heliconius astraea* astraea
Heliconius numata aurea
Heliconius pardalinus butleri
Heliconius hecate hurboldti/alexander
Heliconius ethilla adela
Tithorea harmonia ssp. nov.
Helinaea anaxias lucifer
Helinaea marsaeus viljayi
Hechanitis polyenia ssp. nov.
Hechanitis mazaeus lucifera
Napeogenes achaea curvilinea
Napeogenes stella anitae
Napeogenes aethra iquitensis
Napeogenes sylphis corena
Hypothesis rivonia apollinis
Hypothesis fulgiva fulvifascia
Hypothesis anastasia porsema

LORETO

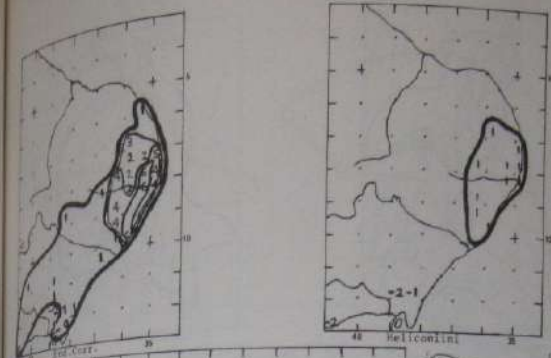
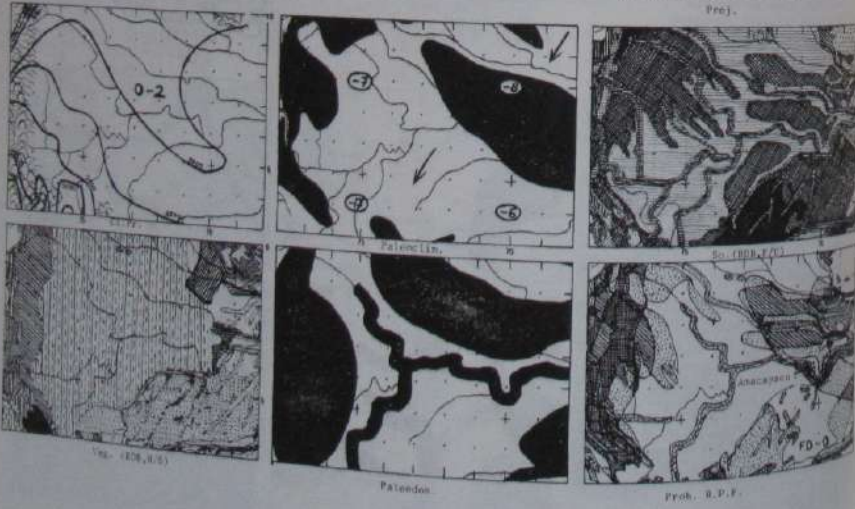
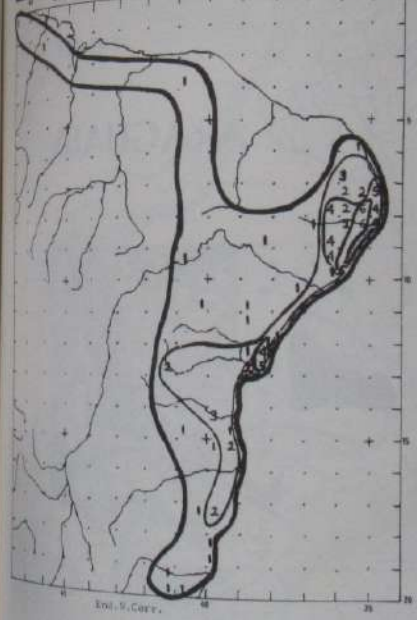
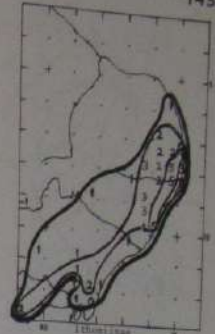
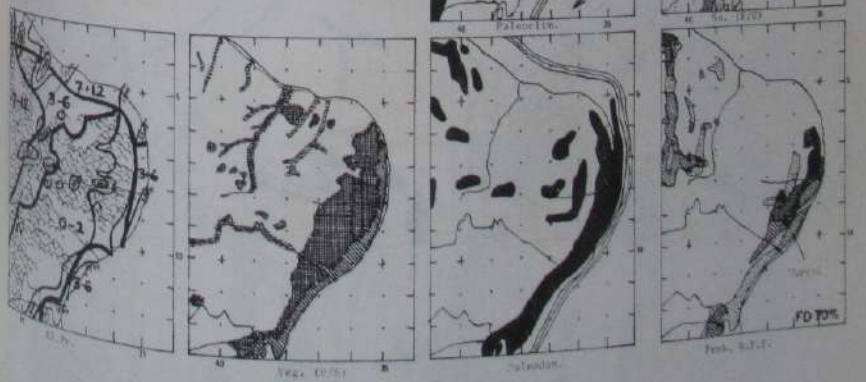


FIG. 126



PERNAMBUCO



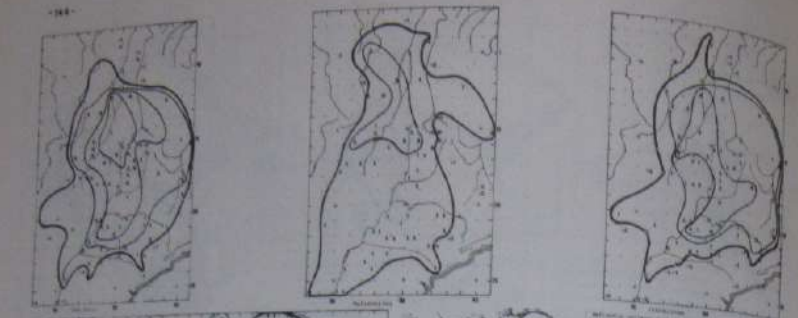


FIG. 127

ARAGUAIA

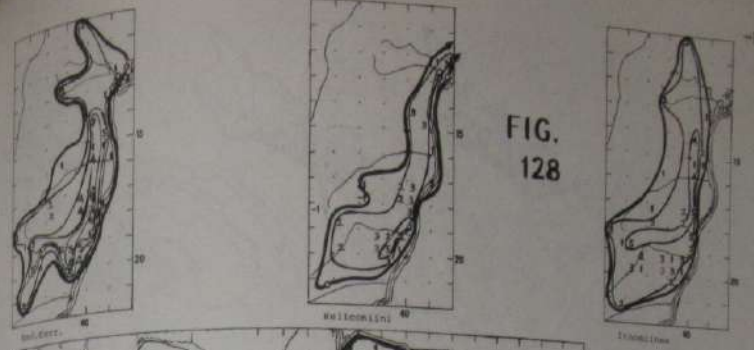
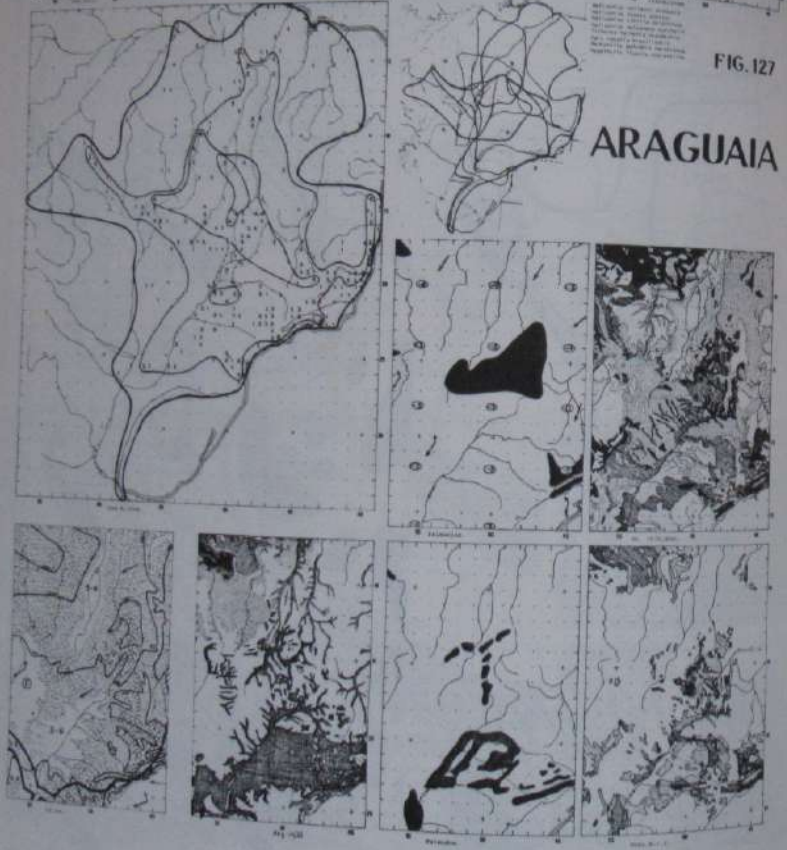
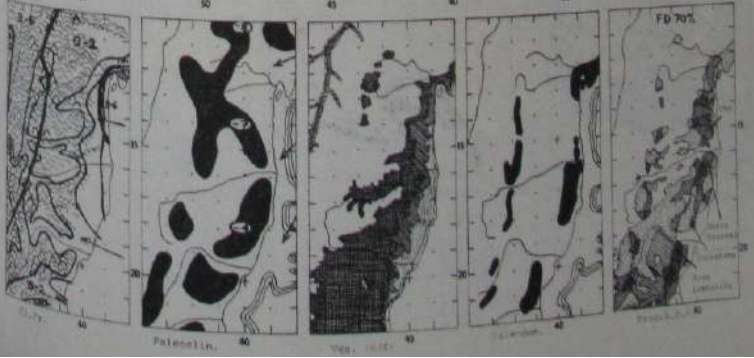


FIG. 128

BAHIA

+ RIO DOCE

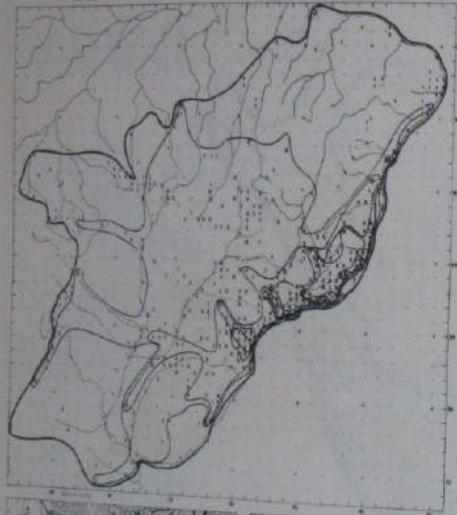
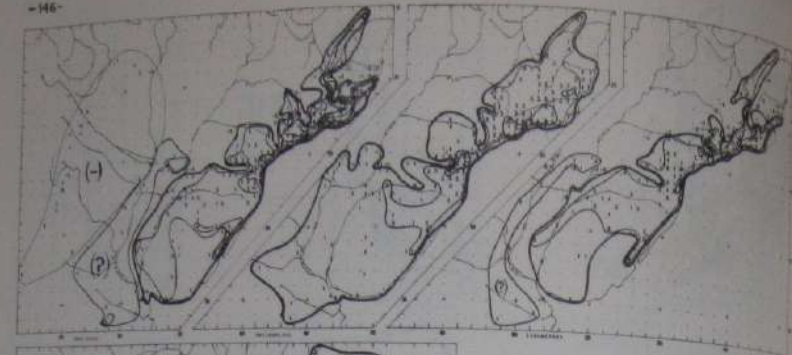


Meliponula hatereri
 Meliponula nuptia e. f. r.
 Meliponula meliponina r. r. r.
 Meliponula kara anodes
 Meliponula atrata e. f. r.
 Suda karachina karachina
 Apogonina carianassa karachina
 Pomponina inachia sulphurina
 Macthyria nuclea lappia

Meliponula atrata e. f. r.
 Meliponula nuptia e. f. r.
 Meliponula karachina
 Meliponula lappia e. f. r.

1953-54

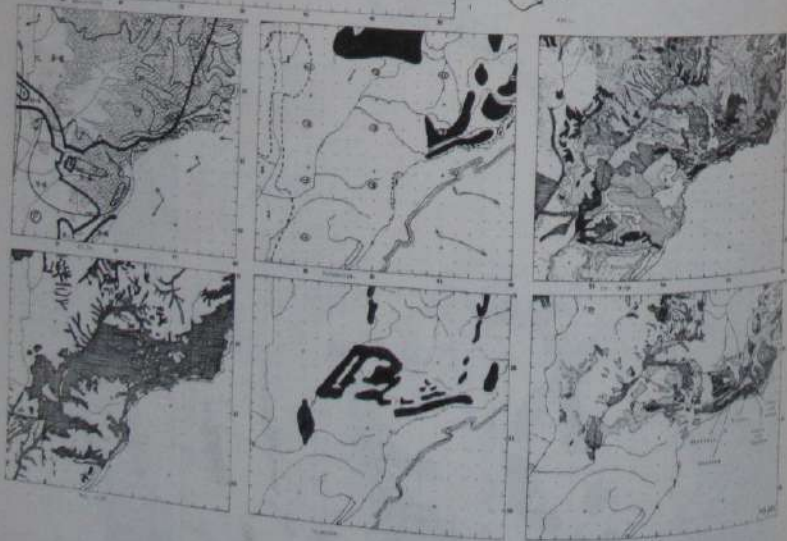
FD 70%



RIO DE JANEIRO

FIG. 129

Escala: 1:50.000
 Datum: Rio de Janeiro
 Projeção: UTM
 Datum: Rio de Janeiro
 Projeção: UTM
 Datum: Rio de Janeiro
 Projeção: UTM



● Áreas de maior pluviosidade em julho, 18.000 a.p.
 I Áreas provavelmente inundadas durante a maior parte do ano durante o último climático, 5.000 a.p.

FIGURA 129A (extra): Resumo de áreas de maior pluviosidade em julho de 18.000 anos antes do presente, e de áreas inundadas no último climático há 5.000 anos.

COMENTÁRIOS ADICIONAIS SOBRE AS FIGURAS 130, 132 E 152-153 (veja pp. 221-234)

A Figura 132 (página 149) representa áreas de maior probabilidade de longa estabilidade de sistemas de floresta neotropical ("refúgios paleoecológicos de floresta"), determinadas por uma combinação de dados favoráveis vindo de estudos de paleoclimatologia, geomorfologia, pedologia e formações vegetais. Mesmo se estes conjuntos de dados e suas interpretações levem uma margem apreciável de erro, a coincidência regional de três ou quatro deles (áreas maiores e distintas com probabilidade acima de 60%) é difícil de ser um mero acidente. Assim, todas as regiões reconhecíveis com tal probabilidade maior, foram numeradas e designadas por nomes, na Figura 132.

Quando estas áreas estiveram coincidentes com os centros de endemismo (Figura 130, p. 147), foram designadas com os mesmos nomes que estes. Nesta categoria cabem 36 regiões, de 48 de endemismo (inclusive 4 subregiões coincidentes) e 62 de refúgio paleoecológico: Guatemala, Pacífico, Chiriquí(-Azuer), Nechí, Chocó, Chimborazo, Cauca, Magdalena, Santa Marta, Catatumbo, Rancho Grande, Sucre/Trinidad, Apure, Villavicencio, Putumayo, Napo, Abitagua(-Baeza), Sucúa, Marañón, Chanchamayo, Inambari, Yungas, Guaporé, Imataca, Neblina, Vaupés, Guiana, Dyapock, Jari-Trombetas, Manaus; Tapajós(-Xingu), Rondônia(-Aripuanã), Loreto(-Japurá), Pernambuco, Bahia, e Rio de Janeiro. Cada uma dessas regiões demonstra alta e discreta sobreposição dos dois conjuntos de dados, na Figura 152. Todos os outros centros endêmicos, com exceção de Marajó, também mostram alto nível de sobreposição na Figura 152 e correspondem a múltiplos refúgios ou a refúgios com ligeiro deslocamento geográfico com relação ao centro: Dariên a San Blas e Tacarcuna (uma correspondente divisão biológica já foi proposta por Gordon Small, com. pessoal); Andes a uma série de refúgios (parte superior de Putumayo até Yungas; Huallaga e Ucayali a Huallaga-Pachitas) (na) separadas na probabilidade de refúgios), e a Serra do Divisor (que ainda não foi visitada para analisar seu endemismo); Pantepui a Parima; Roraima a Mucajá(-Catrimani); Ventuari a Guichivero e Huachanacarí; Belén a Capim-Gurupi (veja discussão desta região em Brown & Ab'Sáber, 1979); Madeira e Purus; Tefé a Juruá; e Araguaia e Goiás e Pardo-Paraná. A biota endêmica da ilha de Marajó deve ser bem recente (veja Figura 120, p. 132). Dos 13 refúgios distintos restantes, três são incluídos em centros de endemismo com nomes já coincidentes: São Gabriel em Neblina (subcentro de Inerí), Serra do Navio em Dyapock, e Alegre em Rio de Janeiro. Suriname é um caso tão especial que foi destacado para estudos adicionais por Brown & Ab'Sáber (1979, veja também Figura 150A e páginas 184-185); mostra endemismo em aves e plantas (Figuras 134 e 154) mas não nas borboletas analisadas. Sete dos outros nove refúgios são serras grandes e destacadas, que nos casos já amostrados (Carajás, Ibiapaba, Cariris-Araripe e Agreste) demonstram endemismo em outros organismos, mas para as borboletas examinadas são ricas "áreas de tensão" entre faunas grandes adjacentes; devem ser centros importantes de endemismo para espécies um pouco menos móveis. Seria muito interessante, portanto, amostrar as regiões denominadas Uoplane, Araçá e Apaporis, para testar a previsão de que demonstrarão endemismo biótico parcial ou até pleno. Finalmente, duas regiões meridionais de aparente estabilidade maior (Parapanema e Iguçu) são vizinhas ao centro Araguaia e ao subcentro Paranaíba, apresentam mistura de genes nas borboletas estudadas mas, como as serras mencionadas acima, demonstram endemismo em outros organismos.

A Figura 153 sugere que a correlação entre refúgios e endemismo biótico geral (pelo menos para quatro grupos bem distintos) é somente um pouco menor que a observada para subespécies de Lepidópteros, mas apresenta-se em forma de um número bem menor de regiões destacadas de sobreposição. Isto refere-se em parte as amostras menores nos outros grupos, e em parte o fato das análises deles concernem borboletas. O confronto das Figuras 152 e 153, dessa maneira, leva à previsão de que um traço biológico mais completo, com examinação de produtos de diferenciação regional mais recente (principalmente subespécies e subespécies), tenderá a convergir cada vez mais ao quadro de refúgios paleoecológicos (Figura 132), talvez chegando a um número semelhante (~60) de regiões distintas de endemismo biótico. Estes seriam, então, os patrimônios genéticos distintos de organismos da floresta neotropical, que devem entrar nas considerações de prioridades para a conservação dos mesmos, na escala mais fina observável como fenômeno regional significativo.



FIGURA 130. Centros de Endemismo na Região da Floresta Neotropical. Baseados em Heliconiinae e Ichnilinae (Lepidoptera apasennitica). Quadrados negros: quadrantes sem valor positivo para qualquer centro. Área negra do centro: dentro da isolinha de 2/3 do máximo. Tons hachurados dentro da isolinha de 1/3 do máximo. O máximo é dado após o nome de cada centro; entre parênteses, o máximo para qualquer quadrante, sem correção.

FIGURA 131



FIGURA 10. Refúgios quaternários e ilhas modernas de floresta, propostos para a região neotropical. Centros de evolução...

Refúgios quaternários na região da floresta neotropical, terceira aproximação (de Brown, 1977b: Acta Amazonica, 7)



FIGURA 132. Refúgios Paleocológicos de Florestas Neotropical, no fim da Época Glacial Würm-Wisconsin, representados por Inclinadas de Probabilidade de Longa Estabilidade de Sistemas Ecológicos de Floresta Úmida Tropical. (veja Figuras 86-129, mapas inferiores à direita)

O estudo biogeográfico relatado nesta tese foi classificado como uma abordagem genética por Simpson & Haffer (1978), na sua revisão dos estudos já realizados sobre "refúgios" na Amazônia. De fato, são analisadas aqui espécies politípicas, usando caracteres morfológicos unitários, supostamente correspondentes a genes identificáveis, e sujeitos a seleção natural estabilizante por pressão de mimetismo Müllleriano (Turner, 1978). As diferenciações genéticas regionais foram examinadas pelo reconhecimento de subespécies geográficas com conjuntos diferentes de caracteres (ou genes) adaptativos. Verificou-se que essas subespécies formaram populações híbridas onde quer que duas ou mais se encontrassem, demonstrando intergradação ou recombinação nos caracteres examinados.

Esta abordagem evita a complexidade excessiva que decorreria do estudo das adaptações de populações locais; tal metodologia levaria muitos anos para chegar ao reconhecimento de quaisquer padrões generalizáveis ou interessantes, e resultaria em uma fenomenologia fascinante mas, no estado atual da Ecologia Tropical, pouco útil. Mesmo assim, o enfoque regional produziu uma imagem bastante complexa (Figuras 5-129), com um alto nível de ruído tornando mais difusos os sinais de endemismo biótico. O grande número de espécies examinadas contribui para que as simples análises de projeção (mapas menores no meio das Figuras 86-129) indiquem um quadro algo difícil de interpretar, por sua complexidade.

A abordagem genética faz com que as barreiras genéticas sejam mais evidentes nos mapas de distribuição do que as barreiras físicas ou geográficas - o que ajuda a aproximar a análise da realidade ecológica e evolutiva, mesmo que esta realidade seja mais complicada que os mapas geográficos. A fórmula de correção dupla para hibridização, parte integrante da análise genética, introduz uma ordem facilmente reconhecível nos padrões biogeográficos regionais, diminuindo o nível de ruído e evidenciando os sinais (os centros endêmicos) como picos nítidos, separados por vales bem definidos de hibridização (quadrantes pretos na Figura D0). Assim, aparece um quadro biogeográfico coerente, indicando os resultados detectáveis de evolução regional nestes organismos (e nos sistemas de espécies coevoluídas com eles).

É possível que o conjunto de dados apresentado nesta tese seja um dos maiores e mais amplos já coletados sobre organismos da floresta neotropical. Por isso, é importante apontar aqui os padrões verídicos e identificáveis que aparecem neste conjunto de dados, bem como as correlações desses padrões com condições ecológicas, tanto do presente como do passado. Dessa maneira, o conjunto de dados e os padrões que dele derivam podem ser colocados diretamente a serviço da Ecologia Tropical, uma área ainda muito jovem e bastante mal definida, dominada por teorias às vezes irrelevantes e desenvolvidas em sistemas de clima temperado ou em ilhas tropicais, e caracterizada por uma escassez de dados reais.

Nas páginas que seguem, tentarei identificar de maneira objetiva os principais padrões gerais e as correlações que aparecem nos dados expostos nas Figuras 5-129. Muitos desses padrões correspondem a certas sugestões ou hipóteses, já aventadas ou a serem lançadas aqui, sobre a história, organização, variação, estrutura e função das comunidades da floresta neotropical. Quando tais correspondências forem evidentes, serão discutidas aqui, com sugestões para uma investigação mais ampla onde convier.

1. SISTEMÁTICA: COORDENAÇÃO COM A REALIDADE BIOLÓGICA E EVOLUTIVA

As revisões biosistemáticas dos grupos examinados (Quadros 6-18 e Apêndice III) antecederam, em grande parte, o desenvolvimento do trabalho biogeográfico, mas foram aprimoradas no decorrer deste último. Esta análise exigiu a identificação de linhagens monofiléticas, em nível de espécies politípicas ou grupos de espécies alopatricas (semiespécies), sem entretanto exigir a realização de trabalhos experimentais para determinar os níveis de compatibilidade reprodutiva. Assim, como já indicado no capítulo sobre Materiais e Métodos, foram procurados principalmente os seguintes dados:

(A) Nos exemplares em coleções: homologias em pequenos pormenores de padrão de cor, generalidades em estruturas morfológicas (especialmente venação de asas, antenas, palpos, pernas e estruturas genitais esclerosadas), e limites de variação desses elementos dentro de séries de uma só localidade.

(B) Nas populações naturais: simpatrias, intergradações entre subespécies com recombinações de caracteres, homologias em preferências ecológicas (inclusive associações com outros animais e plantas, especialmente plantas de alimentação das larvas) e em comportamento (inclusive corte, ciclos diários de atividades, hábitos de voo e de pouso, e reações a estímulos variados).

Através dos dados coletados neste projeto, foi acrescentada uma dimensão biogeográfica às revisões desenvolvidas anteriormente, com associação racional de entidades próximas para formarem conjuntos de subespécies geográficas. Neste processo, foram identificadas ou descobertas mais de 150 subespécies novas, reconhecíveis pelos critérios morfológicos e populacionais (às vezes sugeridas inicialmente por critérios biogeográficos); muitas dessas foram descritas formalmente nos últimos anos. Assim, o critério biogeográfico foi usado para aperfeiçoar a ordem sistemática e para sugerir um exame mais profundo de certas populações regionais, e continuou a introduzir melhorias na taxonomia dos grupos analisados até o presente.

Um teste bastante útil da sistemática desenvolvida aqui, ocorreu durante a preparação dos desenhos dos insetos para as Figuras 5-84. Revelou-se um fato muito interessante, previsível em termos de processos evolutivos: um desenho feito de qualquer das subespécies de uma espécie politípica pôde ser utilizado para desenhar todas as outras subespécies, com ligeiras modificações e permutações dos idênticos elementos de padrão de cor, em cima de uma única forma de asa, venação, e padrão generalizado. O produto final sempre apresentou a aparência "correta", como se fosse uma fotografia ou um exemplar vivo. Esse o mesmo modelo entretanto usado para desenhar uma subespécie de outra espécie, o produto final não se pareceria com o animal vivo. Este fato, que é simples reflexo de axiomas da ciência morfológica e de evolução parcimoniosa, e de processos de deslocamento de caracteres na fixação de espécies reprodutivamente incompatíveis, resultou nas últimas etapas de confecção desta tese em duas mudanças de associação de subespécies com espécies, várias sugestões de associações ou dissociações adicionais entre grupos alopatricos reconhecidos como espécies boas ou sub-unidades semiespecíficas, e inúmeras confirmações de associações feitas anteriormente com base em outros caracteres. Recomenda-se que este exercício de "desenho cruzado", incluindo

os mínimos detalhes de padrão, seja aplicado regularmente para testar os esquemas de associação evolutiva de lepidópteros miméticos e outros.

A utilização neste projeto, de critérios biogeográficos para estabelecer uma ordem biosistemática que depois seria usada para uma análise biogeográfica quantitativa, foi duramente criticada em 1978 (na avaliação de um manuscrito mandado para publicação). O revisor afirmou que tal procedimento não somente era viciado (cíclico), como também desastroso para a própria sistemática. Esta crítica é aceita, sem reservas. Por felicidade, neste trabalho a maior parte da revisão sistemática antecedeu a análise biogeográfica, que foi usada apenas para um aprimoramento da ordem biosistemática, sempre em conjunto com os outros critérios mencionados em (A) e (B) acima. Idealmente, a análise biogeográfica deveria ser realizada com uma ordem sistemática inteiramente independente, desenvolvida por outra pessoa, sem referência a suposições biogeográficas, e depois usada para sugerir mudanças na sistemática anterior; e de fato foi isto que aconteceu nas etapas iniciais deste projeto, com as revisões de Emsley e Fox servindo como base intocável para as primeiras análises. O ideal de independência de conjuntos de dados é de fato impossível no projeto de longo prazo como este, não pela ausência de dados independentes potencialmente utilizáveis, mas pelas próprias exigências das faculdades de organização e integração da mente humana. Não seria aceitável uma base sistemática evidentemente inadequada e desarmoniosa com as realidades biológicas e biogeográficas, nas etapas finais de determinação destas últimas que, assim, sempre entrariam no processo de adequação da ordem sistemática, para torná-la aceitável. Este processo integrador, que produz um esquema final consistente com todos os conjuntos de dados (morfológicos, populacionais, biológicos, biogeográficos), é uma das funções mais fundamentais da inteligência humana. A inteligência eletrônica atinge o mesmo alvo por ciclos sucessivos de realimentação e refinação, que também foram empregados neste projeto. Mesmo se tal processo integrador expõe o produto final aos perigos de subjetividade, vício, e pensamento cíclico, ele é integrado e facilmente testável pelo seu nível de harmonia com os conjuntos originais de dados e pelos níveis de correlação entre eles, sem inconsistências ou contradições. Estima-se que um nível adequado de integração e correlação foi atingido neste trabalho, apesar de ser sujeito ao vício inevitável decorrente da análise de diferentes conjuntos de dados por um único investigador.

As seguintes dúvidas sistemáticas ainda persistem nos gêneros examinados, e serão objetos de investigação no futuro:

Euelides (Quadro 7): *E. libitina*, *E. lineata* e *E. emsleyi* (Figura 6) poderiam ser uma só espécie (ligada por formas capturadas em Panamá); mas dada a escassez de *E. libitina*, esta poderia ser um híbrido interespecífico entre *E. lybia* e *E. aliphera*, ou outra espécie. Existe no ANHN um só exemplar de uma possível subespécie nova de *E. lampeto* (Figura 7), da Colômbia (sem procedência exata, mas provavelmente da região acima de Villavicencio). A divisão de *E. euanis* (Figura 9) em subespécies geográficas é complexa e algo duvidosa. Ainda aguarda-se a descoberta de populações puras da subespécie de *E. tales* associada com a região Yungas (S, Figura 11); devem aparecer em alguma parte da cordilheira da Bolívia.

Neruda (Quadro 8): Precisa-se definir a distribuição genética da subespécie B de *N. aeneo* (Figura 13).

Heliconius (Quadros 8-11): Precisa-se encontrar *H. xanthocles fassli* (J, Figura 15) mais ao norte. *H. egeria* e *H. astraea* poderiam integrar-se na Serra do Cachimbo (Figura 17, pontos mais ao sul com a letra t); necessita-se de uma amostra maior de machos desta localidade. Os processos de especiação e desespeciação (aumento na capacidade de introgressão) dos membros

do complexo silvaniforme (Quadro 9; Figuras 18-22) serão objeto de estudos experimentais mais aprimorados no futuro; *H. pardalinus radiosus* (Figura 20, Z) e *H. hecale fortunatus/spurius* (Figura 21, Z) poderiam hibridizar com frequência entre Itacoatiara e Obidos, onde a primeira espécie chega ao limite leste de distribuição. *H. atthis* poderá ser interfértil com *H. ethilla* (Figura 22). Todos os membros da superespécie *H. cydno* (Figura 23) devem ser sujeitos a estudos biológicos experimentais para determinar sua compatibilidade reprodutiva; híbridos de *H. cydno* com *H. pachinus* foram produzidos no insetário por L. Gilbert, mas não são conhecidos no campo. A situação complexa de evolução de *H. melpomene* na região Guaporé/Yungas (S, V, U na Figura 26) precisa mais investigação. *H. sara thamar* (Figura 28, listras diagonais) deve ser divisível em várias subespécies geográficas boas. *H. hewitsoni* poderia ser raça de *H. antiochus* (Figura 30).

Roswellia, Patricia, Eutresis, Olyras (Quadro 12): Todos estes gêneros precisam de mais estudo biológico e mais material geográfico, mas não devem modificar-se muito.

Athyrtis (Quadro 12): Precisa-se mais dados sobre *A. m. oberthueri* (talvez seja apenas *m. mechanitis* x *m. salvini*), e sobre a diferenciação de *A. m. salvini*, especialmente nas regiões de Rondonia e Guaporé.

Elizunia (Quadro 12): Deve-se estudar a relação biológica entre *E. pavonii* e *E. humboldti* (Figura 38), e procurar mais subespécies desta espécie em diferentes vales andinos.

Tithorea (Quadro 12): Devem existir mais subespécies geográficas reconhecíveis de *T. harmonia* (Figura 40).

Melinana (Quadro 13): Precisa-se mais material de diversas subespécies possíveis de *M. mesias* (Figura 41). As relações biológicas entre *M. maenius* (Figura 45), *M. marsaeus* (Figura 42) e *M. menophilus* (Figura 46) ainda são mal definidas; as relações são tênues entre elementos andinos (complexo *mothone*) e das baixadas de *M. marsaeus*, entre as subespécies de *M. ludovici* (Figura 44), e entre os complexos *lilis* (mantido separado aqui), *maelus* e *ethra* (Figura 43).

Sals (Quadro 14): Deve haver diferenciação mais ampla em *Sals rosalia* (Figura 47). Precisa-se de mais informações e dados biológicos e geográficos sobre *S. browni* (Figura 48), recém-descrita de Mitu.

Forbestra (Quadro 14): É provável que existam mais subespécies geográficas de *F. equicollis* (Figura 49) e *F. olivencia* (Figura 50); parece que essas espécies são parcialmente migratórias, o que resultaria na formação de populações locais polimórficas.

Mechanitis (Quadro 15): A unidade da espécie *M. lysinnia* (Figura 52), e as relações entre os complexos *M. menapis* e *M. marsaeus* (Figura 53), continuam com alguma dúvida.

Scada (Quadro 14): *S. zemira* poderia ainda fazer parte de *S. reckia* (Figura 55), cuja diferenciação geográfica (inclusive em genitália) precisa ser estudada com critérios mais profundos; a unidade biológica desta espécie parece ser atestada em populações naturais híbridas. *S. kusa* talvez faça parte do complexo de *S. zibia* (Figura 54), apesar da morfologia inconsistente; a unidade deste complexo também precisa de estudos mais amplos.

Epityches e Placidula (Quadro 18): *E. eupompe* é desenhável no modelo de *Arenfoxia terra* dos Andes (não ilustrada por falta de dados geográficos suficientes), mas as genitálias são bem diferentes; possivelmente são congenericas.

Gersauritis (Quadro 18): Devem existir mais subespécies amazônicas de *G. xanthostola* (Figura 56).

Rhodusa (Quadro 18): Certamente serão descobertas mais subespécies geográficas de *R. cantabrica* (Figura 57).

Napeogenes (Quadro 16): As inclusões de lamia em *N. peridia* (Figura 58), de quadrilis em *N. achaea* (Figura 59), e de larina em *N. tolosa* (Figura 61) são apenas provisórias. *N. cyrianassa* e *N. achaea* poderiam ser co-específicas (Figura 59), como poderiam o ser *N. cranto* e *N. barbona* (Figura 60); a inclusão de benigna neste complexo é muito duvidosa, e é possível que ela seja uma *cyrianassa*. A união de *N. tolosa* e *N. aethra* (Figura 61) é sugestiva; esta deve incluir mais duas ou três subespécies. Há ainda dificuldades na análise da (super)espécie *N. stella* (Figura 62), bem como na visão da diferenciação de *N. apulla* (Figura 65). São necessários mais dados sobre as espécies de altitudes grandes, *N. omassa* e *N. glycera* (Figuras 63-64).

Hypothyris (Quadro 17): Precisa-se mais dados sobre *H. meterus* e *H. connexa* (Figura 70); é difícil de associar a *H. thea* e poderia ser uma espécie boa (Figura 70). É necessário obter mais dados sobre as subespécies de *H. vallonia* (Figura 72), *H. gemella* (Figura 73), e possivelmente *H. leprieuri* (Figura 75) na região de Roraima; uma coleção grande dessas três foi perdida em 1978, mas pode ser obtida de novo na região do Igarapé Martins Pereira, Km. 590 da

Rodovia Manaus-Boa Vista. As relações biológicas entre *H. gemella* e *H. daphnis* (Figura 73) e entre *H. lyatei*, *H. l. antonia*, *H. l. glabra* e *H. anastasia* (Figura 78) pedem investigação maior. A subespécie de *H. lepreuri* do sul do Brasil (e, Figura 75) tem um estado mal definido.

Hyaliris (Quadro 18): Este gênero ainda deve passar por bastante remanejamento, e a ordem sistemática apresentada é apenas um reflexo do estado atual, muito deficiente, dos dados sobre a morfologia e a biologia das espécies. De modo geral, são muito mal representadas nas coleções e difíceis de serem encontradas no campo.

Apesar dessas dificuldades, as idéias sistemáticas apresentadas nesta tese, especialmente as já publicadas, têm sido amplamente testadas por mim e por vários outros cientistas, no campo e no insetário, nos últimos sete anos, e em grande parte confirmadas, principalmente pela descoberta de novas simpatrias, populações com caracteres misturados, compatibilidades e incompatibilidades reprodutivas, e dados biológicos e ecológicos adicionais.

Outros aspectos sistemáticos são abordados abaixo, na seção de previsões.

II. GEOGRAFIA: FIXAÇÃO DE PROCEDÊNCIAS E A BUSCA DE PADRÕES

Uma análise biogeográfica correta precisa de dados abundantes sobre a distribuição dos organismos (ou dos caracteres ou dos genes) examinados. Não há dúvida que a quase totalidade dos estudos biogeográficos realizados com plantas ou animais das florestas neotropicais sofre de uma falta aguda de dados geográficos suficientes. Isto é devido a duas razões principais:

(A) A relativa impenetrabilidade de grandes regiões de floresta, e a destruição rápida dos sistemas naturais que acompanha até mesmo as primeiras penetrações. Isto não encoraja os naturalistas a buscar novos dados, que forneceriam a ampla cobertura geográfica necessária, pois as populações ou são inacessíveis, ou transformadas e eliminadas assim que se tornam atingíveis por vias de acesso conveniente. Um resultado direto dessa dificuldade é a concentração de coletas ao longo dos rios na Amazônia, que acabam amostrando populações híbridas e dando luz a confusões taxonômicas do tipo mencionado em Brown (1976a: 205 e 1977a: 123) e Ackery & Smiles (1976:1).

(B) A baixíssima utilidade dos dados geográficos que acompanham as coleções históricas nos grandes museus, mesmo quando incluem exemplares mais recentes obtidos através de coletores profissionais. Na média, mais da metade das procedências encontradas em insetos nestes acervos são crípticas (topônimos antigos que não existem mais), generalizadas (até país ou continente), ou erradas - no caso de coleções compradas, até propositadamente por interesses econômicos. Durante este projeto, cheguei a ver material mandado por mim a um "lepidopterologista" comercial em troca de material do Peru, voltar para mim mesmo rotulado "Cali, Colombia"; ao mesmo tempo um curador amigo recebeu dele *Heliconius erato chestertonii* de Cali (Figura 27, C) etiquetado fidedignamente "Rio de Janeiro."

Para efetuar a análise deste projeto, não tive outra alternativa a não ser enfrentar diretamente e vencer estas duas dificuldades. A primeira foi atacada através de uma insistência em encontrar novas populações em regiões não exploradas e de difícil acesso. A metodologia usada foi exposta em Brown, 1977a: 123 (em tradução):

"Minha primeira tarefa ao preparar a análise foi, portanto, acrescentar novos pontos para dados nas áreas maiores e mais sugestivas, ainda vazias nos mapas das

espécies comuns de ampla distribuição geográfica. A metade dos dias no campo foram gastos em trabalhos em (localidades) improdutivas.....os outros correspondem ao sonho de qualquer naturalista, pois formas ainda não descritas, representando novos elos biogeográficos, extensões das distribuições previamente conhecidas, populações monomórficas de supostas aberrações, e subespécies novas já previstas entravam regularmente na minha rede de coleta."

Esta abordagem, que mereceu destaque e louvor por Gareth Nelson em "Systematic Zoology" (1979), foi efetuada nas viagens mencionadas na seção de Materiais e Métodos. Levou a resultados positivos; basta confrontar a Figura 3 (pagina 33) com o mapa anterior em Brown, 1977b: 82, ou o mais simples ainda em Brown, 1977a: 124, ou então comparar qualquer das Figuras 5-84 com uma da mesma espécie publicada antes. Ainda existem "áreas sugestivas vazias" na cobertura ilustrada na Figura 3; podem ser reconhecidas especialmente no leste de Honduras e Nicarágua, no norte do Paraguai, no sul das Guianas, e em várias partes dos interflúvios na Amazônia brasileira. Entretanto, está ficando cada vez mais difícil a descoberta de subespécies desconhecidas dos organismos estudados (um indicador de regiões biogeográficas ainda mal estudadas); apenas uma apareceu na última viagem, em janeiro e fevereiro de 1979, que penetrou áreas centrais e nunca coletadas dos centros de endemismo Madeira, Tefé, Pantepul e Roraima (uma outra nova foi vista em coleção realizada por um engerheiro florestal no interior da Ilha de Marajó).

Um exemplo especialmente bem sucedido desta metodologia de exploração agressiva foi a penetração original do centro Tapajós, em fins de 1977. Fragmentos de uma biota endêmica haviam sido coletados por outros em Altamira (3-52c) e Itaituba (4-56d), e mais um pouco - inclusive quatro subespécies novas - foi encontrado por mim em fevereiro de 1977, na Rurópolis Presidente Médici no interflúvio tocado pela Rodovia Transamazônica (4-55d). Isto deixou transparecer a existência de um centro de endemismo de alguma importância na região, provavelmente nas florestas em solos eutróficos entre os Rios Tapajós e Iriri, ao sul da Transamazônica. Quando a Rodovia Cuiabá-Santarém foi aberta ao tráfego em 1977, fui em seguida, de modo a Rodovia Cuiabá-Santarém para a balsa do Rio Aruri Grande (5-56d) e Igarapé Gui (6-56b), rona e mochila, para a balsa do Rio Aruri Grande (5-56d) e Igarapé Gui (6-56b), e numa viagem seguindo depois para o sopé da Serra do Cachimbo (Km. 966, 8-55c); e numa viagem seguinte para a região do Igarapé Santa Júlia (7-55a, 7-56b), sempre me deslocando por um dos dois a quatro carros que passavam a cada dia, dormindo em rede em baixo de abrigos precários e levando comida desidratada, suplementada por frutas da floresta. Em menos de dez dias de trabalho achei dez subespécies novas de *Ithomiinae*, e populações puras de mais seis subespécies de *Heliconini* e *Ithomiinae*, e populações puras de mais seis subespécies de *Heliconini* e *Ithomiinae*, e populações puras de mais seis subespécies de *Heliconini* e *Ithomiinae* (as nas anteriormente quase desconhecidas e sem definição biogeográfica adequada (só entre as espécies usadas na análise biogeográfica quantitativa). Registrei valores de endemismo maiores de que os conhecidos em qualquer outro centro de endemismo brasileiro ou amazônico, apenas superados por um quadrante no centro Chimborazo (veja Quadro 4), e confirmei que o anteriormente desconhecido Tapajós era o centro de endemismo mais importante da floresta neotropical (total de 46 subespécies nos grupos analisados, associadas com o centro; Yungas, o próximo, apresenta 43, e Manaus/Guiana, que como Tapajós é parcialmente divisível em três subcentros, tem 42). Na seção de previsões (abaixo), sugiro pontos ainda não visitados onde

13. Roraima: dados da Serra Mucajaí, e coletas a leste do Rio Branco.
14. Ventuari: claramente a região mais crítica para visitar e confirmar; nenhuma coleta intensiva foi feita até hoje, e nenhum Ithomiineo endêmico conhecido.
15. Imeri: mais trabalhos nas Serras Imeri e Neblina; definição do limite leste da região (até o Rio Demini?), e extensão para oeste pelo Rio Vaupés (até Miraflores?).
16. Manaus/Guiana: trabalhos no médio e alto Rio Trombetas e Jatapú; mais dados do Rio Paru do Leste.
17. Oiapock: dados do norte-interior do Amapá; limites a oeste e sul.
18. Belém: dados da Serra Tiracambu e da região de solos melhores a oeste de Conceição do Araguaia.
19. Marajó: dados do interior da ilha (região da Anajás), onde devem ocorrer diversos Ithomiinae endêmicos.
20. Tapajós: dados da região Corotire e do médio Rio Iriri.
21. Rondônia: coletas na Serra da Providência.
- 22.-24. Madeira, Tefé e Loreto: mais dados em lugares longes dos rios (todos ainda um pouco mal definidos, com amostras concentradas nas várzeas dos rios maiores).
25. Araguaia: cobertura geográfica mais ampla e intensiva, especialmente nas regiões baixas a leste e sul da Ilha do Bananal.
26. Bahia: dados de muitas partes das encostas das serras entre Paulo Afonso e Aimorés.

Essas falhas serão sanadas, em parte, com novas expedições no campo, dirigidas a regiões escolhidas e em épocas propícias (veja previsões, abaixo). Essas épocas melhores, para os organismos estudados, constam do Quadro 20.

Todos os trabalhos de campo desde 1975 têm encontrado muitos fenômenos locais, únicos e fascinantes, que acrescentaram peso ao lado da complexidade dos quadros biogeográficos. Esses fenômenos não comprometem os padrões regionais de endemismo, mas sugerem a operação local de processos ecológicos e evolutivos de grande interesse e importância; por isso, serão discutidos brevemente na seção de padrões finos, abaixo.

III. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS ESPÉCIES: REGIÕES BIOGEOGRÁFICAS MAIORES

A abordagem genética é dirigida para subespécies geográficas, o nível mais baixo de evolução divergente incorporado na estrutura taxonômica dos organismos (e assim, por suposição, a generalização mais fundamental da diferenciação de populações locais, para o nível regional). Por isso, permitiu uma definição bastante fina de regiões biogeográficas, que talvez não seria possível se o trabalho fosse realizado com espécies ou níveis taxonômicos ainda mais altos. Antes de iniciar a discussão dos padrões em nível de subespécies, seria interessante ver se as espécies demonstram padrões reconhecíveis, correspondentes a divisões biogeográficas clássicas e maiores da região neotropical.

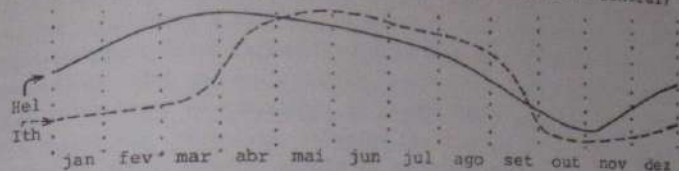
A inspeção dos mapas de distribuição das espécies (Figuras 5-84) revela um número razoável de regiões que consistentemente delimitam espécies inteiras, com

QUADRO 20

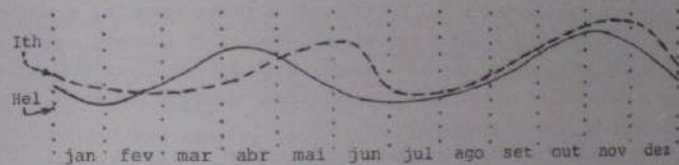
Épocas mais favoráveis para amostragem intensiva de Heliconiini e Ithomiinae, em diferentes partes da floresta neotropical.*

Padrões gerais observados:

- (A) Duas estações marcadas (quente-úmida e fria-seca) (ilustrado para uma região bem ao sul do Equador (Rondônia); a escala deve ser deslocada pelo número de meses que as chuvas fortes começam após outubro, até seis meses para América Central)



- (B) Quatro estações mal marcadas (regiões equatoriais) (ilustrado para Amapá, o alto Rio Negro, e o leste do Equador, onde o período mais seco ocorre em outubro-dezembro)



Centros específicos	Época ótima para encontrar ambos os grupos
Guatemala	setembro a dezembro
Chiriquí, Darién	outubro; janeiro a abril; junho
Abitagua, Putumayo, Villavicencio, Nechí, Santa Marta, Cauca, Chocó, Chimborazo, Magdalena, Napo, Imeri, Oiapock (veja diagrama B)	outubro a janeiro
Sucúa, Marañón, Loreto, Rancho Grande, Imataca, Pantepui, Roraima, Ventuari, Catatumbo, Sucre/Trinidad	novembro a fevereiro
Huallaga, Chanchamayo, Inambari, Andes, Manaus/Guiana, Belém	dezembro a março
Araguaia, Pernambuco	janeiro a maio (variável)
Guaporé, Rondônia, Bahia, Tapajós, Yungas, Marajó, Madeira, Tefé, Ucayali (diagrama A)	junho a setembro
Rio de Janeiro	março a junho

* Baseadas em experiência própria e dados de outros colegas. De modo geral, os Heliconiini são mais escassos logo após o início de períodos de chuvas fortes, e mais abundantes no fim desse período, permanecendo relativamente frequentes até o início de outro período chuvoso; enquanto os Ithomiinae seguem um padrão algo similar, parecem mais sensíveis, caindo muito mais com as chuvas pesadas, e chegando ao pico de concentração no meio ou fim da época seca.

fronteiras generalizáveis e, a grosso modo, correspondentes às detectadas em outros organismos. Essas regiões biogeográficas maiores, visíveis em espécies e às vezes até em gêneros, devem corresponder a grandes forças ou barreiras geográficas e ecológicas, que operaram durante longos períodos de evolução orgânica (milhões de anos) e por isso seriam facilmente identificáveis hoje.

Uma vez que ambos os grupos analisados aqui incluem um gênero bem diferenciado na região Indo-Australiana (*Cethosia* nos Heliconiini, *Tellervo* nos Ithomiinae), pode-se supor que eles já se definiram em nível de tribo e subfamília, respectivamente, antes da separação definitiva da América do Sul, Antártida e Austrália (há vez 50.000.000 de anos atrás). A evolução genérica e específica deve ter ocorrido no Terciário, pois existem lepidópteros fósseis, de gêneros modernos considerados mais recentes que os Heliconiini e Ithomiinae, em âmbar do Oligoceno e do Mioceno (Shields, 1976). Nessa época, há indicações de terem existido grandes inundações pelo mar sobre a terra nas baixadas americanas, que dariam condições para vicariância e evolução profundas de biotas durante longos períodos de isolamento efetivo. No fim do Terciário, completou-se o levantamento dos Andes e o restabelecimento do Istmo de Darién, eventos com enorme significado biogeográfico, amplamente evidenciado nos vertebrados; algumas das espécies restritas às regiões maiores indicadas abaixo devem ser posteriores a esses eventos, enquanto outras certamente os antecederam. Posto que as influências do passado remoto estão fora da alçada desta tese, apenas far-se-á menção aqui das espécies que parecem ser restritas a cada região identificável, com alguns comentários sobre as possíveis justificativas de tais restrições.

As três regiões reconhecíveis mais amplas são:

(1) Transandina: América Central (ocasionalmente restrita a ela - variação a), vales interiores da Colômbia, costa Pacífica da Colômbia e do Equador (às vezes sem atingir o Equador - variação b), costa Caribe da Colômbia e da Venezuela (às vezes não alcançando a Venezuela - variação c), freqüentemente seguindo a falda oriental dos Andes para o sul até a Serrania La Macarena (variação d), ocasionalmente até o vale do Rio Marañón (variação e); algumas espécies têm um representante no centro Pantepui (variação f), ou estendem-se até as costas das Guianas (variação g), ou à várzea do Rio Amazonas até Manaus (variação h). Outras espécies invadem a América Central apenas até Costa Rica (variação i).

A região é limitada historicamente e modernamente pela cordilheira principal dos Andes, pelo deserto peruano e pelos Llanos da Colômbia e Venezuela; hoje, é evidentemente limitada por barreiras genéticas ou bioecológicas no início da Hiléia Amazônica (La Macarena até Puerto Inírida, região Pantepui e Delta Amacuro). Um limite típico é traçado na Figura 43, entre *Melinaea lilis* e *M. ethra*, que são simpátricas apenas no norte da Colômbia e sudoeste da Venezuela; outros podem ser percebidos entre *Mechanitis menapis* e *M. mazaesus* (Figura 53) ou *Hypothyris lycaste* e *H. anastasia* (Figura 78).

Espécies associadas: *Eueides procula* (a,f) (Figura 5), *E. lineata* (a, mas poderia incluir *E. emsleyi* e *E. libitina* = e,f,g) (Figura 6), *Heliconius isamentum* (c) (Figura 19), *H. cydno* (Figura 23), *H. hecalesia* (Figura 24), *H. hortense* (a, só até Nicarágua, mas poderia incluir *H. clysonymus* = f) (Figura 25), *H. eleuchia* (c,i) (Figura 31), *H. sapho* (c) (Figura 32), *Olyras insignis* (c,i) (Figura 34),

Melinaea lilis (b,f) (Figura 43), *Mechanitis menapis* (Figura 53), *Napeogenes peridia* (c,e,i) (Figura 58), *N. cranto* (c,i) (Figura 60), *N. tolosa* (c) (Figura 61), *Hypothyris lycaste* (d) (Figura 78), e *Hyaliris excelsa* (i) (Figura 84).

Das 20 espécies com subespécies aqui analisadas e associadas ao centro endêmico Guatemala, situado mais a noroeste (Figura 86), 11 (55%) não passam da grande região Transandina, indicando uma razoável coerência histórica e evolutiva desta extremidade dos Neotrópicos.

(2) Atlântica: sudeste do Brasil, até a Bahia ou às vezes Paraíba e Rio Grande do Norte (variação a), ocasionalmente atravessando o nordeste até o Pará (variação b), estendendo-se freqüentemente para o interior e para o sul até os limites de tolerância de seco e frio, mas às vezes restrita pelas serras subcostais brasileiras (variação c); pode ser só a parte mais a norte (variação d).

A região é limitada historicamente e modernamente pelas regiões de vegetação mais rala do nordeste do Brasil até o Gran Chaco do Paraguai e Bolívia; sendo que essas regiões são atravessadas por ilhas e corredores de floresta, a limitação é imperfeita e geralmente só completada com barreiras genéticas e ecológicas no início da Hiléia. Um limite típico é traçado entre três subespécies: *Heliconius erato phyllis* e *H. e. amazona/venustus* na Figura 27.

Espécies associadas: *Eueides pavana* (c) (Figura 8), *Heliconius besckei* (Figura 23), *Scada karschina* (a) (Figura 54), *Epitychus eupompe* (Figura 56), *Placidula euryanassa* (Figura 57), e *Hyaliris leptalina* (Figura 82), mais duas com distribuições ainda muito menores (ver abaixo).

Das 23 espécies com subespécies aqui analisadas e associadas aos centros de endemismo Bahia e Rio de Janeiro, situados mais a sudeste da região neotropical (Figuras 128 e 129), oito (35%) não passam a grande região Atlântica, indicando coerência e força histórica algo menores para essa extremidade dos Neotrópicos do que para América Central - certamente compreensível em termos da separação desta região da América do Sul durante a maior parte do Terciário.

(3) Hiléia Amazônica: Inclui a bacia do Orinoco, a região dos Tepuis e as Guianas, e é limitada a noroeste e sudeste pelas duas regiões já descritas, a oeste pela cordilheira dos Andes até a Bolívia; pode ocorrer, em alguns casos, invasão da região Transandina no norte da Venezuela (variação a), na Colômbia (variação b), ou até Darién (variação c), ou uma restrição sem ocorrência na parte mais seca, sudeste, da Hiléia (variação d). É conhecida também uma extensa invasão do Brasil central, atingindo em alguns casos a costa no Espírito Santo (variação e).

A principal restrição das espécies deve ser ecológica (fria, seca, ou vegetação aberta), ou genético-ecológica (espécies próximas competidoras).

Espécies associadas: *Eueides lampeto* (d) (Figura 7), *E. tales* (a,b,d) (Figura 11), *Neruda metharme* (Figura 12, incompleta), *N. noede* (Figura 13), *Heliconius xanthocles* (b) (Figura 15), *H. wallacei* (Figura 16), *H. burneyi* (Figura 17), *H. elevatus* (d) (Figura 23), *H. antiochus* (a,b,c) (Figura 30), *H. demeter* (d) (Figura 29), *Melinaea maenius* (d) (Figura 45), *Sais rosalia* (a,b,e) (Figura 47), *Forestra equicola* (d) (Figura 49), *Mechanitis mazaesus* (Figura 53), *Napeogenes pyllis* (Figura 66), *N. pheranthes* (b) (Figura 67), *Hypothyris fluonia* (a,e) (Figura 71), e *H. mamercus* (d) (Figura 76).

Em segunda escala, há várias subdivisões importantes da Região (3) (Hiléia), cada uma com um número razoável de espécies endêmicas, e uma talvez de importância suficiente para merecer reconhecimento como uma quarta grande região:

(4) Amazônia Inferior: Limitada a oeste pelos Rios Madeira e Negro. Quatro espécies associadas: *Heliconius egeria* (Figura 17), *Garsauritis xanthostola* (Figura 56) (distribuição restrita a norte), *Hypothyris vallonis* (Figura 72) (distribuição restrita a sul), e *H. daphnis* (Figura 73).

(5) Amazônia Superior: Limitada a leste pelos mesmos dois Rios que limitam a região anterior a oeste, e ao norte pelos Llanos da Colômbia. Cinco espécies associadas: *Eueides eanes* (Figura 9), *Heliconius pardalinus* (Figura 20) (extende para leste ao longo da várzea do Rio Amazonas), *Forbestra proceris* (Figura 48), *Napeogenes achaea* (Figura 59), e *Hypothyris moebiusi* (Figura 73) (estas duas ainda mais restritas para a parte mais a oeste).

Três variações importantes de (5) podem ser distinguidas nos mapas das espécies:

(5a) Extensão além do Rio Madeira apenas até Rondônia. Cinco espécies associadas: *Heliconius astraea* (Figura 17), *Athyrtis mechanitis* (Figura 35), *Forbestra olivencia* (Figura 50; como *H. pardalinus*, desce pela várzea do Rio Amazonas mais para leste), *Napeogenes aethra* (Figura 61), e *Hypothyris semifulva* (Figura 72).

(5b) Extensão além dos Rios Madeira e Tapajós, até o Xingu. Três espécies associadas: *Melinaea marsaeus* (Figura 42), *M. menophilus* (Figura 46), e *Hypothyris anastasia* (Figura 78).

(5c) Concentração no setor sul da Amazônia Superior, mas estendendo-se pelos centros Rondônia e Tapajós até ocupar o extremo sul e leste das Guianas. Duas espécies associadas: *Rhodussa cantobrica* (Figura 57) e *Hypothyris thea* (Figura 70).

Considerando as baixadas Amazônicas e Guianenses como a representação mais fiel da Hiléia, pode-se notar que, das 50 espécies com subespécies associadas com os centros de endemismo principais nessa região (Tapajós, Manaus/Guiana, Rondônia/Ucayali e Napo), 34 (68%) não passam dos limites da grande região Hiléia Amazônica (com as variações indicadas em (3)), apontando uma força evolutiva surpreendentemente grande para essa parte central dos Neotrópicos, apesar da sua idade relativamente pequena e isolamento deficiente das outras regiões, e da sua menor variação em altitudes e fatores físicos do ambiente do que estas.

(6) Tepuis: Limitada à região de montanhas e planícies da parte oeste do Escudo das Guianas, desde Monte Roraima e a Sierra de Lema até os Rios Negro e Orinoco. Três espécies associadas: *Heliconius luciana* (Figura 23), *Hypothyris connexa* (Figura 70), e *H. gemella* (Figura 73).

(7) Andina: De modo geral, restrita às encostas orientais dos Andes desde a Cordilheira de la Costa na Venezuela até Santa Cruz na Bolívia. Quatro espécies ocupam essa região toda, ou deixam de invadir apenas as extremidades norte ou sul: *Napeogenes harbora* (Figura 60) e *N. apulia* (Figura 65 (ambas sem atingir a Venezuela, esta última sem atingir a Bolívia)), e *Hyaliris coeno* (Figura 79) e *H. curvata* (Figura 82).

Quatro variações importantes da região (7) podem ser identificadas:

(7a) Extensão até as montanhas de Panamá e Costa Rica, em dois casos até a Sierra Madre de Guatemala e México, incluindo também as três cordilheiras da Colômbia e em dois casos o oeste do Equador, assim efetivamente unindo as regiões (7) e (1). Três espécies, muito aparentadas, associadas: *Eutresis hyperelia* (Figura 36, com um satélite na Serra da Neblina, extremidade oeste da região Tepuis, mas não estendendo-se além da Costa Rica), *Olyras orathis* (Figura 37), e *Tithorea tariciana* (Figura 39, não atingindo o oeste do Equador).

(7b) Concentração na parte norte dos Andes, menos Venezuela, desde as três cordilheiras da Colômbia até o Equador. Três espécies associadas: *Heliconius hecuba* (Figura 14), *Patricia deryllidas* (Figura 35), e *Ilronia humboldti* (Figura 38).

(7c) Restrição ao setor Colombiano-Ecuatoriano dos Andes orientais, atingindo o extremo norte do Peru. Três espécies associadas: *Heliconius hierax* (Figura 16), *H. congener* (Figura 31), e *Roswellia acristone* (Figura 33).

(7d) Restrição mais ao setor sul das encostas orientais dos Andes, do Equador até Bolívia. Nove espécies associadas: *Heliconius telesipha* (Figura 24, desde o extremo sul da Colômbia), *Patricia oligyrtis* (Figura 34), *Napeogenes omissa* (Figura 63), *N. glycera* (Figura 64), *Hypothyris meterus* (Figura 70), *H. mansuetus* (Figura 73), *Hyaliris latilimbata* (Figura 80), *H. praxilla* (Figura 81), e *H. frater* (Figura 83).

As 28 espécies endêmicas à região Andina (inclusive seis muito restritas em distribuição, ver abaixo) são acompanhadas por uma proporção maior (35 espécies regularmente encontradas nos centros Abitagua, Maraón, Andes, Chanchamayo e Yungas, que representam principalmente as encostas andinas) de espécies com extensão maior. A porcentagem de 44% de endemismo indica que a coerência e força históricas dessa região não são tão grandes como em duas das três regiões da primeira escala, apesar de serem grandes se considerada a relativa instabilidade da área através do tempo evolutivo.

Finalmente, em terceira escala há regiões que incluem espécies endêmicas, mas apresentam tamanhos e contornos equivalentes aos dos centros de endemismo para subespécies: Chiriquí (*Heliconius pachinus* - Figura 23, *H. hewitsoni* - Figura 30, e *Eutresis dilucida* - Figura 33), Chocó (*Neruda godmani* - Figura 12), Chimborazo (*Heliconius atthis* - Figura 22 e *Scada zemira* - Figura 55), Villavicencio (*Heliconius heurippa* - Figura 23), Abitagua + Sucúa (*Heliconius timareta* - Figura 23 e *Hyaliris antea* - Figura 84), Maraón (*Scada kusa* - Figura 54, e *Birunia pavonii* - Figura 38, invadindo o oeste do Equador), Chanchamayo (*Hyaliris juninensis* - Figura 82), Imerí (*Sais browni* - Figura 48), Bahia (*Heliconius nattereri* - Figura 16), e Rio Doce (*Hyaliris fiammetta* - Figura 79). Todas essas regiões devem ter uma história de isolamento mais prolongado, ou então um isolamento maior, do que os outros centros de endemismo subespecífico que não incluem espécies boas nas suas listas endêmicas.

Apenas treze espécies (11% das 123 analisadas) ocorrem em duas das três regiões de primeira ou segunda escala: *Eueides lybia* (Figura 10, 1i + 3), *Heliconius nunata* (Figura 18, 2c + 3a), *H. hecale* (Figura 21, 1 + 3d), *H. ethilla* (Figura 22,

2 + 3abc), *Melinaea mnasiae* (Figura 41, 2 + 3), *M. ethra* (Figura 43, 2 + 3ad), *Scada zibia* (Figura 54, 1ci + 5), *S. reckia* (Figura 55, 2d + 3), *Napeogenes cyria* (Figura 59, 2 + 3), *N. stella* (Figura 62, 1i + 5a), *N. inachia* (Figura 64, 1i + 3), *Hypothyris ninonia* (Figura 69, 2 + 3b), e *H. lepriouri* (Figura 75, 2 + 5c).

O grupo final inclui oito espécies (6,54 do conjunto analisado) que ocupam todas as três maiores regiões: *Heliconius melpomene* (Figura 26), *H. erato* (Figura 27), *H. sara* (Figura 28), *Tithorea harmonia* (Figura 40), *Melinaea ludovica* (Figura 44; 1i, 2c, 3), *Mechanitis polymnia* (Figura 51; poderia ser considerada 1 + 3e), *Mechanitis lysimnia* (Figura 52; ausente da maioria de 3), e *Hypothyris eucles* (Figura 77).

Assim, baseando-se no endemismo de lepidópteros miméticos, em nível de espécies, há ampla justificativa para a divisão dos Neotrópicos em três regiões principais, ou quatro se for incluída a região Andina, cada uma das quais com bastante subdivisão interna. É fato interessante que duas dessas quatro maiores regiões biogeográficas já se aproximam de centros de endemismo em nível de subespécies (Andes e Rio de Janeiro), o que indica uma integridade e continuidade histórica maior do que os outros centros de endemismo subespecífico, mesmo que menor que as outras duas grandes regiões biogeográficas. Mesmo no caso destas duas, há algumas subespécies das 123 espécies mapeadas que são distribuídas através de boa parte da região: *Heliconius sara thamar*, *Eueides lybia lybia*, *Heliconius antiochus alba* e *Melinaea ludovica ludovica* na Hiléia Amazônica, e *Heliconius sara sara* e *Heliconius erato hydra/petiverana* e pequenas variações em grandes extensões da região Transandina. No nível da segunda escala, cada uma das regiões de endemismo para espécies corresponde às distribuições de algumas subespécies endêmicas: (4) às subespécies do centro Belém, (5) às de Napo, (6) às de Pantepui. A terceira escala para endemismo de espécies é composta de áreas ocupadas principalmente por subespécies, e tratadas aqui como centros de endemismo associados com fenômenos evolutivos recentes ou atuais.

Dessa maneira, é possível notar uma certa continuidade na escala de endemismo entre espécies e subespécies, como existe na própria evolução orgânica, devido a variações em pressões seletivas e respostas populacionais de diferentes taxa, bem como na velocidade de fixação de isolamento reprodutivo entre populações diferenciadas. Isto implica em que muitos dos centros de endemismo aqui reconhecidos poderiam ter uma longa história de operação na evolução de subespécies, espécies e biotas. Assim, suposições simplistas sobre mecanismos recentes e únicos para a formação dos padrões de endemismo observados, não podem ser admitidas, mesmo se esses padrões forem claros e relativamente difíceis de harmonizar com poucas regiões grandes, como acima.

Resta notar, sem discussão maior, que há certas correlações entre os padrões biogeográficos e a posição filogenética das espécies, e apreciável concentração de certos taxa maiores dentro de regiões próprias. Nos Heliconiini, a maioria das espécies amazônicas, que não devem ser de grande antiguidade, não invade a América Central, sugerindo um tempo insuficiente para permiti-lo ou barreiras suficientes para evitar tal dispersão. Há uma grande proporção de Heliconiini endêmicos à região Transandina, ocorrendo em grupos taxonômicos restritos, o que sugere várias invasões dessa região a partir do sul, seguidas por especiação adicional

em isolamento. Nos Ithomiinae, a quase totalidade das espécies da tribo mais primitiva (Tithoreini) é restrita à região Andina, apenas *Athyrtis mechantis* invadindo a Amazônia Superior e *Tithorea harmonia* tornando-se amplamente distribuída; quatro das espécies andinas invadiram a América Central e uma lhe é endêmica (*Eutreis dilucida*), mas está claro que o centro principal deste grupo primitivo é nos Andes. As distribuições das espécies de *Hyalyris* são ainda mais restritas; a presença de duas espécies no sul do Brasil atesta a antiguidade do gênero, mas nenhum membro ocorre na Hiléia propriamente dita, o que sugere um grupo muito velho e bastante inflexível, parecido com os *Heliconius* mais primitivos (*nattereri*, *hierax* e *hecuba*). A vasta maioria das espécies que ocupam a Hiléia é plástica em padrão de cor e em comportamento, e tida como avançada em termos de morfologia, o que também seria previsível por consideração da formação mais recente dessa região. Assim, existiria em hipótese uma fauna antiga ocupando a América do Sul, mais Antártida e Austrália, no início do Terciário, que começou desde cedo a invadir a América Central, ficando concentrada em certos períodos em terras mais altas e provavelmente frias, e talvez tendo ocupado a Amazônia moderna apenas no Plioceno e no Quaternário, quando esta tomou forma e foi coberta por florestas - o que não representa grande novidade em termos de biogeografia histórica neotropical.

IV. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS ESPÉCIES: AMPLITUDES ECOLÓGICAS

Os mapas da distribuição geográfica das espécies (Figuras 5-84), especialmente quando conjugados com os gráficos de preferências altitudinais, podem ser usados diretamente na inferência de fenômenos ecológicos e evolutivos. Os dois tipos de informação juntos fornecem indicações da amplitude ecológica das espécies, pois as comunidades vegetais, especialmente as plantas das quais as larvas e os adultos dependem para seu alimento durante os quatro a seis meses em que vivem, variam muito de região em região e em altitudes diferentes. Assim, de modo geral, deve-se esperar uma amplitude ecológica maior da espécie, quanto mais ampla sua distribuição geográfica ou sua faixa de altitudes ocupadas. Como corolário, espera-se uma correlação positiva entre o tamanho da área de distribuição e a faixa de altitudes nas quais ocorre a espécie. Qualquer desvio dessa correlação geral sugere fenômenos ecológicos ou evolutivos que escapam a análise direta e simples acima, e que mereceriam mais investigação.

De fato, a maioria das espécies mapeadas demonstra tal correlação positiva, chegando a extremos conjugados máximos em *Heliconius numata/ismenius* (Figuras 18 e 19), *Mechanitis polymnia* (Figura 51), *lysinnia* (Figura 52) e *menapis/mataeus* (Figura 53), e mínimos em *Heliconius hierax* (Figura 16), *Sais browni* (Figura 48), e *Hyalyris fiammetta* e *H. leptalina* (Figuras 79 e 82). Alguns desvios, como as espécies que ocupam todas as baixadas amazônicas com pequena faixa de altitudes como *Heliconius wallacei* - Figura 16, *Sais rosalia* - Figura 47, e *Hypothyris flubonia* - Figura 71), são auto-explicativas. Os casos interessantes são os que apresentam contradições, que exigem explicações mais sofisticadas.

As seguintes espécies demonstram distribuição altitudinal maior que a esperada pelas suas distribuições geográficas restritas: (1) *Neruda godmani* (Figura 12), (2) *Heliconius ethilla* (Figura 22), (3) *H. atthis* (Figura 22), (4) *H. besckei* (Figura 23), (5) *H. hortense* (Figura 25), (6) *Elanina pavonis* (Figura 38).

(7) *Melinaea marsaeus* (Figura 42), (8) *Melinaea menophilus* (Figura 46), (9) *Scada reckia* (Figura 55), (10) *Epityches eupompe* (Figura 56), (11) *Placidula euryanassa* (Figura 57), (12) *Napeogenes sylphis* (Figura 66), (13) *Hypothyris ninonia* (Figura 69), (14) *Hypothyris mameucus* (Figura 76) e (15) *Hyalyris latilimbata* (Figura 86). Todas essas espécies são encontradas com freqüência em sítios onde não seriam esperadas, apresentando assim uma surpresa para o observador, e apontando uma amplitude ecológica maior que a normal para suas congêneres ou outras espécies co-endêmicas.

Algumas destas aparentes anomalias são fáceis de explicar: (15) é espécie migratória nos Andes do norte do Peru, aparecendo em muitas localidades e altitudes onde não é residente; (4), (5), (10) e (11) ocorrem apenas nos extremos da região neotropical, em serras que descem até o mar, onde climas frios e úmidos aparecem em altitudes muito baixas quando as regiões mais elevadas se tornam demasiadamente frias no inverno; e (3) e (6), um par mimético, também ocorrem em região periférica e ecologicamente marginal, talvez sofrendo pressões para expandir suas amplitudes ecológicas para sobreviver em condições relativamente adversas, com ambientes acositáveis fragmentados em moitas isoladas. A espécie (2) é muito próxima a (3), e apresenta um fenômeno de ocupação de ambientes marginais de vários tipos, inclusive semi-áridos e secundários; isto é também evidenciado em (13) e (14). Esta tendência de expansão altitudinal, possivelmente ocasionada por competição (veja abaixo), pode levar à ampliação da valência ecológica observada.

Neruda godmani (1) é o único representante do seu gênero em uma região costeira superúmida, onde florestas pluviais estendem-se da planície até os topos dos Andes. Os limites ecológicos altitudinais devem ser menos estreitos em tal região - o que pode ser verificado na distribuição de subespécies de outras espécies, que de igual modo ocupam no Chocó uma faixa muito ampla de altitudes.

Napeogenes sylphis é uma espécie extraordinária, ainda pouco conhecida para permitir uma análise completa da sua amplitude ecológica. É a única nas quatro tribos analisadas que habita ambientes tropicais e baixadas, sem apresentar escamação forte ou pigmentação amarela; acompanha sempre as espécies locais do gênero *Oleria*, e nisso também é única entre todas as espécies analisadas aqui. Pode-se propor que essa associação mimética especial permite uma maior faixa de ocupação de altitudes, seguindo as várias espécies de *Oleria*, que se sobrepõem em segmentos altitudinais menores entre o nível do mar e as florestas nubladas.

De maneira semelhante, *Scada reckia* ocorre em associação com membros do gênero *Aeria* (*Oleriini*), e também com diversas mariposas diurnas pequenas que habitam ambientes tanto abertos como fechados, em várias altitudes. É possível que estas associações, ainda insuficientemente estudadas, ajudem a ampliar a valência ecológica da espécie.

Cada uma das duas espécies de *Melinaea* (7 e 8) representa uma associação de um complexo de terras baixas com outro de altitudes maiores, aparentemente sem isolamento reprodutivo. É provável que aqui existam fenômenos de especiação e desespeciação afins aos já mencionados nos co-mímicos, os *Heliconius* silvanificor mes (página 152), e que a amplitude ecológica excessiva seja um resultado da urnão recente e frágil de duas espécies, que no passado sofreram deslocamento de preferências altitudinais num processo de tentativas malogradas de firmar seus

isolamentos e nichos separados. Certamente estes casos merecem mais estudo.

Outro grupo de espécies possui distribuição altitudinal menor que a esperada: (1) *Eueides lybia* (Figura 10), (2) *Heliconius hecale* (Figura 21), (3) *Heliconius sara* (Figura 28), (4) *Tithorea harmonia* (Figura 40), e (5) *Napeogenes inachia* (Figura 68). É evidente que, se uma espécie pode ampliar sua distribuição geográfica sem ter que mudar de comportamento (isto é, sem ampliar sua valência ecológica ou faixa de altitudes ocupadas), o fará. Isto obviamente tem acontecido em (3) e (4), espécies típicas de regiões planas e quentes que, como as outras três espécies, tendem a ser encontradas muito menos freqüentemente do que se espera pela sua extensa distribuição geográfica - e, quando encontradas, são abundantes em um local muito restrito. Essa "síndrome" caracteriza várias outras espécies nos grupos analisados, e sugere uma certa inflexibilidade comportamental, que normalmente leva uma espécie a restrição geográfica, como endêmica relicta (veja *Heliconius nattereri*, Figura 17, discutida em Brown, 1972a), compensada por grande capacidade de vôo e um oportunismo ecológico. Assim, a formação constante de novas colônias com multiplicação rápida produz populações locais densas, a partir de um propágulo que pode vir de lugar relativamente distante. Tenho observado e comprovado migração, oportunismo, e rápida implantação de colônias em *Heliconius sara* e *Tithorea harmonia*, e registrado seus resultados (especialmente colônias largamente espaçadas com genes bastante misturados) em *H. hecale* e *H. inachia*. Se tal estratégia funcionar, poderá livrar uma espécie inflexível de restrição na sua distribuição geográfica, ou permitir a uma espécie operar com menor número de enzimas e seqüências comportamentais, e mesmo assim ocorrer em larga área, desta forma levando a características como as observadas nessas cinco espécies, que devem ser procuradas em outras - pois são de bastante significação ecológica.

Dois casos especialmente interessantes são os de *Heliconius erato* e *H. melpomene* (Figuras 26-27), que são amplamente distribuídas mas demonstram uma quebra abrupta em abundância acima de 1200 m de altitude - apesar de poderem colonizar altitudes muito maiores em alguns casos (até 2000 m; ver Brown & Mielke, 1972:4). Benson (1978) explica isto em termos de competição pelas plantas de alimentação das larvas, de *H. erato* com *H. clysonymus* (Figura 25), e de *H. melpomene* com *H. cydno* (Figura 23). Esta sugestão simples é apoiada não somente pelas preferências altitudinais indicadas das espécies (note especialmente a complementariedade nítida das faixas ocupadas por *H. erato* e *H. clysonymus*, Figuras 27 e 25), como por inúmeros outros dados de campo sobre competição entre essas espécies. Pode-se notar que, de 483 listas locais (não de quadrantes, e elimina localidades generalizadas como "Bogotá") da Venezuela e da Colômbia que incluem *H. erato* e/ou *H. clysonymus*, apenas 37 incluem ambas as espécies (há 345 com só *erato* e 101 com só *clysonymus*). Muitas das localidades onde ambas ocorrem estão no vale do Rio Cauca, onde *H. erato chestertonii* tem conseguido coexistir em parte com *H. clysonymus*, como o pude verificar no local. Parece que esse vale não pode ser invadido por *H. melpomene*, que evidentemente não persiste ali na presença das populações residentes de *H. cydno*, que incluem uma forma, *gustavi*, mimética de *H. erato chestertonii* - a única *H. cydno* que ocupa assim o nicho normal de *H. melpomene* em associação mimética com *H. erato*.

V. PADRÕES DE PREFERÊNCIAS ALTITUDINAIS

Dos 123 mapas de preferência altitudinal (Figuras 5-84), 111 apresentam picos nítidos em uma, ou entre duas, das faixas padronizadas, assim distribuídas:

AB (200 metros)	14
B (200-600 metros)	21
BC (600 metros)	18
C (600-1200 metros)	25
CD (1200 metros)	18
D (1200-1800 metros)	11
DE (1800 metros)	4

É algo estranho, em vista da extensão geográfica das terras em cada uma dessas faixas de altitude dentro das florestas neotropicais, que o peso de preferência (86%) esteja nas faixas B e C (200-1200 m), com a classe maior (incluindo a metade dos picos nos seus dois limites) entre 600 e 1200 metros (39% do total). Menos de 10% das espécies podem ser classificadas como tendo um máximo de abundância em 200 m ou menos, onde se situam mais de dois terços das terras cobertas de floresta pluvial nos Neotrópicos atuais. Essas preferências correspondem às observações constantes no campo, onde as terras onduladas são sempre as mais ricas para indivíduos, espécies e sistemas: nas baixadas amazônicas e orinocences, essas são regiões mamelonizadas entre 200 e 500 metros, enquanto que, nos Andes, são os vales largos entre 600 e 1300 metros de altitude.

Entre as muitas explicações plausíveis para este fenômeno, que é um pouco enigmático em organismos da floresta neotropical, é possível que ele seja uma scabra de longos períodos de adaptação a temperaturas menores no passado. A adaptação fisiológica e bioquímica a temperaturas ambientais dominantes é algo que leva muito tempo para atingir um ótimo, e também para se modificar se essas temperaturas mudam, pois a síntese e experimentação de novas enzimas é um processo custoso, lento e pouco eficiente. Imaginando que a maioria dos organismos esteja adaptada às temperaturas médias reinantes a 900 m de altitude hoje, isto corresponderia a um regime climático aproximadamente 5°C. mais frio (pelo coeficiente de esfriamento adiabático em atmosfera úmida) do que a 100 m, altitude média das grandes extensões da floresta neotropical atual. Será coincidência que 5°C. é também a depressão média de temperatura constatada para a região da floresta neotropical durante a última grande glaciação (Gates, 1976)? Se a maioria das populações tropicais de zonas baixas tivesse que se adaptar, durante milhares de anos, a regimes de temperatura 5°C. mais frios que os de hoje, não haveria mais de estranhas que fossem encontradas hoje em regiões adjacentes onde a temperatura permanece a mesma que nas baixadas do passado. Assim também se explica a extrema raridade de espécies com abundância máxima abaixo de 200 m, e a existência de muitas espécies tropicais que hoje sobrevivem e se reproduzem nas florestas nubladas acima de 1200 m, normalmente consideradas como um ambiente subtropical.

Uma explicação histórica não é única nem necessária para justificar as preferências altitudinais observadas em lepidópteros tropicais. Entretanto, é bastante simples e conveniente, corresponde a dados históricos conhecidos e independentes (veja seção XI.B), e pode ser suficiente, especialmente se os fatos paleo-

climatológicos forem considerados em conjunto com a morosidade da evolução biológica global. Outras explicações são mais complexas, e exigem suposições fisiológicas e ecológicas pelo menos tão difíceis de comprovar e generalizar como a hipótese histórica, que já possui bastante corroboração e generalização através de estudos em outras áreas biológicas e geológicas.

VI. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS ESPÉCIES E DAS BIOTAS: BARREIRAS (Figuras 5-84 e mapas de projeção nas Figuras 86-129)

Uma vez que uma abordagem genética foi empregada na determinação de zonas de maior ou menor homogeneidade para cada espécie, é natural que as fronteiras entre as subespécies ou semiespécies correspondam, em quase todos os casos, a barreiras genéticas - isto é, ao confronto entre populações com diferentes conjuntos genéticos adaptativos, cada um resistindo de maneira variável a introgressão pelo outro, resultando numa estreita ou ampla faixa de contato em tensão (veja página 150). Uma pergunta que surge em seguida é de saber, se essas barreiras genéticas também correspondem a barreiras físicas? Mais importante ainda seria perguntar, se as barreiras genéticas correspondem a barreiras ecológicas reconhecíveis de qualquer tipo - abiótico (solos, clima, topografia) ou biótico (comunidades vegetais, competição, predação, parasitismo)? Os dados representados nos mapas de projeção (na terceira linha das Figuras 86-129), que indicam as barreiras que as espécies e subespécies de fato reconhecem, permitem uma resposta razoavelmente negativa a essas duas perguntas, e assim abrem importantes perspectivas para trabalhos futuros. Serão examinadas aqui, portanto, as barreiras físicas e ecológicas identificáveis na região neotropical, para ver de que maneira operam no caso de não serem genéticas (por exemplo, as externas à região, como os oceanos), e de que maneira correspondem a barreiras genéticas quando existem entre centros de endemismo subespecífico.

Onde existe uma barreira física "absoluta" e limitante à região da floresta neotropical - o Oceano Atlântico ou Pacífico, o mar do Caribe, a parte alta da Cordilheira dos Andes, o deserto peruano - há quase sempre um acúmulo de limites distribucionais, como seria esperado (veja especialmente as Figuras 87, 90, 97, 101, 106, 107, 108, 110, 118, 119, 128 e 129). Entretanto, as exceções a essa atuação geral esperada de barreiras físicas absolutas são freqüentes demais para serem descartadas como "comprovação da regra." Por um lado, tais barreiras às vezes atuam para apenas uma parte das espécies que delas se aproximam; casos notáveis de existência de alta proporção de limites distribucionais aquém dessas barreiras físicas fortes podem ser verificados nos mapas de projeção das Figuras 86, 91, 96, 103 e 112, e alguns desses limites podem ainda ser observados na maioria dos mapas de projeção. Por outro lado, e ainda mais surpreendentemente, tais limites deixam de atuar em alguns casos; numerosas espécies atravessam os mares para aparecer em ilhas, e ultrapassam cordilheiras altas para colonizar vales dos outros lados, freqüentemente sem diferenciação genética evidente. Como exemplos de tais proezas, veja as Figuras 86 (Ilhas do Caribe, Honduras: *Heliconius erato petiverana*), 89 e 90-91 (Ilha Gorgona, Colômbia: diversas subespécies de Choacó e Chimborazo), 89 e 92-93 (diversas subespécies dos vales do Cauca e Magdalena atravessam as cordilheiras ocidental, central e oriental da Colômbia; veja também Brown & Benson, 1975b).

96 (quatro subespécies continentais existem na Ilha de Curaçao), 97 (várias subespécies compartilhadas pela Península de Paria e Trinidad), 99-100 (subespécies da Bacia Amazônica atingem os vales do Magdalena e Patia), 105 (numerosas subespécies do alto Marañón desrespeitam a cordilheira dos Andes, com elevação mínima de 2145 metros, esta em região semi-desértica e portanto não utilizável para passagem), 109 (várias subespécies passam as cordilheiras no sul do Peru), e 119-121 (várias subespécies invadem a Ilha de Marajó ou saem dela, nem sempre pelos "furos" mais estreitos no oeste). Evidentemente, as barreiras físicas "absolutas" não são tão perfeitas, mesmo para estes organismos frágeis e sedentários da floresta tropical, e mesmo se considerar-se uma dispersão durante os períodos de rebaixamento do nível do mar. Também não representam limites gerais para todas as espécies que, em hipótese, deveriam atingi-las.

Exatamente a mesma situação é evidenciável, com um aspecto adicional interessante, nas barreiras físicas e internas à região Neotropical, "relativas": rios largos, serras ou escarpas menores, transições entre regiões cristalinas e sedimentares ou tipos topográficos diferentes. Como no caso das barreiras externas, tais elementos fisiogeográficos apresentam alguns acúmulos de limites distribucionais, que são facilmente identificáveis nos mapas de projeção das Figuras 112 e 113 (Rio Orinoco), 115 (Rio Orinoco e Serra Parima), 116 (Rio Solimões), 117-119 e 121 (Rio Amazonas), 122 (Serra dos Parecis), 123 (Rio Madeira) e 129 (Serras da Mantiqueira e do Espinhaço). Os casos "excepcionais" de grupos de subespécies que não alcançam, ou que atravessam tais barreiras, entretanto, são ainda mais abundantes, tanto em escala óbvia (como nas Figuras 101 e 107, rios da Amazônia Superior; 109-111, Serra dos Parecis; 116, Rio Negro; 117 e 119, Rio Amazonas; e 124 e 125, Serras da Mantiqueira e do Espinhaço), como em escala menor - o que representa o aspecto mais interessante. Em todos os casos investigados em detalhe, inclusive os mencionados e discutidos em publicações anteriores (Brown & Mielke, 1972: 3,40), foi verificado que a maioria das populações de *Heliconiini* e *Ithomiinae* residentes de um lado da barreira atravessam a barreira com alguma regularidade; entretanto, dificilmente penetram geneticamente até mais de 20 km no outro lado, dentro das populações de outra subespécie da mesma espécie. Como esta distância é próxima-se da largura de algumas zonas de hibridização entre subespécies dessas mesmas espécies, na ausência de barreiras físicas óbvias (Turner, 1971a, 1976b, 1977), deve-se concluir que a "barreira" física de fato inexistente para a dispersão dos organismos (talvez apenas retardando-a), ou é muito menos importante que a barreira genética do outro lado (que a barreira física pode ajudar a definir ou manter nessa posição, mas dificilmente teria gerado).

Precisamente a mesma situação pode ser verificada pelo exame de barreiras ecológicas mais evidentes, tais como transições maiores de vegetação, regime climático, solo, ou associação mimética. Exemplos de acúmulos de limites de distribuição geográfica de subespécies contra tais barreiras não faltam nos mapas de projeção: veja Figuras 86, 102, 110 e 129 (limites de temperatura); 86, 87, 89, 91, 94-96, 110-111, 113, 116, 119 e 126-129 (limites de pluviosidade); 86, 87, 88, 91, 94, 96-101, 110-117, 121-122 e 128 (limites de vegetação); e 95-98, 106, 112, 114-115, 119, 121-122 e 128 (limites edáficos) (em todas as regiões, nestes organismos, há alguma limitação por associação mimética). Por outro lado, a adaptabilidade de

populações ou até subespécies de *Heliconiini* e *Ithomiinae* a transições ecológicas pode ser muito grande, como é atestado pelas distribuições nas Figuras 86, 89, 91, 93, 96, 97, 99-100, 103, 105, 107, 109-111, 113-116, 122-124, e 126-129. Um caso extremo é o de *Elzunia pavonii* (Figura 38), muito próxima e talvez até co-específica com a espécie *E. humboldti*, que é restrita a florestas nubladas, super-úmidas, nas encostas dos Andes entre 1200 e 2500 m na Colômbia e no Equador (Brown, 1977b; Mielke & Brown, 1979). *Elzunia pavonii* é geralmente distribuída em florestas e bosques secos, e até ocupa áreas semi-desérticas onde haja manchas de vegetação mais densa, na costa seca do Equador e no norte do Peru, subindo as serras áridas desta região mas não as serras úmidas naquela. De fato, abundam exemplos de adaptação profunda dessas espécies a condições ecológicas muito diversas, com ou sem diferenciação taxonômica, de tal forma que é evidente que apenas regiões com desertos arenosos, invernos nevados, ou falta total de manchas de vegetação densa, representariam habitats inteiramente inabitáveis por estas borboletas, nativas da Floresta tropical úmida mas bastante adaptáveis.

Turner (1976b, 1977) dá muita ênfase a barreiras edáficas contra a dispersão de *Heliconius erato* e *H. melpomene*, mas os exemplos usados por ele não resistem aos dados atualmente em mão sobre as regiões (subcostal das Guianas, cume da Serra dos Parecis) que ele menciona. Por exemplo, hoje pode-se afirmar que o habitat em cima da Serra dos Parecis (areia branca) que se imaginava ser uma barreira para *Heliconius erato*, é de fato um corredor para a dispersão da subespécie estenotópica *H.e. venustus*, pois em cada lugar onde haja água permanente forma-se uma floresta densa rica em Passifloraceae, Rubiaceae, e os *Heliconiini* associados. A subespécie mais euritópica, *H.e. phyllis*, ocorre nas florestas abertas em solos ricos nas encostas sul e oeste da mesma serra. Mais abaixo nesta tese, discutir-se-á o funcionamento de supostas barreiras ecológicas como corredores, bem como a situação especial de zonas de tensão ecológica como a Serra dos Parecis.

Restam apenas barreiras ecológicas sutis ou difíceis de perceber (competição, predação, parasitismo), como fatores potenciais causadores das barreiras genéticas observadas. Não há dúvida que tais fenômenos são muito importantes na vida das populações dos organismos em questão (Brown & Vasconcellos Neto, 1976; Benson, 1978; R.F. Monteiro, estudos em andamento). Entretanto, sua variação geográfica ou é mínima (como no caso de muitos parasitoides, tanto na sua taxonomia como nos seus parâmetros biológicos), ou é muito mais fina que os padrões regionais ou subregionais menores que se observaram neste trabalho. A malha de variação de pressões bióticas seletivas nas populações deve ser, de modo geral, da mesma amplitude que o tamanho dos próprios demes - até uns poucos quilômetros quadrados, freqüentemente bem menos (Brown & Benson, 1974). A menor distribuição observada para um *Taxon* neste trabalho (excetuando exemplares únicos) é quatro ordens de grandezas maior que isto, e quase todas as subespécies examinadas ocupam áreas de 10^5 a 10^6 km² - separadas por faixas muito menores, de rápida transição genética, difíceis de correlacionar consistentemente com quaisquer barreiras ou transições físicas ou ecológicas. Além disto, a adaptabilidade dos organismos perante uma variação de condições ecológicas óbvias, discutida acima, deve estender-se para as condições sutis também, ajudando a minimizar os efeitos dessas variações da mesma maneira. A conclusão deste exame dos limites de distribuição geográfica, representados

nos mapas de projeção nas Figuras 86-129, é que todos os tipos reconhecidos ou imagináveis de barreiras à dispersão devem possuir alguma importância evidente, mas nenhuma dessas barreiras e nenhuma combinação simples delas permite uma explicação integral e coerente das barreiras genéticas observadas ou dos padrões biogeográficos regionais - mesmo tomando em conta a variabilidade de respostas fisiológicas e evolutivas dos diferentes organismos analisados. Assim, é provável que a formação das barreiras genéticas foi condicionada por combinações de barreiras geográficas, parâmetros populacionais, e fatores históricos que determinavam outros limites em alguns períodos antecedentes ao presente.

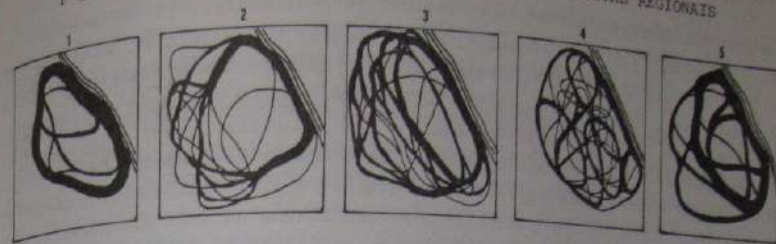
VII. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS BIOTAS: GÊNESE DE PADRÕES REGIONAIS

Para efetuar uma avaliação mais minuciosa dos padrões regionais representados nos mapas de projeção das Figuras 86-129, é necessário desenvolver algumas previsões de padrões gerais que se espera como resultados de diferentes mecanismos de formação e fixação de barreiras genéticas (veja também Endler, 1977).

Entre os diferentes mecanismos de formação de padrões biogeográficos regionais em nível de biotas inteiras, cinco pelo menos são importantes (elimina-se de partida a hipótese de evolução inteiramente aleatória, não por ser ela inconcebível, mas por ser inconsistente com os padrões verificados, bem como desinteressante para a investigação científica neste nível). Para uma região, as cinco hipóteses seriam:

- A. Hipóteses que supõem que a diferenciação ocorre principalmente em alopatria geográfica, sem fluxo gênico livre entre as populações divergentes.
 - 1. Existência de uma ilha moderna completa, uma região efetivamente isolada por todos os lados, não permitindo imigração ou emigração suficientemente regulares para existir continuidade gênica alguma com as populações em regiões adjacentes.
 - 2. Existência de uma ilha moderna quase completa, isolada por três lados mas não pelo quarto, tendo possibilidade de continuidade gênica muito limitada em uma só direção.
 - 3. Existência de uma ilha completa ou parcial no passado, com as mesmas características de (1) ou (2), mas com possibilidades, sob as condições atuais, de ter continuidade gênica em diversos lados, condicionada e limitada apenas por barreiras genéticas e outras.
 - 4. Existência de uma série de ilhas modernas ou históricas, parcialmente comunicáveis entre si mas fortemente isoladas, como conjunto, das regiões adjacentes.
 - B. Hipótese que não requer alopatria geográfica para levar a diferenciação de biotas regionais.
 - 5. Formação de padrões regionais por diferenciação parapátrica em resposta coletiva de várias populações a certas condições do ambiente, reconhecíveis e respeitadas por muitas espécies na biota.
- Suposta uma região, ecologicamente mais ou menos homogênea, com uma barreira física forte de um lado: o mapeamento das distribuições geográficas de aproximadamente 20 subespécies endêmicas deve dar luz a padrões (análise de projeção) como indicados na Figura 133, para cada uma das hipóteses acima (todas as propostas

FIGURA 133: PADRÕES DE PROJEÇÃO PARA BIOTAS REGIONAIS



subitem algum ruído produzido por variação em amostragem ou parâmetros populacionais).

Analisando-se os cinco padrões, vê-se que aumentam em complexidade interna na ordem (1) (qualquer desarmonia interna é puro ruído) - (2) (há dispersão desordenada pelo lado "aberto", com ajustes de distribuição que variam entre conjuntos gênicos adjacentes) - (5) (as barreiras inexistem mas os "clines" regionais obedecem a um padrão determinado por conjugação de fatores ambientais; em teoria, essa hipótese poderia produzir qualquer padrão até a desarmonia total, dependendo das premissas sobre as populações e dos fatores aos quais respondem, o que a torna instável nesta acepção) - (3) (há dispersão evidente em várias direções, mas uma tendência nítida de existirem menos limites coincidentes na parte central da região, porque o conjunto era mais compacto quando se formou no passado, e de haver diversos limites coincidentes antes do limite mais externo da região) - (4) (há um número igual de limites distribucionais no centro e nas periferias da região, mas diversos limites coincidem ao redor das subregiões). O extremo de (4), e também da acepção mencionada de (5), é a desarmonia total dos limites, que indica evolução local aleatória; mais uma vez, esse extremo é inconsistente com os padrões regionais evidenciados aqui e não será mais examinado até o fim desta discussão.

Como as cinco hipóteses não são mutuamente exclusivas, e de fato todas podem e devem ser verdade para uma dada região desde que a dimensão histórica seja considerada, é apenas interessante notar aqui que alguns dos mapas de projeção (Figuras 86-129) conformam-se bem com um ou outro dos padrões indicados, e que esta conformidade é freqüentemente associável a outros aspectos da região. É possível dividir os mapas de projeção dos centros de endemismo (eliminando os com menos de dez espécies projetadas) nas seguintes categorias:

- A. Conformidade com (2), indicando fortes barreiras modernas ilhando a região em três lados: Figuras 91 (Chimborazo) e 97 (Sucre/Trinidad).
- B. Conformidade com (3), mas com duas barreiras fortes e paralelas: Figuras 87 (Chiriquí), 88 (Dariên), 90 (Chocó), 92 (Cauca), 98 (Apure), 102 (Andes), 103 (Abitagua), 104 (Sucúa), 106 (Huallaga) e 108 (Chanchamayo).
- C. Conformidade com (3), com barreira forte de um só lado: Figuras 96 (Roraima Grande), 99 (Villavicencio), 100 (Putumayo), 110 (Yungas), 116 (Imerí), 117 (Guiana), 118 (Oyapock), 119 (Belém), 123 (Madeira), 124 (Tefé), 126 (Pernambuco) e 128 (Bahia).
- D. Conformidade com (3) sem a existência de qualquer barreira forte de lado: Figuras 89 (Nechí), 111 (Guaporé), 112 (Imataca), 114 (Roraima), 117 (Manaus), 122 (Macdonônia) e 125 (Loreto).
- E. Conformidade com (3) e (4), indicando alguma complexidade interna de

sub-centros de endemismo e evolução: Figuras 86 (Guatemala), 95 (Catatumbo), 101 (Napó), 107 (Ucayali), 109 (Inambari), 121 (Tapações) e 129 (Rio de Janeiro).

F. Conformidade com (4), indicando regiões suficientemente desintegradas para formar várias ilhas internas, tanto no passado como no presente: Figuras 93 (Magdalena), 105 (Marañón), 113 (Pantepui) e 127 (Araguaia).

A única ilha oceânica verdadeira com número grande de espécies da floresta neotropical (Trinidad) também apresenta um padrão de distribuição das subespécies endêmicas, indicativa de ilha parcial - a região ilhada de fato atravessa um braço do oceano (que era seco no passado), e depois é limitada imperfeitamente por barreiras vegetacionais* (Figura 97; Tipo 2, Figura 133). Este padrão também caracteriza o centro Chimborazo, que apresenta três tipos de barreiras fortes (oceano a oeste, deserto a sul, alta cordilheira a leste). O conjunto B representa centros de endemismo ístmicos, seja de terra entre mares, vales entre cordilheiras, faixas altitudinais dos Andes, ou uma combinação desses com barreiras vegetacionais ou climáticas; algumas espécies transbordam, de maneira variável, os dois fins do istmo, e há algumas barreiras no seu interior também. Os conjuntos C e D mostram padrões com uma disciplina interna consistente, parecendo centros distribucionais quase típicos, enquanto o conjunto E já demonstra inconsistências internas, com fragmentação parcial dos centros em subunidades reconhecíveis. O conjunto F inclui quatro regiões que são visivelmente fragmentadas hoje em ilhas de floresta tropical de menor tamanho, resultando em padrões biogeográficos relativamente caóticos.

A tendência dos mapas de projeção a se conformarem com o padrão previsto pela aplicação da hipótese 3, de maneira alguma comprova essa hipótese de preferência às outras; apenas não serve para rejeitá-la, enquanto (1), (2) e (4) podem ser relativamente desfavorecidas pela maioria dos padrões observados. Essa conformidade com (3) é muito importante para a análise desta tese. Tanto a premissa da existência de centros de endemismo, como a formulação desses centros por isolinhas, e como a própria fórmula usada para determinar valores endêmicos, dependem da existência de padrões distribucionais de biotas regionais do tipo previsto pela hipótese 3. A análise funcionaria com os padrões das hipóteses 1 e 2, mas as isolinhas ficariam muito próximas na região das barreiras, deixando uma grande área central vazia; algumas das aceções dos padrões das hipóteses 4 e 5 também dariam isolinhas aceitáveis, mas bastante distorcidas (as da hipótese 4 tenderiam a mostrar subcentros nas próprias isolinhas). Assim, se as isolinhas se disciplinarem em zonas nítidas concêntricas, com a de valor maior cercando uma área cuja largura não é maior que a distância entre essa isolinha e a menor (0), seria sinal de padrões distribucionais de tipo 3 - que também poderiam corresponder à evolução regional dirigida em boa parte por processos indicados pela hipótese 3. O acúmulo de isolinhas contra barreiras modernas é previsto por qualquer uma das hipóteses (exceto talvez 4), e em consequência o padrão de isolinhas deve ser examinado nos lados onde não há tais barreiras, para determinar a qual tipo pertence.

* Utilizo o neologismo "vegetacional" como adjetivo correspondendo à vegetação, que considero não só no aspecto taxonômico (flora), mas também no que se refere à estrutura, química, e relacionamento com clima e solos.

Tendo confirmado que as biotas analisadas possuem as características necessárias para sua análise de endemismo por isolinhas, é possível então examinar os resultados dessa análise (Figuras 86-129, mapas superiores).

VIII. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS BIOTAS: CENTROS DE ENDEMISMO

Os mapas de isolinhas de endemismo, corrigido para hibridização (em cima à esquerda, Figuras 86-101 e 103-129), não deixam dúvidas de que os centros de endemismo, correspondentes a cada biota englobada nos mapas de projeção, são fenômenos verdadeiros na floresta neotropical. Surpreende que possam ser representados com isolinhas tão bem disciplinadas, considerando as variações nas fontes dos dados, nos métodos de coletá-los, e nas próprias características populacionais dos organismos. As poucas complexidades e incoerências que são evidentes, especialmente em alguns centros com situações ecológicas correspondentes e identificáveis, são discutidas nesta seção e na seção IX.

Em termos de evolução, a coerência dos centros de endemismo sugere que devem ser, pelo menos em parte, centros de evolução passada e presente, e não apenas centros de aglomeração ou de associação de organismos ecologicamente compatíveis (o que daria um quadro mais caótico, com menos tendências a demonstrar padrões regionais). Esta conclusão é apoiada também pelo exame dos outros organismos com regimes diferentes de seleção e com outras preferências ecológicas: semelhantes áreas têm sido assinaladas, após estudos profundos (acompanhados no primeiro caso por mapeamento de endemismo com isolinhas), para endemismo em aves (Haffer, 1974, 1975, 1978), árvores (Prance, 1973, 1979), e lagartos (Vanzolini & Williams, 1970; Vanzolini, 1970) da floresta neotropical. A correlação quantitativa entre estes três conjuntos de dados e os centros de endemismo detectados em lepidópteros, é alta demais para ser pura coincidência (Brown & Ab'Sáber, 1979; Figuras 10 e 11); esta correlação é aqui representada na Figura 134, usando os dados mais recentes de Prance (1979).

Outra evidência de que os centros de endemismo sejam de fato focos de evolução biótica, está no grande número de conjuntos miméticos que ocorrem em cada um deles. De modo geral, podem ser reconhecidos 14 padrões miméticos generalizáveis nos lepidópteros aqui analisados, de ocorrência potencial em qualquer comunidade da floresta neotropical (veja também Brown, 1972a:51):

- A = Alaranjado com listras e margens pretas (Heliconiini-primitivo)
- B = Complexo "tigre" dominante (alaranjado-amarelo-preto)
- C = Mancha amarela na asa anterior, base vermelha na asa posterior
- D = Manchas e faixas brancas em fundo de azul reluzente
- E = Três listras amarelas em fundo negro (às vezes parecendo um "A" amarelo)
- F = Mancha vermelha na asa anterior, com ou sem uma faixa amarela na asa posterior
- G = Transparente com bordas escuras, tamanho grande
- H = Faixas amarelas (geralmente só duas, na asa anterior) em fundo de azul reluzente
- I = Complexo "tigre" subdominante, geralmente amarelado ou enegrecido
- J = Transparente com bordas escuras, tamanho pequeno

- K = Complexo "tigre" auxiliar, geralmente com variações no amarelo
- L = Negro com vários pontos amarelos e/ou brancos (Elzunia)
- M = Transparente ou escuro com ponta da asa anterior alaranjada
- N = "Dennis-raic" (terminologia genética nos Heliconiini): base das asas vermelha ou alaranjada, rajada se presente na asa posterior, com mancha amarela no meio da asa anterior.

As faunas associadas aos centros endêmicos aqui reconhecidos (Apêndice III) demonstram entre três (Roraima, Madeira) e onze (Nechí, Abitagua) desses 14 padrões gerais de mimetismo. Uma análise local para Limoncocha, leste do Equador (Drummond, 1976), revela nove complexos presentes só nos Ithomiinae, assim designados:

1. Transparent Mimetic Complex
 - A. Yellow Opaque Subcomplex (= E acima)
 - B. Orange-tip Subcomplex (= M acima)
 - C. White Subcomplex (= J acima)
 - D. Yellow Clear-wing Subcomplex (principalmente nos Ithomiinae não analisados aqui; os membros deste complexo no gênero *Napeogenes* são agrupados com o complexo E acima)
 - E. Large Clear-Wing Subcomplex (= G acima)
2. Tiger Mimetic Complex
 - A. Yellow, Orange and Black Understory Subcomplex (= B acima)
 - B. Yellow-bar Canopy Subcomplex (= B acima)
 - C. Yellow-spot Canopy Subcomplex (= K acima)
 - D. Orange and Black Subcomplex (= I acima).

Desses complexos reconhecidos por Drummond, 1.B, 1.C e 1.D não são incluídos no grupo de organismos aqui associados com o centro Napo, que entretanto inclui dois membros do complexo A e muitos do complexo N (na minha classificação), não tratados por Drummond por serem Heliconiini.

Um número de 7 a 9 complexos miméticos associados e reconhecíveis deve ser passível de se esperar, no conjunto de organismos aqui analisado, na maioria dos pontos na floresta neotropical; 19 dos 44 centros endêmicos demonstram essas cifras e 14 dos restantes apresentam 5 ou 6. Mesmo quando poucas subespécies são associadas a um centro, essas dividem-se entre vários complexos miméticos. Se por um lado isto é um excelente sinal da complexidade ecológica da floresta neotropical multiestratificada (Papageorgis, 1975), é também forte evidência contra qualquer teoria simples de associação aleatória de padrões e raças no decorrer do processo de formação de biotas miméticas. Cada um dos complexos é geralmente representado por um padrão detalhado único em cada centro de endemismo, compartilhado por duas a vinte espécies na biota; esse padrão é diferente da variação do mesmo complexo que ocorre no centro adjacente, freqüentemente portada por outras subespécies das mesmas duas a vinte espécies que ali ocorrem (exceções parciais a essa afirmação ocorrem nos complexos A, E e G). Isto é bom sinal de evolução *in situ* por longa associação dos organismos com os fatores ecológicos locais. Este fenômeno é extensamente discutido em Sheppard *et al.* (1979), e corroborado pelas mudanças espetaculares de uma única espécie de um complexo mimético para outro, em subespécies diferentes de centros adjacentes (veja Turner, 1976b, 1978). Tais

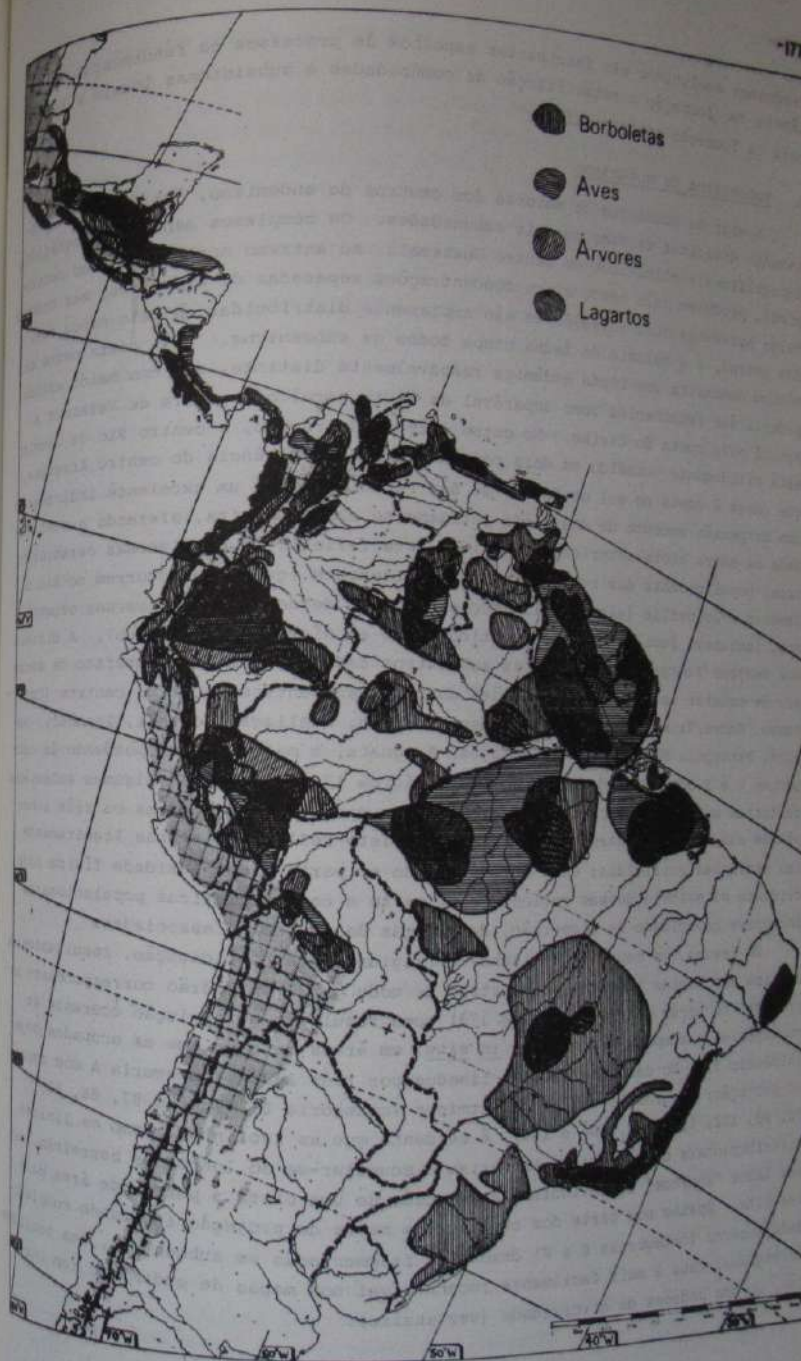


FIGURA 134. Correlação Geográfica entre Centros de Endemismo para Borboletas, Aves, Lagartos e Árvores da Floresta Neotropical. De FIGURA 130 (Turner, 1976b, 1978), Franco (1975), e Vasconceli (1978).

fenômenos evolutivos são fascinantes espelhos de processos de fundamental importância na formação e estabilização de comunidades e subsistemas locais e regionais na floresta neotropical.

A. Subcentros de endemismo

Apesar da coerência da maioria dos centros de endemismo, outros são distintamente divididos em duas ou mais subunidades. Os complexos aspectos geográficos, topográficos e climáticos do centro Guatemala, no extremo norte da região neotropical, produzem pelo menos cinco concentrações separadas de endemismo, mas nenhuma delas apresenta duas subespécies não amplamente distribuídas em pelo menos duas das outras, e a maioria da fauna ocupa todos os subcentros. Só a costa oeste do México demonstra uma biota endêmica razoavelmente distinta, que com maior estudo poderia ser reconhecida como separável da biota geral que ocorre de Veracruz a Panamá pela costa do Caribe. No outro extremo da região, o centro Rio de Janeiro está nitidamente cindido em dois por um braço da influência do centro Araguaia, que chega à costa no sul do Estado de São Paulo. Isto é um excelente indicador de uma dispersão recente de uma biota antigamente mais restrita, afetando a continuidade de outra biota anteriormente unida; deve refletir-se em diversas características populacionais das subespécies taxonomicamente iguais que ocorrem no Rio de Janeiro e Joinville (algumas diferenças já foram detectadas em diversos organismos, inclusive lepidópteros aposemáticos, até em nível subespecífico). A divisão dos centros Yungas e Imeri em dois subcentros cada, poderia ser artefato da escassez de coletas intensivas nas regiões entre os subcentros. Outros centros (Cata-tumbo, Sucre/Trinidad, Putumayo, Andes, Marañón, Huallaga, Ucayali, Inambari, Guaporé, Pantepui, Manaus/Guiana, Tapajós, Araguaia, a maioria correspondendo às categorias E e F dos mapas de projeção; veja página 173) demonstram algumas subespécies restritas a apenas uma parte deles, em poucos casos incluindo duas ou três subespécies alopatricas dentro do mesmo centro. Isto reflete-se apenas ligeiramente nas isolinhas corrigidas; deve ser atribuído em parte à complexidade física hoje evidente na maioria dessas regiões, e em parte a características populacionais, inclusive capacidade de dispersão, de algumas das espécies associadas.

Em resumo, os mapas de isolinhas corrigidas para hibridização, resultantes da análise das biotas inteiras, demonstram de modo geral um padrão correspondente ao proposto na seção anterior (página 173) como resultado de evolução coerente de subespécies e complexos miméticos *in situ*, em áreas menores que as ocupadas hoje (hipótese 3). No caso dos centros ilhados por três lados (categoria A dos mapas de projeção; Figuras 91 e 97), ou ístmicos (categoria B; Figuras 87, 88, 90, 92, 98, 102, 103, 104, 106 e 108), é evidente que as isolinhas, como os limites distribucionais das espécies, tenderiam a acumular-se ao longo das barreiras, mas nos lados "abertos" ainda indicam a expansão de uma biota a partir de área mais restrita. Apenas uma parte dos centros com mapas de projeção indicando complexidade interna (categorias E e F) demonstra fragmentação em subcentros, nas isolinhas corrigidas; esta é mais facilmente reconhecível nos mapas de endemismo sem correção, ou nos padrões de diversidade (ver abaixo).

B. Afinidades entre centros (Figura 135)

A abordagem genética permite uma identificação aproximada de graus de parentesco entre conjuntos de organismos de centros de endemismo diferentes. Por exemplo, os genes portados pelos Heliconiini do centro Oyapock tendem a ser, no seu conjunto, mais próximos aos genes dos Heliconiini dos centros Belém e Tapajós do que qualquer desses três ao conjunto de genes portado pelos Heliconiini do centro Manaus/Guiana. Isto pode indicar que as savanas de Sipaliwini/Tiriós representam, historicamente e talvez em forma muito expandida, uma barreira mais efetiva contra a dispersão desses genes do que o baixo Rio Amazonas, historicamente menos largo que hoje (similaridades e diferenças vegetacionais, ou nos climas e solos não seriam suficientes para explicar essas afinidades; veja Figuras 117-119 e 120). O mesmo não se verifica nos Ithomiinae, que são muito afins ou idênticos nos centros Manaus/Guiana e Oyapock; mas existe uma ligação evidente entre os Ithomiinae da região a sudeste de Manaus/Guiana (Jari-Trombetas) e os do norte do centro Tapajós (veja Figuras 51, 57, 68, 69, 75, 76, 117 e 121), também atravessando o baixo Rio Amazonas.

Outra afinidade excepcional, que também é visível em serpentes (W. Hoge, comunicação pessoal), existe entre o leste do Equador (centros Napo e Sucúa), o vale do Rio Huallaga e o centro Rondônia; nos organismos aqui analisados, é evidente pelo menos em subespécies de *Heliconius numata* (Figura 18), *H. hecale* (Figura 21), *Tithorea harmonia* (Figura 40), *Melinaea masias* (Figura 41), *M. menophilus* (Figura 46), *Napeogenes stella* (Figura 62), *N. aethra* (Figura 61), *Hypothyris semifulva* (Figura 74) e *H. mameucus* (Figura 76). Diretamente ao sul deste "rastros generalizado" (Croizat, 1964) há outro, um pouco menos estranho, entre os centros Ucayali, Inambari e Guaporé (mais forte para o oeste, talvez um centro ainda não reconhecível na Serra dos Pacaás Novos).

As afinidades mais estranhas de todas são dois grupos de cinco centros cujas relações principais e fortes (rastros generalizados) formam um "X": Rancho Grande - Cauca atravessando Darién - Nechí - Magdalena, e Imataca - Roraima atravessando Guiana - Pantepui - Ventuari. Desde que seja rejeitada a hipótese de tais padrões serem formados por saltos de biotas inteiras (veja Croizat, 1964, 1976), deve ser admitido que, em épocas diferentes no passado, houve continuidades de biotas ora em uma das diagonais do X, ora na outra. Isto, por sua vez, exige que os padrões biogeográficos do passado tanto difiram dos do presente, quanto também entre si em épocas distintas. Nada há de surpreendente nisto, mas serve para re-enfatizar a rejeição de hipóteses simples e únicas sobre eventos ou mecanismos que deram origem aos padrões visíveis hoje (veja também Nelson, 1979). Como foi elegantemente expresso por T.C. Whitmore (comunicação verbal, 1979), o que vemos hoje é como uma "montagem" de lâminas semi-transparentes, representando os principais eventos ou períodos de evolução divergente no passado, cada um gerando um padrão geográfico diferente. Qualquer padrão local ou regional visível hoje, é tanto mais claro e forte, quanto mais definido seja ele em eventos anteriores, mais recentes esses eventos, e mais coincidirem diferentes eventos. O trabalho biogeográfico histórico consiste num processo de extrair as sucessivas camadas semi-transparentes dessa montagem, ou pelo menos uma tentativa de distinguir os padrões

característicos de várias camadas diferentes. Esta tese concentra-se em uma das camadas mais facilmente visíveis desde a superfície (hoje), pelo fato de ser bastante recente e com um desenho bem forte (o período de 7.000 anos de clima frio e seco no fim do Pleistoceno, terminando a época glacial Würm-Wisconsin), e tenta reconhecer seu padrão e distingui-lo dos outros anteriores e posteriores visíveis na montagem. Entretanto, os dados coletados e analisados aqui permitem visões penetrantes de algumas outras camadas inferiores, como foi discutido nesta seção e também na seção III. No fim desta discussão, também é feita uma avaliação da camada mais superficial da montagem.

Um resumo dos graus de afinidade percebidos entre as biotas analisadas, em todos os centros de endemismo, é apresentado na Figura 135.

C. A questão da riqueza dos centros

Nos trabalhos já publicados (Brown, 1976a: 230-231; 1977a: 143; 1977b: 99), incluí sempre uma tabela de "refúgios" (correspondentes a centros de endemismo reduzidos por considerações das geociências e da biologia vegetal), em que era apresentada uma comparação quantitativa da força das regiões diferentes, representada pelo número total de entidades endêmicas associadas, corrigido por divisão por uma soma de cifras correspondendo a diferentes fatores que contribuiriam para aumentar esse número (grau de estudo, tamanho mínimo no passado, isolamento atual e no passado, faixa de altitudes e pluviosidade anual). Ficou evidente que, assim corrigido, a maioria dos "refúgios" era igualmente forte para estimular a evolução de biotas endêmicas regionais, dentro de 30% acima e abaixo da média - menor que as incertezas nas cifras usadas no divisor. Alguns centros se destacaram como especialmente ricos (Abitagua, Napo, Ucayali, Yungas, Manaus/Guiana e Tapajós, todos acima de 150% da média); é interessante notar que o primeiro desses já foi dividido em dois (dando origem ao centro Sucúa), os últimos três são facilmente divisíveis em duas ou três concentrações endêmicas (ver isolinhas nas Figuras 116, 117 e 121), e os dois restantes são regiões biogeográficas de grande importância global da Amazônia Superior. Outros "refúgios" eram excepcionalmente fracos (abaixo de 50% da média; Santa Marta, Guaporé, Marajó, Madeira, Araguaia e Pernambuco); com as informações mais recentes, Guaporé seria excluído dessa lista e Ventuari incluído. Obviamente, há fatores importantes que não entraram na soma de correção niveladora, ou então alguns centros de endemismo são simplesmente pobres porque o são, e outros surpreendentemente ricos em subespécies endêmicas por semelhante ignorância dos fatores envolvidos.

Estudos mais recentes revelaram um nível muito alto de correlação entre a riqueza de solos e os números de Ithomiinae presentes (espécies e indivíduos), inclusive presença de subespécies endêmicas; este é um fator que não entrou na correção. Outro que faltou, foi a complexidade interna de centro, que certamente influi no total de entidades endêmicas associadas com o centro todo; pode aumentá-lo se os subcentros forem grandes, ou diminuí-lo se forem demasiadamente pequenas para sustentar populações viáveis de espécies mais exigentes de espaço. Como já foi amplamente demonstrado que os padrões climáticos na época glacial eram modificados qualitativamente com relação aos atuais (e não apenas quantitativamente como superior até recentemente, p.e. em Simpson & Haffer, 1978) (Brown &

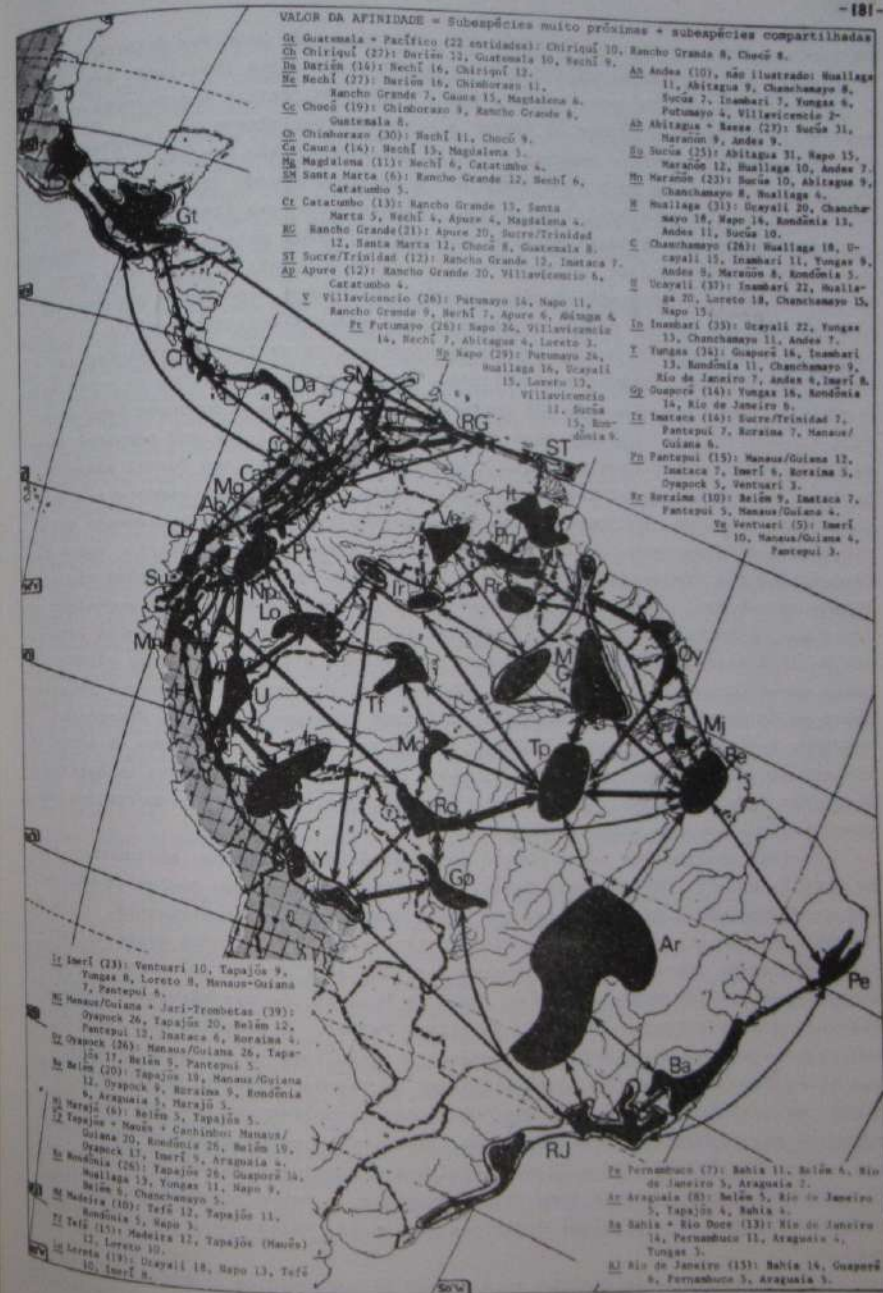


FIGURA 135. Afinidades Genéticas entre Centros de Endemismo na Floresta Neotropical. Os centros são representados pela área dentro da isolinha de 50% do máximo (veja Figura 130). A largura da seta entre dois centros é equivalente ao número de entidades compartilhadas mais o número de subespécies geneticamente muito próximas aos dois centros, dividido por 10 (em mm).

Ab'Sáber, 1979; ver abaixo, na seção XI), esta correção deve ser diferente do que a aplicada nas Tabelas mencionadas. Mesmo com todas estas ressalvas, entretanto, o quadro não se ajusta dentro de uma média $\pm 30\%$; os centros não parecem representar um quadro único e maciço de forças e processos evolutivos.

Não obstante, certos padrões e certas correlações são óbvias, e merecem destaque aqui. O centro mais rico (Tapajós) é bastante grande (aproximadamente 300000 km² dentro da isolinha de 1/3 do máximo), e dotado com uma área enorme de solos ricos, eutróficos, ou de outra maneira favoráveis a longa estabilidade de comunidades vegetais (veja abaixo, na seção XI.D). Ainda é constituído de pelo menos três subcentros já reconhecíveis (Maués, Tapajós e Cachimbo), com outro provável na região de Altamira no Rio Xingú; ainda um quinto poderia existir no médio Rio Xingu (região de São Félix). O subcentro maior (entre os Rios Iriri e Tapajós) teria no máximo 33 das 46 entidades associadas. Outro centro muito rico em subespécies endêmicas (Napó) foi descrito por Drummond (1976: 3), que o conheceu bem, como "the largest and ecologically most diverse of the several lowland tropical forest refugia postulated to have harbored tropical forest floral and faunal elements during glacial periods of the Quaternary." Dois centros relativamente ricos, Chimborazo e Yungas, são periféricos à região neotropical, com isolamento muito forte de três lados mas conexão mais forte com faunas ricas do quarto; ambos são favorecidos por diversidade ecológica e topográfica muito grande, solos ricos e climas favoráveis. Centros relativamente muito ricos em Ithomiinae endêmicos (Huallaga, Chanchamayo, Tapajós, Rondônia) inevitavelmente mostram solos eutróficos e clima sazonal (úmido/seco), ambos favorecendo o crescimento das plantas das quais essas borboletas mais dependem (Solanaceae, Eupatoriaceae). Centros relativamente muito mais ricos em Heliconiini endêmicos (Guatemala, Nechí, Chimborazo, Catatumbo, Yungas, Imerí, Manaus/Guiana) apresentam áreas com mosaicos de solos incluindo manchas de areia úmida com floresta densa, o que representa um habitat ideal para Passifloraceae, Verbenaceae e Rubiaceae, plantas muito importantes para esses insetos (veja a seção seguinte).

Os três centros com menor número de subespécies endêmicas (excluindo a ilha de Marajó, a serra ilhada Santa Marta, e a região muito pouco conhecida Ventuari) são Magdalena, Roraima e Madeira, com onze, dez e dez, respectivamente. Além de tamanho pequeno e proximidade a outros centros mais ricos, todos esses apresentam vegetação muito pobre hoje, com manchas isoladas de floresta úmida mais rica (nas encostas do vale do Magdalena ou na Serra de Mucajáí, ou nas várzeas e planícies aluviais dos Rios Branco, Mucajáí, Madeira e Purús). É possível que nunca tivessem grandes extensões de habitat favorável a organismos da floresta tropical, ou que quase todo esse habitat fosse eliminado no passado durante cataclismos climáticos; em qualquer caso, é evidente que a pobreza desses centros não seja apenas restrita aos lepidópteros endêmicos, mas estenda-se à comunidade vegetal e também aos solos (Figuras 93, 114 e 123). Semelhantes condições reinam atualmente em outros centros pobres, tais como Tefé e Araguaia, e devem representar uma força inibidora à formação de biotas endêmicas regionais, talvez pela sua ação desintegradora.

Todo o restante dos centros mais pobres em subespécies endêmicas (Darién, 17; Catatumbo, 13; Sucre/Trinidad, 11; Apuré, 12; Andes, 15; Guaporé, 16; Imataca, 14;

Pantepui, 15; Bahia, 13, bem como Marajó, 6 e Santa Marta, 7) mostram áreas razoáveis de topografia ondulada e/ou solos bons, clima excelente no presente, e vegetação muito favorável para insetos da floresta úmida. O que têm em comum é o tamanho pequeno e a pouca continuidade interna, chegando ao máximo de desintegração em Sucre/Trinidad (quase duas biotas distintas), Andes e Pantepui. Com tantos exemplos, que podem ainda incluir os três já analisados acima, não se pode fugir da conclusão de que uma área pequena de paisagem integrada e favorável é fator fundamental para a existência de pequeno número de subespécies associadas aos centros endêmicos identificados.

Assim, se eu tivesse que fazer hoje mais uma tentativa de nivelar as importâncias numéricas dos centros endêmicos, dividindo o total de entidades associadas por um fator de correção, usaria os seguintes elementos nesse fator: tamanho total do centro (dentro da isolinha de 1/3 do máximo); grau de integridade interna das florestas úmidas presentes; número de subcentros grandes; porcentagem ocupada por solos ricos; área de topografia mamelonizada; e pluviosidade atual. A faixa de altitudes e o isolamento parecem ser de importância algo menor, e o grau de estudo está rapidamente se nivelando, de modo que só Roraima, Pantepui, Ventuari e Marajó devem ainda conter números razoáveis de subespécies endêmicas não previstas - provavelmente todas nos Ithomiinae. Não vou fazer esta tentativa aqui, pela razão que ela incorpora uma premissa de generalidade de processos de evolução que vai até além das generalidades já bastante amplas que quero afirmar nesta tese. Apenas mencionarei que vejo sete centros de endemismo que ainda ficarão bem mais ricos que a média, após tal correção: Chimborazo, Cauca, Villavicencio, Abitagua, Ucayali, Chanchamayo e Yungas (todos estes centros encontram-se dominados por encostas andinas de altitude média, onde a maioria das espécies apresenta máximo de abundância; veja seção V). Outros cinco devem ficar bem mais pobres que a média: Chocó, Catatumbo, Apuré, Imataca e Bahia (todos têm aspectos de excessos e desvios climáticos). Estas áreas, então, pedem investigação maior sobre os processos que nelas encorajam ou inibem o desenvolvimento pleno de biotas endêmicas regionais.

É muito satisfatório que todos os fatores que parecem importantes para a riqueza dessas biotas endêmicas sejam aspectos ecológicos modernos, determináveis com razoável confiança por medição direta e objetiva. Isto está perfeitamente de acordo com uma das conclusões principais desta tese (seção XII), a saber, que a diversidade de espécies endêmicas é um fenômeno completamente divorciado do endemismo em si e da paleoecologia, não ocorrendo em centros coerentes, e determinado em grande parte por condições ecológicas favoráveis no presente. Esta conclusão não é revolucionária mas, dada a confusão atualmente reinante entre os fenômenos de endemismo e diversidade, e as relações de ambos com supostos refúgios paleoecológicos (especialmente evidente no V Simpósio Internacional da Associação de Biologia Tropical, sobre "O Modelo Biológico de Diversificação nos Trópicos", em Macuto, Venezuela, fevereiro de 1979, que discutiu exatamente esses assuntos), é necessário afirmá-la sempre que seja indicado pelos dados aqui reunidos e discutidos.

IX. CENTROS DE ENDEMISMO: PADRÕES MAIS FINOS

A. Endemismo em Heliconiini e Ithomiinae

Como foi mencionado acima (página 182), o número de Ithomiinae presentes numa localidade ou área neotropical é fortemente influenciado pela riqueza do solo, e ainda favorecido por uma alternância de estações úmidas e secas durante o ano. Estes fatores do ambiente físico parecem favorecer as plantas mais importantes para os insetos dessa subfamília. A riqueza total dos Ithomiinae também aumenta com a proximidade dos Andes, que devem representar o centro mais antigo da evolução do grupo (ver página 165), e ainda apresentam o maior número de espécies presentes.

Por outro lado, alta riqueza de espécies de Heliconiini é encorajada por mosaicos que incluem solos arenosos úmidos cobertos por floresta densa, habitat muito apreciado pelas Passifloraceae, plantas de alimentação das larvas (Benson, Brown & Gilbert, 1976) e por outras espécies de plantas (especialmente Rubiaceae) cujas flores são importantes fontes de néctar e de pólen para os adultos (Gilbert, 1972, 1975; Brown & Mielke, 1972). O número máximo de espécies ocorre na transição Amazônia/Andes, em altitudes menores das em que se encontram os máximos de Ithomiinae, e grandes números de espécies podem ser encontrados na Amazônia inferior e no México, onde os Ithomiinae são mais escassos.

Estas diferenças acentuadas em preferências ecológicas, conjugadas com diferenças em parâmetros de dispersão (Brown, 1977a, 1977b), em variação sazonal (ver Seção I e Quadro 20), e até em modos de diferenciação indicados por diferentes arquiteturas genéticas (Bush, 1975; Brown, 1977a, 1977b), levam à previsão de que os padrões de endemismo geográfico de Heliconiini e Ithomiinae devem ser bastante diferentes. De fato, se estes tiverem sido formados em resposta às condições ecológicas atuais, por diferenciação parapátrica - o que não é inconsistente com a arquitetura genética dos Ithomiinae em especial (Brown, 1977a) - devem ser totalmente diferentes, tanto em escala local como regional, pois as condições ótimas e as barreiras efetivas para os dois grupos são quase mutuamente exclusivas.

A inspeção dos gráficos separados de endemismo corrigido de Heliconiini e Ithomiinae (dois mapas superiores à direita das Figuras 86-129) confirma que há diferenças grandes entre os padrões de endemismo dos dois grupos, na escala local, mas diferenças relativamente insignificantes na escala regional, exceto entre Manaus/Guiana e Oyapock (Figuras 117 e 118); observam-se distinções menores que não definiriam limites e não apenas contornos dos centros de endemismo regional, nas Figuras 96 (Rancho Grande), 97 (Sucre/Trinidade), 100 (Putumayo), 101 (Napó), 102 (Andes), 103 (Abitagua), 107 (Ucayali), 111 (Guaporé), 113 (Pantepul), 122 (Rondônia), 123 (Madeira), 124 (Tefê), 127 (Araguaia), e 128 (Bahia). Dessa maneira, os padrões separados oferecem um apoio razoável à evolução dessas biotas em áreas menores e mais isoladas entre si no passado, pela sua coerência regional geral que continua aparente, com apenas mais um pouco de ruído, após análise de cada grupo separadamente. Tal coerência não seria esperada por simples previsão baseada em condições ecológicas do presente. No único caso mencionado de modificação apreciável, a previsão seria, de fato, exatamente o inverso do observado, por consideração das preferências de solos dos dois grupos; os mosaicos de solo rico com solo

arenoso no interior de Suriname, cobertos com floresta densa, deveriam fornecer continuidade para os Heliconiini e barrar os Ithomiinae, mas o observado é que os Ithomiinae presentes em cada lado atravessam até o outro lado, enquanto os Heliconiini são diferentes nos dois lados dessa região.

Um exemplo especialmente marcante para diferenças locais foi descoberto no sul do centro Rondônia, na colônia Rolim de Moura a sudoeste de Pimenta Bueno (quadrate 12-62b). Ali, em dias seguidos, amostréi habitats adjacentes com substratos muito diferentes. No km 3 da linha 204, havia uma floresta densa em vale largo com solo arenoso, cercada por cerradão em platôs de cambissolo raso; no km 5 da mesma linha, encontrou-se solo podzólico eutrófico e terra roxa com textura fina, em topografia ondulada e floresta aberta rica. Na primeira localidade, havia 18 espécies de Heliconiini com patrimônios gênicos algo mistos, e apenas 9 de Ithomiinae, dando um valor corrigido de endemismo (centro Rondônia) de -1. Na segunda, apareceram 27 espécies de Ithomiinae (inclusive nove subespécies não descritas) e apenas 8 de Heliconiini, dando valor corrigido (Rondônia) de +9. A grande discrepância entre os valores para os dois sistemas ecológicos adjacentes era de se esperar nessa região muito especial, que inclui toda a Serra dos Parecis entre o sul de Rondônia e o centro-oeste de Mato Grosso; aqui, unem-se floras e faunas amazônicas e andinas, numa região rica e heterogênea, com mosaicos finos de diferentes classes de solos e de vegetação, e com topografia e macroclima favoráveis. Tais "zonas de tensão ecológica" com interdigitações de domínios morfoclimáticos e comunidades de plantas e animais diferentes em zonas estreitas, contêm padrões biogeográficos especialmente complexos (como os mencionados acima), e exigem uma amostragem cuidadosa para que se possa conhecer suas afinidades com os centros endêmicos adjacentes. Como será discutido na próxima seção, essas zonas geralmente se encontram nas periferias dos centros de endemismo, e podem ser extremamente ricas na diversidade específica, especialmente quando próximas a uma barreira ecológica relativa que parcialmente inibe a dispersão livre das espécies. Deveria ser relativamente fácil detectar essas zonas através de amostras separadas de sistemas de Heliconiini e Ithomiinae, em localidades próximas porém com solos diferentes, como Rolim de Moura; quaisquer outros organismos da floresta, com diferentes preferências ecológicas ou edáficas, poderiam ser igualmente utilizados para a detecção.

B. Larguras das zonas de hibridização

O padrão de distribuição de biotas regionais que corresponde à existência de centros regionais de endemismo (Figura 133, número 3), supõe que as zonas de hibridização de espécies diferentes tenham posições geográficas e larguras diferentes, para dar uma formulação coerente de isolinhas de endemismo, corrigidas para essa hibridização. Isto, por sua vez, corresponde não somente a diferentes parâmetros básicos de seleção atuantes nas formas híbridas, como também a diferentes capacidades de dispersão, transposição de barreiras de diferentes tipos, introgressão e persistência das populações, subespécies e espécies em questão. Assim, uma análise de zonas de hibridização das diferentes espécies deve levar a muitas informações sobre esses parâmetros ecológicos, por observação direta e por inferência.

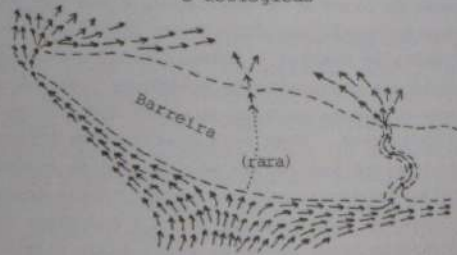
Certas espécies mostram uma tendência geral em passar por barreiras de diferentes tipos e em persistir em populações híbridas além dessas barreiras. Assim,

formam-se populações locais misturadas, em muitas partes da área de distribuição dessas espécies. Este polimorfismo dificulta a análise biogeográfica regional sen, de modo geral, impossibilita-la de todo, desde que a amostragem geográfica seja suficientemente completa. Tais espécies incluem Eueides eanes (Figura 9), que encontra uma barreira insuperável na presença de E. tales (Figura 11), mas não nos espigões entre os vales andinos; Heliconius numata (Figura 18), cujo polimorfismo já foi discutido em Brown & Benson (1974) mas que posteriormente foi encontrado em populações cada vez mais puras quanto mais para o interior dos centros de endemismo; H. pardalinus (Figura 20), H. hecale (Figura 21; ver discussão na página 167), Tithorea harmonia (Figura 40), Porbestra truncata (Figura 50), Mechanitis mazaeus (Figura 53), Hypothyris euclea (Figura 77), e Hyalyris oulita (Figura 82). Para espécies deste tipo, foi necessária uma análise especial, com amostragem geográfica extensiva e, às vezes, com o reconhecimento de complexos gênicos bastante diluídos na forma de "subespécies fracas" (Materiais e Métodos, página 25). Em consequência do polimorfismo, os mapas de distribuição dessas espécies tendem a mostrar agregados densos de letras, separados por espaços relativamente vazios (veja especialmente a Figura 18).

Uma característica bastante geral de tais espécies e de outras que formam populações híbridas em extensões menores, é a capacidade de vencer barreiras contra a dispersão e até de usá-las como corredores para dispersão. Há muitas possibilidades disto ocorrer, porém parece que a solução mais comum consiste em se acumular ao longo de tais barreiras, espalhando-se lateralmente até achar uma maneira de atravessá-las em pontos onde se tornam menos efetivas, como nas suas extremidades ou em faixas de habitat menos desfavorável, tais como florestas de galeria (veja Figura 136); esses pontos depois viram corredores para a dispersão contínua da espécie. Os genes podem persistir no outro lado por tempo variável, ou ser eliminados em seguida à dispersão, dependendo dos parâmetros populacionais e ecológicos da espécie. No caso de haver tendências para a espécie formar colônias locais e muito densas, com reprodução rápida e com um nível apenas regular de seleção contra os desvios em padrão de cor, é provável que alguns dos genes persistam por dezenas ou centenas de gerações no outro lado da barreira, como se observa especialmente em Heliconius hecabe (Figura 21) e Mechanitis mazaeus (Figura 53).

A importância do uso de certos aspectos de barreiras como corredores de dispersão é evidente em muitas espécies e subespécies, nas Figuras 5-84. Um fenômeno muito comum é a dispersão pelos espigões andinos, que ocorre em alguma parte da distribuição de essencialmente todas as espécies que atingem altitudes médias nos Andes; é especialmente evidente em Eueides procula (Figura 5), E. eanes (Figura 9), Heliconius cydno (Figura 23, particularmente X, H.c. cydnides), H. clysonymus (Figura 23), Eutresis hyperaia (Figura 36), e Olyras crathis (Figura 37). Euts

FIGURA 136
Maneiras de ultrapassagem de barreiras físicas e ecológicas



situação contrasta com a das espécies de grandes altitudes, como Heliconius hecabe (Figura 14) e seu co-mímico Elzunia humboldt (Figura 38), que bem poderiam transpor e de fato transpõem os espigões das cordilheiras colombianas e equatorianas mas, mesmo assim, demonstram uma diferenciação razoavelmente nítida em cada um dos lados; isto sugere mais uma vez que os espigões eram efetivamente mais altos e intransponíveis durante longos períodos da evolução no passado, com regimes de temperaturas mais baixas. Mesmo Heliconius erato e H. melpomene (Figuras 26-27) atualmente atravessam muitos espigões andinos mais baixos (1800-2500 m), mas as raças dos dois lados continuam sendo muito diferentes - mais do que seria previsível apenas por considerações das condições ecológicas atuais nos dois lados.

Também é muito comum ver espécies que usam rios largos como corredores de dispersão. Isto representa uma variação do uso dos corredores de floresta de galeria para transpor barreiras ou penetrar em zonas desfavoráveis, como indicado na Figura 136 e também na página 171. Tal efeito é bem visível nos mapas de distribuição de Heliconius pardalinus (Figura 20), H. hecale (Figura 21), H. sara (H.s. sara pelo Orinoco, Figura 28-N), Tithorea harmonia (Figura 40), Melinaea ethra (Figura 43), Sais rosalia (Figura 47), Hypothyris thea (Figura 70), H. fluonia (Figura 71) e H. anastasia (Figura 78). Quase todas essas espécies são essencialmente ribeirinhas no seu habitat, podendo atravessar rios largos com alguma facilidade, e assim não é de se estranhar que tenham usados as florestas ao longo dos rios como corredores de dispersão.

Se espigões andinos ou rios largos podem ser corredores para algumas espécies, barreiras parciais para outras, e barreiras efetivas ainda para outras, é claro que servirão como filtros biogeográficos, ajudando a gerar desentcontros em posições e larguras de zonas de hibridização. Uma vez que este fenômeno é tão geral, é ponto de ser refletido na própria formulação de centros de endemismo corrigidos para hibridização, basta descrever aqui dois exemplos nítidos, um para cada tipo de barreira. O rio Negro, em Manaus, e o rio Amazonas entre Careiro e sua desembocadura no mar, representam uma barreira relativamente efetiva para as populações de Merula aede (Figura 13), Heliconius xanthocles (Figura 15), H. elevatus (Figura 23) e H. demeter (Figura 29); H. elevatus e H. xanthocles certamente possuem capacidade de vôo suficiente para transpor rios largos, porém aparentemente não o fazem neste caso, possivelmente por razões etológicas. H. melpomene é pouco impedido pelo rio; a subespécie mais euritópica, da várzea (H.m. melpomene), ocupa os dois lados desde a foz até Itacoatiara e Maués, e nas extremidades leste e oeste (Breves, Itacoatiara, Manaus) a subespécie presente ao sul do rio (H.m. madeira, em Manaus misturada com H.m. aglaope) atravessa para o lado norte (contra os ventos dominantes) com regularidade. H. erato hydra é de igual maneira encontrado nos dois lados e na várzea, mas as subespécies de terra firme quase não atravessam o rio - exceto quando, ao sul de Manaus, H.e. amazona atravessa o largo Solimões mas não o Negro, como fazem também H. aede e H. demeter (veja Brown & Mielke, 1972: 40 e Brown & Benson, 1975a). A mesma barreira parece ser atravessada livremente por Eueides tales (Figura 11), Heliconius wallacei (Figura 16), H. burneyi (Figura 17), H. egeria (Figura 17), H. numata (Figura 18), H. ethilla (Figura 22), Melinaea ludovica (Figura 44), Mechanitis polymnia (Figura 51), Hypothyris ninonia (Figura 69) e H. euclea (Figura 77); algumas, mas não todas essas espécies, ocupam

ambientes mais ensolarados ou demonstraram grandes capacidades de vôo. O rio é apenas parcialmente vencido por *H. hecale* (Figura 21), que chega a possuir uma subespécie endêmica numa pequena ilha (Taparã) no meio da várzea. Assim, agindo como filtro geográfico sensível e interagindo com os parâmetros ecológicos das espécies e das subespécies, o rio Amazonas chega a produzir desencontros em zonas de hibridização e diferenças nas suas larguras - sem necessariamente agir como barreira geradora das subespécies que ocorrem nos dois lados, pois que tal hipótese é amplamente refutada pelas distribuições verificadas.

A Cordilheira Ocidental da Colômbia divide a fauna do Chocó da do vale do rio Cauca. Existe possibilidade de certas espécies contornarem-na pelo norte, e de outras atravessarem-na no meio, nas regiões de Pueblorrico a oeste de Manizales (passagem acima de 2000 m) e de Querebral a oeste de Cali (passagem a 1850 m). Todos os caminhos incluem habitat e clima desfavoráveis mas não letais, pelo menos para algumas espécies que evidentemente conseguem usá-los (ver Brown & Benson, 1975b). Assim, um número razoável de espécies consegue transpor a cordilheira, com certa regularidade: *Eueides procula* (E-W, freqüente; Figura 5), *Heliconius hecale* (W-E, raro; Figura 21), *H. cydno* (NE-SW e E-W, pouco freqüente; Figura 23), *H. clysonymus* (E-W, pouco freqüente; Figura 25), *H. erato chestertonii* (E-W, freqüente; Figura 27), *H. sara sara* (W-E, freqüente; Figura 28), *H. eleuchia eleuchia* (E-W) e *H.e. eleusinus* (W-E, pouco freqüente; Figura 31), *H. sapho sapho* (NE-SW, freqüente; Figura 32), *Olyras crathis* (E-W, pouco freqüente; Figura 37), *Hypothyris euclea* (NE-SW e E-W, freqüente, e W-E, pouco freqüente; Figura 77), e muitos outros Ithomiinae. Outras espécies como *Eueides lybia* (Figura 10) e *Neruda godmani* (Figura 12) não parecem poder atravessar do oeste para o vale do rio Cauca, e as travessias devem ser raríssimas em *Heliconius ismenius* (Figura 19), *H. melpomene vulcanus* (Figura 26), *H. erato vanus* (Figura 27) e *Melinæa liliis dodona* (Figura 43) nesse sentido, e em *Heliconius hecuba crespinus* (Figura 14) no sentido oposto - embora o co-mímico deste último, *Elzunia humboldt regalis* (Figura 38), seja regular do lado oeste, e os primeiros quatro são comuns em uma localidade (La Elsa) logo abaixo da passagem de Querebral. A Cordilheira Ocidental, como o rio Amazonas, serve como filtro, condicionando as características distribucionais e populacionais e as zonas de hibridização das subespécies dos dois lados, no presente.

Conclui-se que existem inúmeras oportunidades para a interação entre barreiras contra a dispersão das espécies tropicais e os parâmetros populacionais e ecológicos dessas espécies; em conseqüência, as características das zonas de hibridização ajustam-se de maneira muito variável no presente.

C. Posição das zonas de hibridização

Como as espécies demonstram variações em preferências ecológicas e em presenças seletivas, espera-se que até as zonas de hibridização clássicas por elas formadas (estreitas, com recombinações aleatórias nas limitadas de genes) ocupem situações geográficas discordantes em espécies próximas e miméticas - especialmente se os complexos de mimetismo estão se expandindo a partir de áreas menores, nas quais evoluíram, até alcançarem situações de tensão ou de equilíbrio com complexos adjacentes. Aqui notar-se-ão alguns casos mais óbvios de tais discrepâncias entre espécies afins, com suas possíveis explicações ecológicas.

Diferenças fundamentais em zonas de hibridização e até em distribuições globais, produzidas por diferenças em preferências de temperatura e faixa altitudinal, podem ser observadas em *Mechanitis polymnia* e *M. lysimnia* (Figuras 51-52) e em *Hyaliris coeno* e *H. oulita* (Figuras 79 e 82). Desvios que parecem estar ligados a preferências de comunidades vegetais relacionadas a solos distintos, são muito óbvios nos Ithomiinae, como pode ser observado em *Hypothyris fluonia* (Figura 71) em comparação com *H. ninonia* (Figura 69) ou *H. euclea* (Figura 77). Quando as espécies participam de complexos miméticos diferentes (ver seção VIII), geralmente demonstram padrões distintos de diferenciação e de zonas de hibridização, como pode ser observado em *Napeogenes cyrianassa/achaea* (Figura 59), *N. sylphis* (Figura 66) e *N. inachia* (Figura 68). Parâmetros demográficos distintos e diferentes preferências de vegetação devem participar das variações apreciáveis entre zonas de hibridização em *Heliconius ismenius* (Figura 19) e *H. hecale* (Figura 21) na América Central, especialmente Honduras, Nicarágua e Costa Rica, bem como nas diferenças entre *H. numata* (Figura 18), *H. hecale* e *H. ethilla* (Figura 21) na América do Sul, especialmente passíveis de observação na Serra do Cachimbo e nos vales dos rios Huallaga e Ucayali, até o centro Inambari.

Um caso de interesse especial, pela grande quantidade de informação disponível sobre ele, é a diferença apreciável entre as distribuições das subespécies de *Heliconius erato* (Figura 27) e *H. melpomene* (Figura 26). Trabalhos anteriores (Turner, 1971c, 1976b, 1978) têm dado ênfase à extrema similaridade nas diferenciações geográficas dessas duas espécies miméticas; aqui apontarei as grandes diferenças que existem, apesar de um forte mimetismo entre eles. *H. erato* ocorre regularmente até 26°N e 35°S, enquanto *H. melpomene* é desconhecida ao norte de 14°N na América Central e é acidental hoje ao sul de 23°S no Brasil - uma diferença de 129 de latitude (1300 km) em cada extremidade dos Neotrópicos, sem correlação evidente com fatores de clima, solo ou vegetação. Enquanto uma só subespécie de *H. erato* (*H.e. phyllis*, bastante homogêneo) ocupa toda a região a sul e a leste da Hiléia Amazônica, três subespécies reconhecíveis de *H. melpomene* ali ocorrem, separadas por largas faixas onde *H. erato* é comum e *H. melpomene* desconhecido. O mesmo ocorre na bacia amazônica inferior, onde a distribuição de *H.e. amazona* é dividida por duas subespécies de *H. melpomene*; ao norte, *H.e. amalfreda* chega comumente até o baixo rio Amazonas, mas *H.m. meriana* é raríssimo (e geralmente hibridizado ou aberrante) nas proximidades do rio - mas por outro lado invade muito mais para leste, misturando-se com *H.m. thelxiopeia* em boa parte do Amapá (enquanto *H.e. amalfreda* mal alcança o rio Jari). Na Serra dos Parecis, *H. melpomene penelope* começa a aparecer já na parte central de Mato Grosso, logo a oeste do rio Paraguai, enquanto seu co-mímico *H. erato venustus* invade desde o oeste pelo topo arenoso da serra, apenas alcançando o extremo oeste do Estado; há um desencontro de centenas de quilômetros nas zonas de hibridização das duas espécies nessa região. Nos vales andinos, *H. melpomene* é ora muito mais comum e amplamente distribuído (geográfica e altitudinalmente) que *H. erato* (*H.m. plesseni*, *H.m. xenoclea*), ora muito mais restrito em distribuição que as subespécies miméticas de *H. erato* (*H.m. cognatus*, *H.m. sep.nov.*-Marañón; também visível nas subespécies de Pantepui e Venustari), ora equilibrado com seu co-mímico; no vale do Rio Cauca, *H. erato* é comum e *H. melpomene* ausente (veja página 167). Muitas dessas diferenças devem-se a

preferências distintas de plantas de alimentação, diferentes eficiências na elaboração, no funcionamento e na integridade (perante a hibridização) de padrões miméticos, e parâmetros demográficos próprios (especialmente movimento individual, que é muito maior em *H. melpomene*). Outras diferenças devem-se provavelmente a fatores históricos imponderáveis ou a competição variável com outras espécies.

Com toda esta variação em zonas de hibridização que resulta de diferenças em preferências e parâmetros ecológicos, mesmo para espécies muito próximas, é até surpreendente que persistam padrões regionais de endemismo subespecífico tão claros. Uma explicação para isto seria pelo mimetismo, uma força possante de seleção natural estabilizante dos caracteres usados na separação dessas subespécies. Que tal explicação seja insuficiente já foi afirmado na seção VIII. Outra explicação, de natureza histórica, seria que os padrões regionais surgiram por evolução dessas biotas em isolamento relativamente maior no passado, assim firmando limites distribucionais quando não havia tanta facilidade de locomoção entre subregiões diferentes como há hoje. Com tal locomoção mais facilitada na floresta úmida extensa e contínua do presente - um período mais quente do que foi durante 90% do Quaternário - formaram-se padrões complexos de encontros entre subespécies, ou de expansão de espécies nas zonas antigamente por elas desocupadas, mas não situando-se dentro da área da biota restrita do período da sua diferenciação. Tal padrão é o que aparece mais claramente nos mapas de projeção, e também nas isolinhas de endemismo corrigido, nas Figuras 86-129.

D. O fenômeno da "inundação"

Se as subespécies de fato evoluíram no passado em áreas menores que hoje, e agora estão se expandindo ativamente dentro das suas capacidades demográficas e ecológicas, espera-se encontrar o fenômeno de "inundação" de algumas subespécies por outras. A inundação genética completa de uma raça ou até de uma biota por outra (que pode-se chamar também de afogamento) é muito difícil de detectar, pois as características da raça ou da biota inundada ou afogada tenderiam a desaparecer. Uma inundação parcial, entretanto, seria detectável nos mapas de distribuição de raças e de biotas, especialmente quando inconsistentes entre si ou com a continuidade esperada de uma biota regional endêmica. Já foi mencionada a cisão da biota endêmica do centro Rio de Janeiro por um braço agressivo da biota do centro Araguaia, que chegou até o mar no sul do Estado de São Paulo. Uma subespécie da biota araguaiana, *Tithorea harmonia pseudethra*, chegou quase a obliterar a subespécie do Rio de Janeiro, *T.h. caissara*; esta persiste geneticamente no leste de São Paulo (especialmente na região de Amparo) e em populações puras apenas na região do Rio Itabapoana. Também foi mencionada a inundação parcial de *Heliconius melpomene theliopela* por *H.m. meriana* no Amapá. Outros exemplos de provável inundação parcial, visíveis nos mapas de distribuição (Figuras 5-84) em confronto com os mapas dos centros de endemismo (Figuras 86-129, superiores à esquerda; Figura 130), poderiam ser apontados para muitas subespécies de *Heliconius numata* por *H.h. silvana* em toda a bacia amazônica, especialmente em ambientes mais pobres (Figura 18); de *Heliconius hecale humboldti* (Figura 21) por *H.h. sisyphus*, de *H.h. holcophorus* por *H.h. melicerta*, e de *H.h. anderida* por *H.h. annetta* (a demografia de *H. hecale*, discutida acima, favorece a inundação); de *H. cydno cydno* por *H.S. chirona*

(Figura 23) (provavelmente há outros exemplos nesta espécie); de *H. melpomene cognata* por *H.m. aglaope* (Figura 26); de *H. sara theudela* por *H.s. sara* (Figura 28); de *H. sapho chocoensis* por *H.s. sapho* (Figura 32); de *Athyrtis mechanitis oberthueri* e provavelmente outras subespécies já extintas por *A.m. salvini* (Figura 35); de *Tithorea harmonia melanina* (Figura 40) por *T.h. ssp.nov.* (Loreto), de *T.h. lateflava** por *T.h. pseudonyma* e *T.h. cuparina*, de *T.h. dorada* por *T.h. harmonia* e *T.h. furia*, e de *T.h. moppa* por *T.h. harmonia*; de *Melinaea ethra tarapotensis* por *M.e. cydno* (Figura 43); de *M. ludovica crameri* e provavelmente outras subespécies já extintas por *M.l. ludovica* (Figura 44); de *M. menophilus ernestoi** por *M.m. menophilus* e *M.m. zaneka* (Figura 46); de *Sais rosalia* ssp.nov. (Guiana) por *S.f. rosalia* (Figura 47); de *Forbestra equicola* ssp. nov. (Oyapock) por *F.g. equicola* (Figura 48); de *F. olivencia juntana* por *F.o. olivencia* (Figura 50); de *Mechanitis polymnia bolivarensis* por *M.p. polymnia*, *M.p. veritabilis* e *M.p. apicenotata* (Figura 51); de *Mechanitis lysimnia labotas* (Figura 52) por *M.l. doryssus*, e de *M.l. ocona* por *M.l. elisa*; de *Mechanitis mazaeus beebel* e *M.m. ssp. nov.* (Oyapock) por *M.m. panifer* (Figura 53), e de *M.m. lucifera* por *M.m. mazaeus* e *M.m. egaensis*; de *Napeogenes achaea quadrilis* por *N.a. achaea* (Figura 59); de *N. cyrianassa catamelas* por *N.c. adulta* (Figura 59); de *N. aethra iquitensis* por *N.a. otaxes* e *N.a. deucalion* (Figura 61); de *N. pheranthos azeka** por *N.p. elva* e *N.p. upina* (Figura 67); de *Hypothyris fluonia fulvifascia* (Figura 71) por *H.f. pardalina* e *H.f. fluonia*, e de *H.f. iberina* por *H.f. viola*; de *H. moebiusi unicolora* e *H.m. ssp. nov.* (Huallaga) por *H.m. moebiusi* (Figura 74); de *H. leprieuri ignorata* por *H.l. michaelisi* (Figura 75); de *H. euclea* ssp.nov. (Chiriquí) por *H.e. valora* e *H.e. leucania* (Figura 77); e de *H. anastasia anastasia* (Figura 78) por *H.a. porsenna*, e *H.a. acreana* por *H.g. anastasina*.

A inundação parcial pode ser esperada em qualquer espécie politípica desde que algumas das suas subespécies possuam maior adaptabilidade ou amplitude ecológica que outras, e é visível pela expansão excepcional da distribuição geográfica e genética de uma subespécie à custa de outras vizinhas. O fato de ser relativamente rara no conjunto de dados aqui analisado (40 casos citados entre 866 raças incluídas) pode indicar que as subespécies tiveram pouco tempo para chegar a um equilíbrio final após sua diferenciação (na opinião de Vane-Wright, Ackery & Smiles (1975: 629), este equilíbrio representa especiação, inundação total ou extinção), com relação aos seus vizinhos; mas existem outras explicações ecológicas e genéticas, mais complexas mas também admissíveis e merecedoras de estudos mais profundos.

L. Anomalias ao lado de savanas amazônicas

Durante o trabalho intensivo de campo deste projeto, e também nos trabalhos realizados por outros, apareceram alguns exemplos de fenômenos biogeográficos totalmente anômalos, do tipo que seria simplesmente rejeitado como errôneo se aparecesse em etiqueta de coleção antiga. Três desses fenômenos são assinalados com

* Quando uma subespécie parcialmente inundada por outras duas possuir um fenótipo intermediário entre elas, poderia representar apenas uma população híbrida local fixada (especialmente se geograficamente muito restrita) e não uma subespécie geográfica boa; estudos genéticos e biogeográficos mais completos poderiam servir para distinguir entre as duas possibilidades.

círculos nas Figuras 23 (*Heliconius elevatus bari* no meio da distribuição de *H.e. tumatumari*), 27 (*H. erato erato*, coletado por Brian Cowley em 1974 na zona de *H.e. magnifica*, não longe de *H.e. amalfreda*) (ambos representam ocorrências de genes da região *cyapock* muito para oeste, no norte da região Manaus/Guiana), e 66 (*Napeogenes sylphis corena*, coletado por mim junto com co-miméticos no gênero *Oleria* no extremo sudeste de Amazonas, em um região onde este complexo mimético (M, página 176), separado por mais de 1000 km do lugar mais próximo de sua ocorrência regular, é cercado por todos os lados de subespécies diferentes das mesmas espécies componentes, não apresentando a metade apical da asa anterior alaranjada). Esses três exemplos, e mais uma dúzia de outras anomalias (inclusive *H. melpomene* com faixa amarela na asa posterior, do sudeste da Venezuela, na coleção de H. Holzinger, Viena), foram registrados em ambos os grupos analisados, e têm um só fato em comum: todos ocorrem em regiões de floresta adjacente a savanas amazônicas de terra alta, hoje cercadas e isoladas por domínios de vegetação mais densa. Se de fato as áreas de floresta na Bacia Amazônica eram menores no período passado, quando os padrões regionais aqui examinados se formaram, segue-se que as savanas que existem hoje dentro da floresta amazônica eram maiores, provavelmente unidas por faixas ou cadeias de manchas de vegetação degradada ou rala, e não de floresta úmida. Assim, é provável que as regiões imediatamente adjacentes às savanas modernas eram também savanas ou, se especialmente favorecidas por solos, topografia, e clima para que ficassem cobertas por florestas, eram ilhadas ou peninsuladas por savanas. Em qualquer dos casos, seria possível esperar que essas regiões pudessem demonstrar fenômenos genéticos anômalos, ou por conservação de genes antigos de ocupações anteriores, ou por invasão subsequente por populações mais oportunistas ou de fácil dispersão durante a fase de re-expansão dos ambientes de floresta, antes de se estabilizarem os padrões regionais atualmente visíveis.

Diversos autores têm comentado o fato dessas savanas amazônicas isoladas possuírem plantas e animais endêmicos e estreitamente relacionados, taxonomicamente ou morfologicamente próximos mas distintos, como se formassem no passado recente uma única biota contínua, hoje fragmentada em vicariantes que estão em gradativa evolução divergente (Ducke & Black, 1953; Edeh, 1974; Brown & Benson, 1977). Assim, seria possível observar hoje em savanas isoladas, os fenômenos de diferenciação biótica postulados de terem operado em refúgios florestais mais isolados durante a época glacial (Brown & Benson, 1977). Todas estas considerações concordam com a existência de anomalias em organismos da floresta, nas margens de savanas "relictas" de hoje, em ambientes presumivelmente muito especiais e antigos, ou então muito novos, surgidos em cima de tábulas rasas criadas pela expansão das mesmas savanas no passado recente. Assim, tais fenômenos merecem muito mais investigação, em níveis de caracteres populacionais e extensões regionais, para acumular mais indicações sobre sua origem e seu significado biogeográfico. Estes casos já existem em número suficiente, sempre em regiões com savanas na paisagem, para se afirmar que representam um aspecto generalizável e extremamente interessante da ecologia das florestas neotropicais.

3. DISTRIBUIÇÕES GEOGRÁFICAS DAS BIOTAS: DIVERSIDADE ESPECÍFICA

Um dos fenômenos mais óbvios das biotas da floresta neotropical é sua relativa riqueza em espécies. Isto tem sido analisado por ecólogos, quase sempre superficialmente, desde o início deste século (ver Introdução, página 4); a contribuição mais recente (Connell, 1978) é bem mais madura. Minhas opiniões sobre a gênese e a manutenção dessa diversidade específica concordam razoavelmente bem com as deste autor (Brown, 1978). Um desenvolvimento pleno dessas opiniões, na luz do conjunto de dados apresentado nesta tese, não caberia nesta discussão, e será reservada para trabalhos futuros. Não obstante, os padrões de endemismo demonstram certos aspectos surpreendentes e bastante importantes, relacionados com a diversidade específica nas florestas neotropicais, que merecem destaque e comentário aqui.

Os mapas de endemismo não corrigido para hibridização (Figuras 86-129, segunda linha exceto na Figura 102) demonstram um fator a mais do que os mapas de projeção abaixo deles: revelam padrões de diversidade de subespécies endêmicas para cada centro. Já que, de modo geral, apenas uma subespécie de cada espécie está associada com cada centro (e, mesmo se houver mais de uma, são geograficamente alopatricas), estes padrões representam mapas de diversidade específica nos organismos analisados (faltam apenas as entidades invasoras vindo de outros centros e que não têm equivalentes no centro analisado).

Incrível mas consistentemente, em quase todos os centros e especialmente nos maiores e menos ilhados por barreiras, a maior diversidade específica não aparece no meio da região, mas sempre se encontra em um anel de pontos isolados ao redor da sua periferia. Quando este padrão começou a aparecer, muito cedo neste projeto, achei muitas razões para desconfiar dele. Estes pontos de alta diversidade eram quase sempre localidades tradicionais de coleta intensiva (Quadro 19), cidades antigas localizadas, devido à facilidade de acesso, em regiões servidas por rios ou corredores de vegetação aberta (que quase sempre se encontrariam nas periferias dos centros de endemismo). Os pontos eram poucos, não ocorrendo por toda a periferia de cada região; os dados de coleta não eram suficientemente padronizados para permitir uma conclusão sobre diversidade comparada, pois sem correção para hibridização a diversidade maior sempre apareceria em pontos onde os coletores residiram por mais tempo. Alguns centros grandes, como Rio de Janeiro, não demonstraram o fenômeno.

Havia só uma maneira de examinar o caso: realizar transectos incluindo as periferias e os centros das regiões de endemismo, em épocas favoráveis de coleta, despendendo esforço igual em coletas em pontos não amostrados anteriormente, mas também incluindo os pontos tradicionais que seriam amostrados com essa mesma técnica. O resultado desses transectos e das coletas equiparadas foi uma nítida confirmação do fenômeno, que passei a chamar de "diversidade periférica exaltada", sempre com relação aos centros de endemismo subespecífico reconhecidos.

Em 1977, havia dados suficientes sobre o fenômeno para interpretá-lo no geral, retirando-o do campo de observações isoladas. Assim, foi apresentado a um encontro sobre conservação, uma tabela descrevendo o fenômeno e apontando sua importância para a conservação de ambientes tropicais (Brown, 1978); no mesmo ano, o fato foi comentado em três trabalhos diferentes, com indicação do seu fundo ecológico e evolutivo (Brown, 1977a, 1977b, 1977c). Parece estar intimamente ligado a uma certa

têm grande significado para o planejamento da utilização e conservação desses sistemas (veja seção XV).

XI. CORRELAÇÃO ENTRE ENDEMISMO E FATORES ECOLÓGICOS

A questão fundamental que surge, após a determinação dos padrões geográficos de endemismo na floresta tropical, é de saber quais os fatores ecológicos do presente ou do passado que levaram à evolução destas biotas regionais. Para tentar uma resposta a esta pergunta, é necessário examinar os fatores ecológicos principais que poderiam estar envolvidos, e avaliá-los em termos de sua ação na evolução de padrões regionais coerentes. Aqui serão discutidas as bases dos mapas nas últimas duas linhas das Figuras 86-129, numa tentativa de definir quais as condições ecológicas principais do presente e do passado, e de determinar a posição e a extensão geográfica de possíveis áreas menores de floresta tropical integrada e estável no passado, durante a fase climática regressiva (fria e seca) no fim da última época glacial.

A. Clima atual

O clima intertropical resiste a qualquer tentativa de generalização, e flutuações grandes e imprevisíveis podem ser observadas de ano a ano; a mesma estação quase nunca é completamente equivalente em anos seguidos, e as diferenças entre estações mais e menos quentes, e mais e menos chuvosas, variam muito em anos diferentes. Existem pelo menos três escolas de pensamento quanto às forças geradoras principais desses padrões e variações, com relação aos trópicos continentais americanos. Uma destas reconhece nos ventos úmidos que sopram do leste para o oeste, levando água evaporada do Oceano Atlântico até os Andes e interagindo com os caracteres topográficos da superfície da terra, o fator principal que determina padrões climáticos e fenômenos meteorológicos na Bacia Amazônica e mais para o norte. Outra dá importância maior a um encontro variável da massas de ar tropical designado por "Zona de Convergência Intertropical," que pode ser facilmente visto em fotografias de satélite e que ocorre mais para o norte e é mais regular no inverno, mais para o sul e mais distorcido no verão, quando forma um longo e estreito "U" descendo da maneira imprevisível pela média bacia amazônica; ao longo dessa zona há mais atividade meteorológica, com aumento de nebulosidade e pluviosidade e modificação da direção dos ventos dominantes. A terceira escola atribui aos ventos estratosféricos e sub-estratosféricos o papel fundamental no estabelecimento e na variabilidade dos padrões climáticos, dando menos importância aos fenômenos superficiais. Segundo as minhas observações de clima durante 14 anos de viagens por toda a região sul-americana, tenho uma tendência em dar maior importância à interação dos ventos marítimos úmidos com a topografia na determinação de padrões regionais de chuva e de seca - sendo que a força e a direção destes ventos sobre o continente podem ser apreciavelmente influenciadas pela Zona de Convergência Intertropical (especialmente o "U" que se estende para o sul no verão), que por sua vez é influenciada pelos ventos estratosféricos. Entretanto, os ventos superficiais marítimos são fenômenos fáceis de observar e analisar, e possuem a influência mais previsível e direta (e geralmente de mais fácil confirmação) nos padrões de clima que afetam os sistemas ecológicos, especialmente as formações

vegetais regionais.

Não existe tão pouco uniformidade de pensamento quanto aos fatores climáticos que mais afetam o desenvolvimento, a permanência e as características da vegetação na região neotropical. Para fins de descrição do clima atual nesta tese, serão adotados para a zona intertropical apenas três parâmetros: regime de ventos (que interage com a topografia, representada nos mesmos mapas nas Figuras 86-129), pluviosidade anual regional (isoietas), e comprimento médio da estação seca anual. A temperatura também é importante, mas suas variações relativamente pequenas na região intertropical geralmente só influem em diferenças intra-regionais quando relacionadas com altitude ou proximidade ao mar, que são evidentes nos mapas; uma diferença interregional é produzida por ondas frias no inverno, vindas dos Andes ou do Oceano Atlântico sul, cuja importância é indicada em baixo de cada mapa.

Quanto à precipitação (Figura 138), de modo geral, na costa oeste das Américas, os ventos úmidos marítimos são consistentemente dirigidos para a terra apenas na fronteira entre Costa Rica e Panamá e de Darién até o norte do Equador, produzindo nessas regiões algumas zonas entre as mais chuvosas da Terra (uma média acima de 10.000 mm anuais em Quibdó, Chocó, permite coletar toda a água da cidade dos telhados); e na parte sul do Chile, fora da zona tropical. Há ventos úmidos para a terra, mais ou menos regulares, em outra zona Pacífica de pluviosidade maior, entre o sul do México e El Salvador; e ainda menos regulares entre Sinaloa e Guerrero, na costa oeste do México, e na parte central do Panamá. Ventos secos, terra a fora ou vindos de correntes marítimas frias, predominam desde o Equador até a parte central do Chile, e no norte da Costa Rica até Honduras, produzindo em algumas regiões desérticas os regimes climáticos mais secos de hemisfério, ou em outras uma vegetação rala sustentada apenas por orvalho, neblina e riachos que descem das montanhas subcosteiras.

Na região cisandina da Hiléia, os ventos do leste, relativamente desimpedidos, dominam os padrões de pluviosidade, e não há região desértica ou mesmo semárida fora do alto Rio Marañón; os máximos de pluviosidade ocorrem ao longo da base dos Andes (primeiras cordilheiras a leste, dando sombras de chuva para o oeste), estendendo-se muito para o leste em faixas ao norte e ao sul do Rio Amazonas, influenciadas talvez por períodos de estacionamento da Zona de Convergência Intertropical; e também na costa diretamente exposta aos ventos do leste, entre o Pará e a Península de Paria/Trinidad. Uma zona muito mais seca estende-se pelo interior, atrás da zona de maior chuva, desde o sudeste da Venezuela pelo sul da Guiana, oeste e sul do Pará até o Planalto Brasileiro, ligando-se depois a oeste com a zona do Chaco e prolongando-se para o norte até os vales de Ucayali, Huallaga e alto Marañón no Perú.

Na costa leste do continente, os máximos de pluviosidade ocorrem em Pernambuco, na Paraíba, no sul da Bahia e na Serra do Mar entre Rio de Janeiro e Paraná, chegando a valores muito elevados a leste da cidade de São Paulo; há também uma zona mais chuvosa, subtropical, no interior de Santa Catarina. Na costa do Caribe, a pluviosidade é mínima na Venezuela (a oeste de Paria) e na Colômbia, mas forte desde Panamá até Veracruz, com exceção da ponta nordeste de Honduras e da Península de Yucatán.

Os padrões de pluviosidade anual são resumidos nas isoietas da Figura 138,



FIGURA 138. Isoietas Anuais para a Região Neotropical.

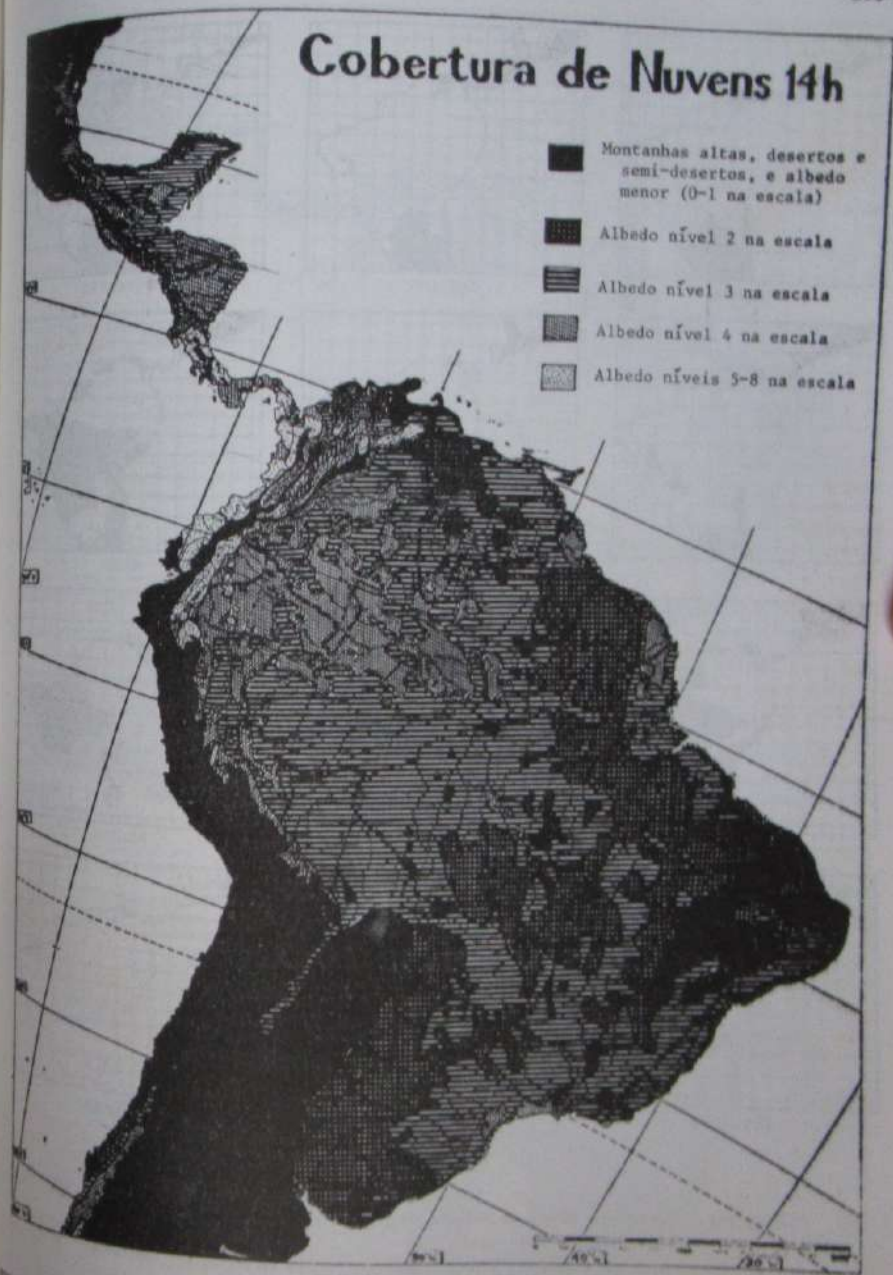


FIGURA 139. Cobertura Média Anual de Nuvens para a Região Neotropical, 1400 Local, 1967-1970. (de Miller & Feddes, 1971).

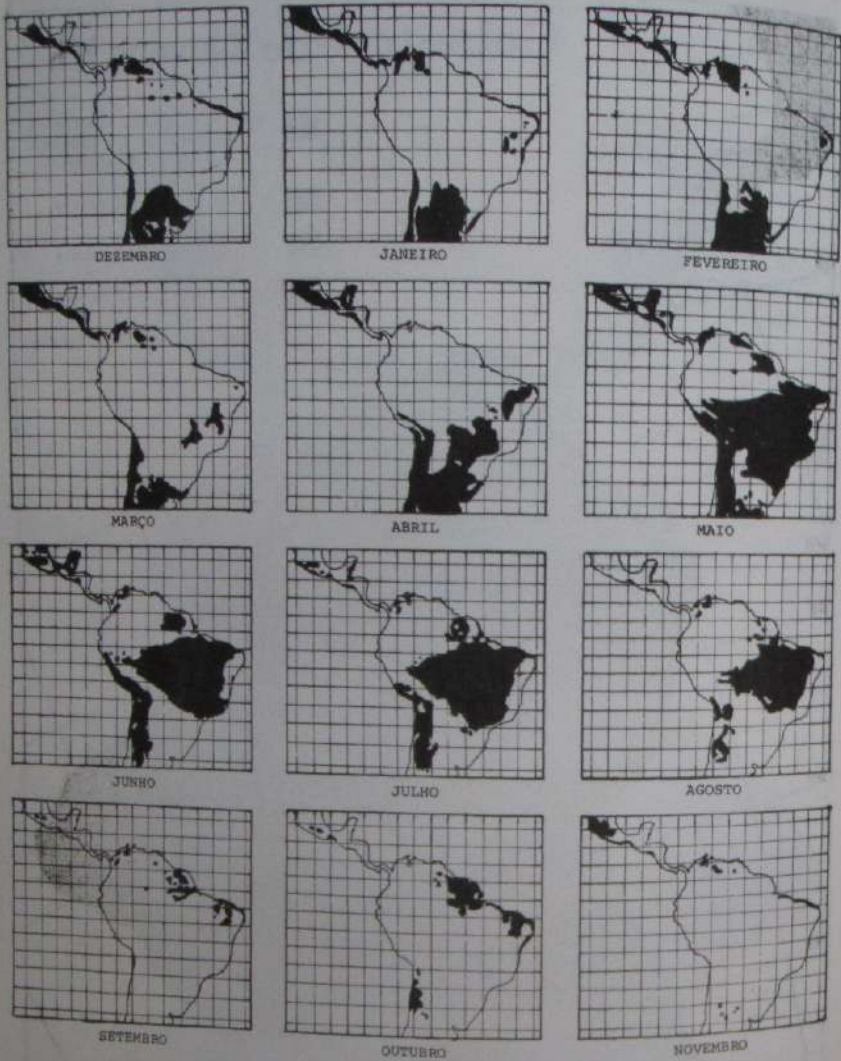


FIGURA 140. Cobertura Média de Nuvens em cada Mês para a Região Neotropical, 1400h Local, 1967-1970. Zonas com albedo nos níveis mais baixos (0-2 na escala de 8), indicando nebulosidade mínima durante o mês inteiro, em preto.



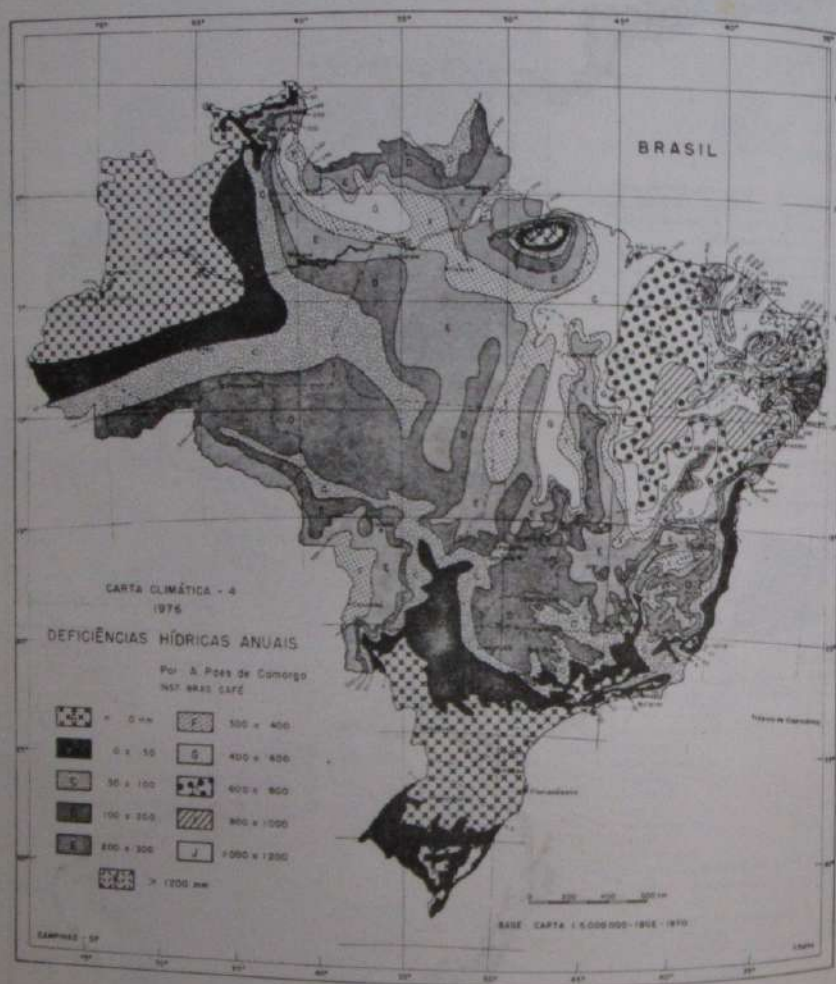


Figura 142. Deficiências hídricas anuais para o Brasil.
De Paes de Camargo *et al.* (1977: 109).

Um mapa original desenvolvido para esta tese, baseado em Paes de Camargo *et al.* (1977), Pimentel *et al.* (1977), Schwerdtfeger, ed. (1976) e RADAMBRASIL (1973-1979), bem como dados fornecidos por A. Paes de Camargo, Jürgen Haffer, e R. Bristow, conversas com H.S. Pinto, e trabalhos de campo durante este projeto.

O quadro da Figura 138 concorda admiravelmente com o padrão anual de cobertura de nuvens a 1400h, medido por satélites meteorológicos e integrado por computador sobre quatro anos (Miller & Feddes, 1971). Este padrão anual é reproduzido na Figura 139; só difere do mapa de isocietas na região alto-andina e na costa Pacífica, onde as nuvens não são sempre geradoras de precipitação. Assim, é possível usar os dados mensais de cobertura de nuvens (Miller & Feddes, 1971) para estimar a importância da estação seca em diferentes regiões neotropicais. Estes mapas são reproduzidos na Figura 140, resumidos na Figura 141 (zonas climáticas), e incorporados na indicação de sazonalidade nas Figuras 86-129.

Esta análise do clima atual representa uma premissa: na zona quente tropical, o fator ecológico mais importante para os sistemas de floresta úmida tropical é a disponibilidade de água, especialmente a falta de longos períodos de deficiência hídrica. Na Figura 142 é reproduzido um mapa de deficiências hídricas no Brasil (Paes de Camargo *et al.*, 1977), que pode ser comparado, para sustentar essa premissa, com mapas de vegetação apresentados mais adiante; o outro fator importante é a qualidade do solos (que também influi na disponibilidade de água), que será discutida na seção D.

B. Paleoclima (Figuras 143-144)

Estudos em todas as partes do mundo têm comprovado que o período do fim da glaciação Würm-Wisconsin (13.000 - 20.000 anos antes do presente) foi de frio e de seca generalizados, com o nível do mar reduzido em 80-100 m devido ao congelamento de grande parte dos oceanos e à incorporação de água nas geleiras polares, especialmente no hemisfério norte (Bigarella, 1971; Williams, 1975). Um estudo sobre o clima da terra nessa época, realizado através de sondagens no fundo dos oceanos por CLIMAP (1976) seguido por simulação de clima global em um modelo de duas camadas atmosféricas por Gates (1976), levou a definições de correntes oceânicas, células dominantes de pressão e depressões de temperatura sobre os continentes, durante o inverno (julho-agosto) de 18.000 anos antes do presente. Embora várias etapas tenham sido extrapoladas de contagens de Foraminifera, essa representação paleoclimática concorda bem com as idéias anteriores de Damuth & Fairbridge (1970), bem como de outros autores, que estudaram desde a incorporação de gelo no gelo da Groenlândia até depósitos de pólen em sedimentos quaternários na Colômbia (ver especialmente Van Geel & Van der Hammen, 1973; Figura 143 na página seguinte). Parece que não há mais dúvida de que o período de 7.000 anos, no qual culminou a última era glacial, era frio (-30°C a -10°C com relação a hoje) e seco na região das florestas neotropicais, com grande rebaixamento do nível do mar e assoreamento dos rios. Este período longo e desfavorável para organismos tropicais deve ter tido grandes efeitos nas extensões das florestas úmidas integradas, bem como nas distribuições altitudinais de diferentes tipos de floresta (Figura 143; ver também Van der Hammen, 1974 e Abay & Van der Hammen, 1976). Por isso é o período mais passível de ter provocado a formação de padrões regionais de

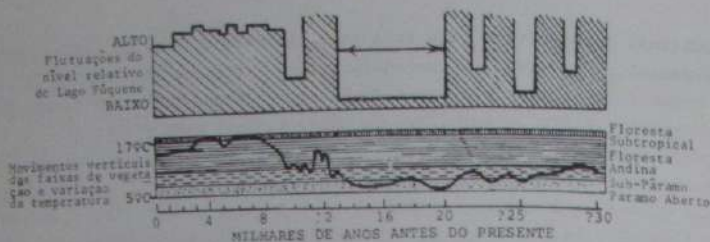


FIGURA 143. Variações de temperatura, formações vegetais e nível de água, nos últimos 30.000 anos, na região do Lago Páque, ao norte de Bogotá, Colômbia (9°28' N, 73°44' W, 2500 m.) (Van Geel & Van der Hammen, 1973). (de Brown, 1977b: Acta Amazônica, 7).

evolução e de endemismo na floresta neotropical. Quais foram os padrões de ventos, pluviosidade e sazonalidade de chuvas nos Neotrópicos durante essa época rigorosa?

Essencialmente todos os trabalhos paleoclimatológicos, bem como diversas pesquisas paleontológicas, concordam em que a diferença maior (em relação ao presente) na costa Pacífica foi uma extensão da contracorrente quente equatorial mais para o sul, trazendo ventos úmidos para a terra até o norte do Peru, onde são muito raros hoje; assim, o deserto que atualmente ali se verifica, na época glacial foi uma área melhor dotada de água e de florestas. Também há numerosos trabalhos indicando que, na costa Atlântica, a corrente fria de Falkland estendeu-se mais a norte, tornando a costa sudeste brasileira fria e seca (como é em Cabo Frio no presente) durante grande parte do ano. As células de pressão alta e baixa, dominantes no Atlântico sul e equatorial, mudaram-se mais para o norte, em correspondência com esta corrente; a corrente quente do Brasil comprimiu-se ao redor de uma célula de pressão alta localizada 109 mais ao norte do que sua posição média atual. A corrente quente das Guianas continuou relativamente inalterada, trazendo água quente para a costa norte da América do Sul e para a região do Caribe.

A consequência direta do deslocamento das correntes e das células de pressão mais para o norte no Atlântico, foi uma mudança correspondente dos ventos marítimos, tão importantes na determinação do clima na Amazônia; deveriam ter vindo mais do nordeste e menos do leste que hoje. Em interação com as feições topográficas do continente, isto traria enormes modificações na pluviosidade de diferentes regiões, especialmente no inverno quando boa parte do continente é seca (Figuras 140-141) e a influência da Zona de Convergência Intertropical é mínima ao sul do Equador. Também colocaria a parte mais ao norte da Amazônia superior, muito chuvosa no presente (Figura 138), na sombra das serras da Venezuela (que seriam bem mais chuvosas que atualmente), produzindo uma região muito mais seca ali durante boa parte do ano.

Damuth e Fairbridge (1970) também sugeriram que ventos aquecidos e desidratados (foehn) soprariam do sul em grande parte da Bacia Amazônica nos invernos dessa época, resultando numa dessecação das depressões e dos vales que tenham sentido norte-sul (com influência menor nos vales noroeste-sudeste mais a norte, devido à interação com os ventos marítimos). Assim, esperar-se-ia que os vales dos rios Araguaia/Tocantins (exceto o alto Tocantins), Xingu, Juruena/Teles Pires, Paragui, Mamoré, San Miguel, Negro, Branco (menor efeito), Putumayo/Iça e Caquetá/Japurá



Figura 144. PALEOCLIMA: Correntes Oceânicas Importantes, Isotermas da Superfície do Mar, Células de Pressão, Ventos Predominantes, e Depressões de Temperaturas Continentais (para Áreas de 49 x 59), para Julho e Agosto de 18.000 Anos Atrás (Gates, 1976), e Padrões de Pluviosidade sobre o Continente Sul-Americano e América Central Durante o Inverno nessa Época, Inferidos da Interação dos Ventos Úmidos com a Topografia. Os Contornos da Terra são Determinados por um Rebaixamento de 90 m no Nível do Mar. As depressões de temperatura em círculos não mediam para áreas de 99 x 109.

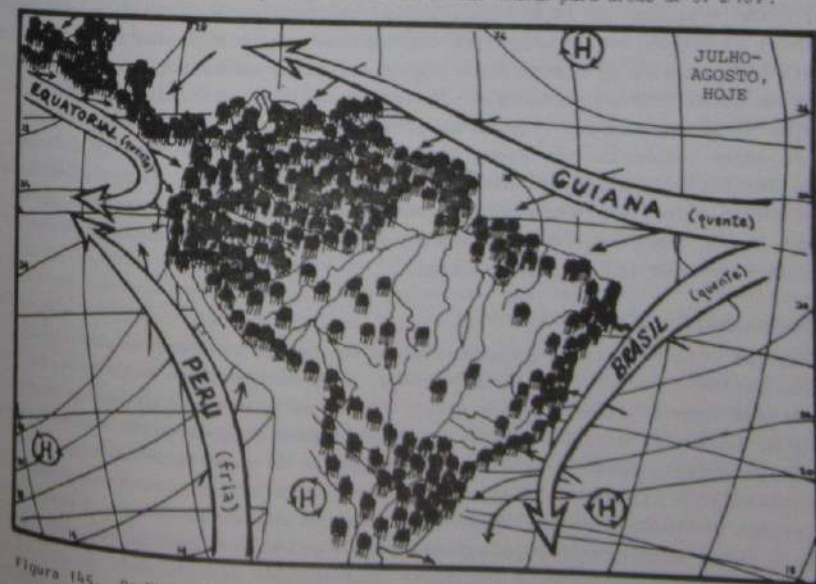


Figura 145. Os Mesmos Aspectos Climáticos da Figura 144, para Julho e Agosto do Presente.

fossem semi-áridos na época glacial, mantendo florestas apenas ao longo dos rios. Por outro lado, os ventos marítimos mais do nordeste favoreceriam áreas que atualmente ficam em sombra de chuva durante o inverno por terem serras mais altas a leste, especialmente ao sul do rio Amazonas, tais como o sudeste do Pará, a parte central de Goiás, a Serra dos Parecis em Mato Grosso e Rondônia, e (no inverno de novembro a abril) o interior do Território de Roraima (a sudeste da depressão do Essequibo) e a Cordilheira de la Costa na Venezuela.

Dessa maneira, as diferenças de clima entre hoje e a época glacial não são apenas quantitativas, com redução geral de pluviosidade e de temperatura, mas também qualitativas, com redistribuição de áreas de inverno chuvoso, inverno quente e estação seca extensa. Isso é evidente também na pouca uniformidade das depressões continentais de temperatura média no inverno, registrados pelo modelo de Gates (1976). As depressões de temperatura provavelmente compensaram em parte a redução global de chuva no período, de tal forma que as deficiências hídricas médias não aumentaram tanto na região de floresta tropical; mas sendo que mais da metade da chuva na Amazônia hoje vem de transpiração da vegetação da floresta (Marques *et al.*, 1977; Molion, 1975), tanto a baixa temperatura como a redução da área dessa floresta levariam a depressões ainda maiores na precipitação. A temperatura mais baixa também teria inibido a permanência de vegetação tropical nas periferias dos Neotrópicos e nos altitudes acima de 1200 m nos Andes (veja seção V).

Todas essas informações paleoclimáticas, considerando especialmente os ventos mais de nordeste em interação com uma topografia essencialmente idêntica à atual, foram reunidas por Brown & Ab'Sáber (1979) em uma representação de pluviosidade para o inverno (estação seca entre 59S e 309S na maioria do continente sul-americano, julho e agosto) de 18.000 anos atrás, reproduzida aqui (com um pouco mais de detalhes) na Figura 144, e comparada diretamente com um mapa das condições atuais (Figura 145) durante os mesmos meses, para enfatizar as mudanças qualitativas profundas no clima. Esta aproximação paleoclimática foi utilizada como modelo para os mapas de paleoclima nas Figuras 86-129.

Os mapas também indicam áreas que teriam sido inundadas durante o ótimo climático de 6000 anos atrás, quando o mar subiu a 3-5 m acima do seu nível atual (Fairbridge, 1976), a pluviosidade aumentou, e grandes vales e regiões planas devem ter ficado submersos, durante boa parte do ano, assim inibindo o desenvolvimento de vegetação de floresta tropical.

C. Geomorfologia (Figuras 146-147)

Muitas características geomorfológicas da região da floresta neotropical evidenciam períodos de semi-aridez no passado, e em vários casos este "passado" tem sido datado como a última época glacial. Entre as melhores indicações encontram-se linhas de pedras ou seixos exógenos e retrabalhados em horizontes superiores do solo (Figura 146), padrões de dissecção exagerada da superfície ou regiões de dunas fossilizadas (Tricart, 1974), "inselbergs" desfolhados, horizontes decapitados de estratos inferiores da seqüência geológica com deposição aluvial inversa em planícies e vales adjacentes, e paleopavimentos e paleossols, inclusive lateritas e concreções (cuja idade poderia ser muito mais antiga, necessitando de alguma verificação independente em cada caso). Mesmo a existência de camadas de cascalho no

FIGURA 146: "Stone-lines" em horizontes brasileiros



solo é forte evidência de vegetação rala na região no passado, mas é necessário estabelecer a improbabilidade da formação de tais camadas por meteorização *in situ*, em cada caso (Figura 146-C).

Por outro lado, a ausência de quaisquer de tais indicações de semi-aridez no passado, e a presença de uma superfície mamelonizada (para formar "demi-oranges" na linguagem de Journaux, 1975), é excelente sinal de longa estabilidade de cobertura florestal na região, que produz e conserva tais superfícies.

Essas evidências, apuradas e coletadas durante 30 anos de investigação na região neotropical (Ab'Sáber, 1957; Cailleux & Tricart, 1957; Bigarella & Ab'Sáber, 1964; Bigarella & Andrade, 1965), foram apresentadas em 1977 num trabalho clássico de projeção paleoecológica, que incluiu um mapa detalhado de domínios naturais no fim da última época glacial (Ab'Sáber, 1977). Um ligeiro aprimoramento desse mapa com dados adicionais sobre regiões não brasileiras, levou à versão publicada para um debate no simpósio em Macuto (p. 183) em fevereiro de 1979 (Brown & Ab'Sáber, 1979; Figura 3), que é reproduzida aqui (Figura 147), como o modelo fundamental de paleoecologia, derivado de considerações geomorfológicas e paleoclimatológicas. Com minhas próprias observações no campo nos últimos 14 anos só servem para confirmar todos os detalhes desse modelo, e como trabalhos recentes por Ab'Sáber (comunicação pessoal) de igual maneira confirmam os domínios delineados por ele em várias regiões amazônicas, aceitei esse modelo na sua íntegra na confecção dos mapas de paleoecologia nas Figuras 86-129.

O modelo indica a existência de refúgios limitados de floresta tropical na bacia Amazônica, na costa leste e no interior nordeste do Brasil, ao longo da base dos Andes desde o Equador até a Bolívia, nas Guianas e na Venezuela, e na costa pacífica entre Costa Rica e o norte do Peru. Grande parte desses refúgios corresponde aos centros de endemismo aqui determinados, que não eram do conhecimento de Ab'Sáber em 1977; este fato deu grande ímpeto ao projeto aqui descrito no início de 1978. O modelo também assinala a presença de grandes florestas de galeria ao longo dos principais rios amazônicos, acima dos seus encaixamentos mais profundos, que teriam igual importância que os refúgios na manutenção da continuidade e integridade de muitos sistemas florestais, durante o longo período de clima regressivo. Representa assim uma contribuição independente e autoritativa, baseada em dados das ciências geológicas, à questão da paleoecologia neotropical, que possui um alto índice de concordância com os dados derivados de estudos biológicos de endemismo (Heffer, 1969; Vanzolini, 1970; France, 1973; a presente análise, ver Figura 144). Por isso é de grande utilidade na tentativa de correlação dos padrões de endemismo regional com fatores ecológicos e históricos nos Neotrópicos.

D. Solos (Figuras 148-150; Tabela 4; Quadro 21)

Desde os primeiros anos deste projeto, tenho mantido a convicção de que as evidências mais firmes sobre paleoecologia seriam encontradas em dados pedológicos (ver Brown, 1977a: 130 e 1977b: 94-95, 103-105). Somente em 1978, entretanto, encontrei os estímulos e os meios para tentar confirmar esta convicção, graças à publicação de Ab'Sáber (1977) sobre paleoecologia, a uma orientação ampla e paciente do renomado pedólogo Igo Lepsch, ao trabalho de campo junto com David Gifford da Universidade de Brasília, e ao acesso aos mapas pedológicos da FAO/UNESCO (1971, 1976) e do Projeto RADAMBRASIL (1973-1979).

Alguns fatores do subsolo, como linhas de seixos, paleopavimentos, concreções e lateritas, e cascalheiras, que também constam desses mapas pedológicos, já foram discutidos na seção anterior (C). Aqui serão discutidos as relações entre textura, fertilidade e estrutura do solo e a estabilidade dos sistemas ecológicos por ele subtendidos.

Certos tipos de solo são típicos de floresta tropical; nos mapas exploratórios, tendem a ser designados como latossolos e solos podzólicos, mas muitas outras classes também ocorrem sob a floresta neotropical atual. Algumas dessas classes são incompatíveis com uma longa estabilidade da floresta tropical, por serem muito jovens com grande taxa de reposição, dotadas de características especiais indicando vegetação rala no passado, ou por apresentarem textura muito grossa; entre esses solos incluem-se turfas, podzóis verdadeiros, cambissolos rasos e arenosos, solos aluviais de textura pedregosa, solos vulcânicos, e areias quartzosas. A esses juntam-se os solos que normalmente não admitem uma cobertura de floresta tropical nem mesmo no presente (planossolos e brunizems de pradaria, lateritas, castanozems de terra fria, solos salinos ou desérticos), formando um grupo de classes de solos altamente desfavoráveis a uma hipótese de longa estabilidade de florestas tropicais, mesmo se estas eventualmente possam existir em cima deles hoje. De outro lado, solos tropicais de estrutura profunda, com uma transição gradativa até o substrato rochoso, textura média a fina, e alta fertilidade são bons indicadores de longa estabilidade de floresta tropical - mesmo se não sempre cobertos por floresta nos dias atuais.

Para efetuar uma interpretação dos mapas de solos da FAO/UNESCO e do RADAMBRASIL, dirigida por uma hipótese de estabilidade de sistemas florestais durante pelo menos os últimos 20.000 anos, foi necessário primeiro enfrentar dois problemas fundamentais: a taxa de reposição do solo, e a malha de classificação. Existem opiniões altamente divergentes entre os pedólogos, sobre as idades dos solos e suas taxas de formação, destruição e reposição. Para alguns, um latossolo profundo moderno teria muitos milhões de anos, e quaisquer inconsistências com esta antiguidade (como datações de apenas milhares de anos no horizonte B) seriam conseqüências de deslocamentos de terras mais antigas por erosão e ação fluvial; isto é, solos florestais do Quaternário seriam, em grande parte, acúmulos aluviais de materiais formados em épocas muito anteriores. Outros citam casos de formação de vários metros de solo fino e rico, por meteorização de pedras datadas de apenas centenas ou milhares de anos no passado, e julgam ser inútil qualquer tentativa de projetar os padrões cotidianos de solo além de 5.000 anos para o passado. Uma opinião média, recebida do perito em meteorização neotropical G. Irion (comunicação

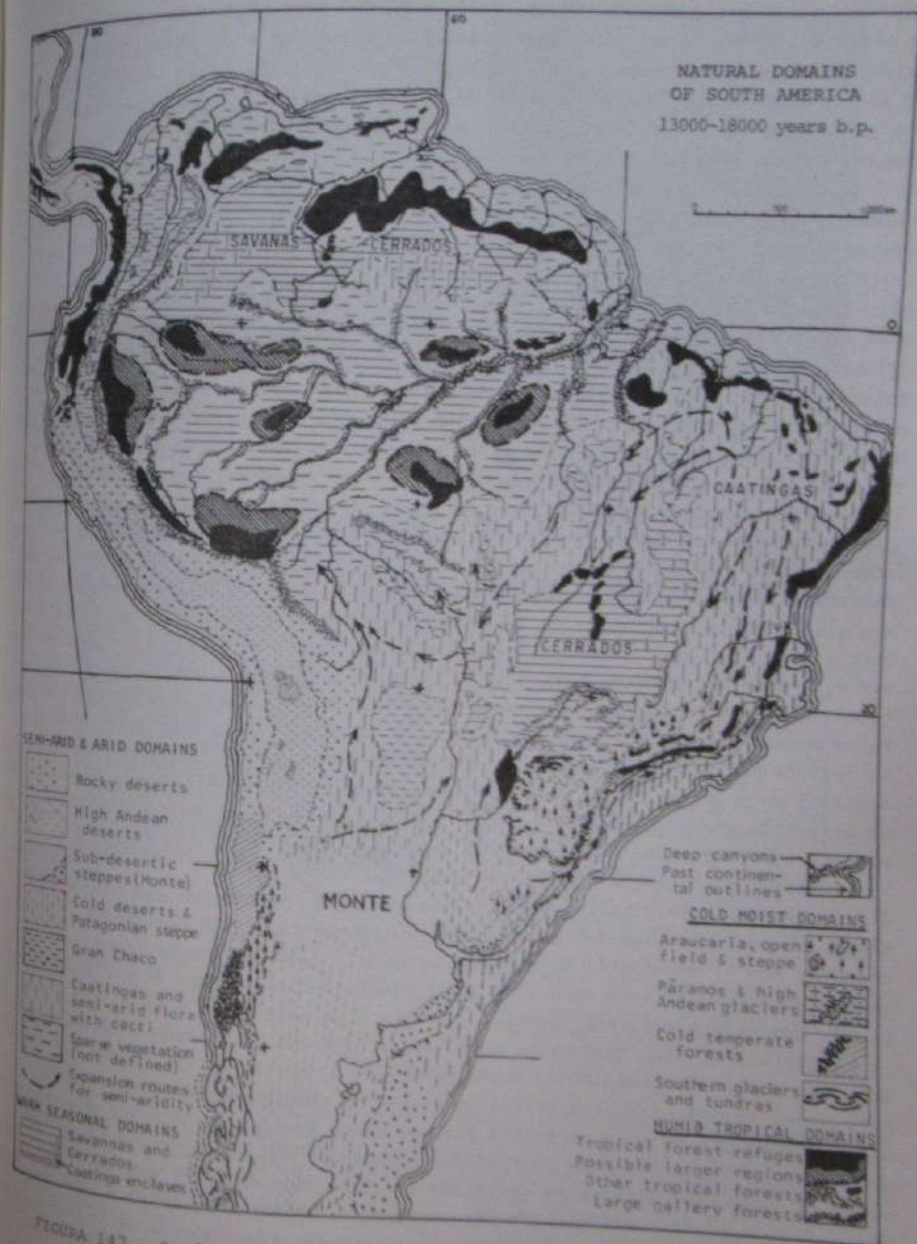


FIGURA 147. Domínios naturais de 13.000 - 18.000 anos antes do presente (Ab'Sáber, 1977; Brown & Ab'Sáber, 1979).

verbal), indicaria aproximadamente 10.000 - 20.000 anos para a formação *in situ* de um metro de latossolo na bacia amazônica; isto torna úteis as classificações dos solos das florestas atuais, para uma projeção até a última idade glacial, deixando em relativa incerteza apenas os solos de rápida reposição, que nem permitem que a sua cobertura vegetal se mantenha por deslocamentos contínuos, tais como solos vulcânicos ou aluviões muito grossos.

Qualquer interpretação de solos é complicada pelos mosaicos muito finos de classes, verificáveis na maior parte da região neotropical atual. A Figura 148 mostra os solos de Jaru, Rondônia, na minha opinião a localidade mais rica para lepidópteros diurnos conhecida até agora no mundo (listas diárias acima de 400 espécies são frequentes; veja Brown, 1972b e 1976c), em quatro escalas e classificações diferentes: FAO/UNESCO, 1971 (a, 1:5.000.000); RADAMBRASIL, 1978 (b, 1:1.000.000); CEPLAC - Carvalho Filho & Leão, 1976 (c, 1:200.000), e uma investigação minha em colaboração com a estagiária Sílvia Helena S. Arruda (d, amostras de 200 em 200 metros). O exame mais cuidadoso continua revelando novos padrões, classificações mais aprimoradas, e mosaicos mais finos até a última escala, e provavelmente continuaria até uma malha mais fechada ainda. Assim, os mapas de solo devem ser interpretados lembrando a complexidade de tipos presentes em qualquer localidade. Como os padrões biológicos examinados aqui são regionais, é de se esperar que uma interpretação regional, na escala dos mapas exploratórios da FAO/UNESCO e do RADAMBRASIL, seja adequada para uma comparação e uma correlação, sem ser necessariamente apta em explicar todos os fenômenos mais locais. Uma confirmação desta adequação é possível pelo exame de fenômenos muito locais de solos, tais como as faixas estreitas de terra roxa que acompanham os diques basálticos ou diabásicos antigos em regiões amazônicas dominadas por solos menos ricos. Três de tais diques foram examinados de 1977-1979, dois deles na terra (no Lago Erepecu, 1-57dS e no km 1125 da Rodovia Cuiabá-Santarém, 7-55aS), e um do ar (no médio rio Mucajaf, 3-62dN); em todos os casos, pareciam portar sistemas mais ricos (especialmente em espécies) do que as terras adjacentes, mas não visivelmente diferindo dos padrões regionais de endemismo e de formações vegetais.

Assim, os solos que ocorrem em associação com a floresta tropical foram divididos, segundo três classificações correntes (Brasil, FAO/UNESCO, Soil Taxonomy) em 22 tipos, e cada um destes foi investigado para determinar suas características relacionadas com a manutenção de floresta tropical, tanto nas condições atuais como em regime climático mais seco. As qualidades focalizadas eram as que ajudam a garantir uma disponibilidade contínua de água e de nutrientes à rizosfera de uma floresta: topografia, textura do solo (ambas afetando a retenção de água) e fertilidade global (especialmente bases trocáveis no horizonte B). Estes fatores depois foram usados para classificar cada solo em termos de drenagem (que resseca a vegetação se rápida demais, ou a sufoca se lenta demais), penetração das raízes da vegetação, e diversidade de microclimas associados com a topografia típica desse solo. A vegetação usualmente associada com cada tipo de solo, nas condições climáticas de hoje, foi determinada por comparação dos mapas de solos e vegetação do RADAMBRASIL (1978-1979). Finalmente, cada tipo foi classificado em termos de sua capacidade em manter microclimas úmidos durante longos períodos de seca, e foi determinado, usando dados do presente em regiões relativamente áridas com solos de

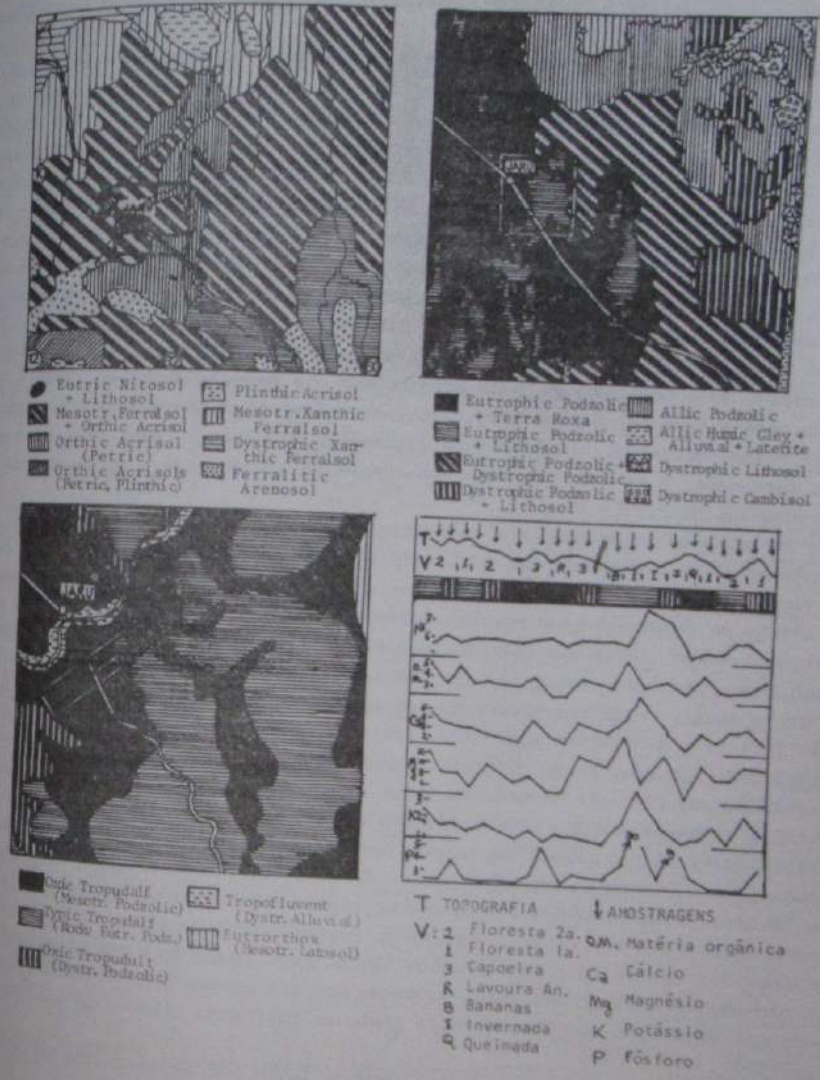


FIGURA 148. Unidades de solo na região de Jaru, Rondônia, em quatro classificações e escalas diferentes. a: FAO/UNESCO, 1:5.000.000; b: RADAMBRASIL, 1:1.000.000; c: CEPLAC (Carvalho Filho & Leão, 1976), 1:200.000; d: Transecto de amostras realizado por Sílvia Helena S. Arruda & K.S. Brown, Jr., de 200 em 200 metros, 1:50.000.

cada tipo, o que seria a vegetação nesse solo em regimes climáticos mais rigorosos e secos que os atuais.

Isto resultou na redução dos solos a apenas seis classes (última coluna da Tabela 4, página 213), englobando desde tipos de solos que seriam capazes de manter uma floresta tropical úmida mesmo em climas muito sazonais ou pouco chuvosos - como atualmente o fazem, por exemplo, no planalto Central Brasileiro (classe A), até tipos que são relativamente impróprios para uma cobertura florestal mesmo hoje em dia, e certamente não ajudariam a mantê-la em climas menos favoráveis (classe F). As seis classes foram depois mapeadas em tons progressivamente mais claros (os dois tipos de solos na classe A, que já tendem a ocorrer juntos, foram combinados em tom preto, e outros tipos em hachuras diferentes, de tons semelhantes para a mesma classe), nos mapas de solos das Figuras 86-129. Um mapa integrado de solos neotropicais, usando as mesmas classes, encontra-se na Figura 149; representa uma versão mais detalhada do mapa apresentado por Brown & Ab'Sáber (1979), que incluiu apenas três categorias (favorável, aceitável ou desfavorável a uma hipótese de cobertura florestal contínua nos últimos 20.000 anos). Para fins de comparação, este mapa, e os dois pequenos mapas mais detalhados que o acompanham, estão reproduzidos na Figura 150.

Os mapas de solos ajudam a identificar sistemas ecológicos integrados em nível regional no presente. Com a interpretação aplicada, muito auxiliada pelas observações de D. Gifford no Planalto Central Brasileiro, ajudam também a ressaltar os níveis de integração dos mesmos sistemas durante períodos de clima mais seco no passado. Assim, fazem uma contribuição adicional e independente à determinação de condições e padrões paleoecológicos, associados com períodos de clima mais rigoroso que o atual. Pode ser observado que apenas os latossolos e solos podzólicos mais férteis e de textura mais fina, sozinhos ou em mosaicos com outros solos de fertilidade elevada, devem continuar a manter água e nutrientes disponíveis à rizosfera de uma floresta durante períodos em que haja deficiência hídrica geral no ambiente (classes A e B). Solos férteis mais jovens, que não destroem a floresta durante sua contínua reposição (alguns cambissolos, litossolos e solos aluviais), especialmente quando em mosaicos com os solos da classe A em zonas chuvosas ou vales úmidos, devem também ajudar a manter sistemas florestais através de longos períodos de pressão ambiental contra eles. Outros tipos de solos, ou poderiam manter floresta apenas durante condições tão ou mais favoráveis que as atuais, ou então não mantêm a floresta, sendo cobertos por ela apenas por invasão horizontal, dando uma vegetação que deriva muito pouco do substrato (Stark, 1971; Fittkau *et al.*, 1975).

As interpretações dadas a cada classe de solos nos mapas da FAO/UNESCO e do RADAMBRASIL estão resumidas no Quadro 21 (páginas 216-217).

E. Vegetação (Figura 151)

Como já indicado na Tabela 4, os padrões regionais de solos e clima são acompanhados por padrões relativamente constantes de vegetação. Com os mapas de vegetação disponíveis hoje de diferentes países e da América do Sul (Hueck & Siebert, 1972), e com os mapas detalhados do RADAMBRASIL (1973-1979), bem como usando informações recebidas de G.T. Prance e observações de campo, foi possível esboçar uma

Nomenclatura, Características, Classificação e Vegetação Típica dos Solos das Florestas Neotropicais

MONOMILITARES DAS CLASSES PARALELAS	UNIDADES DE Mapeamento para América do Sul	FAO/UNESCO	MAPAMENTO Tropical SOIL TAXONOMY	Fertilidade	De-nagem	Taxa de Reposição	Diversidade de relevo	Diversidade de clima	Vegetação típica	Desenvolvimento Radicular	Condição de umidade	Vegetação típica em clima seco	CLASSIF.
A. Terra Nova Estruturada Aluvial	Ultisol	Ultisol	Rhodic Paleudult	Muito Alta	Bom	Lenta	Ondulado	Alta	Floresta Aberta/Tansa Rica	++/XV	Alta	Floresta Aberta Rica, Espal. Floresta Estacional	A
B. Podzólico Vermelho-Amarelo Estruturado	Luvisol	Luvisol	Oxis Tropudalf Oxis Tropustalf	Muito Alta	Bom	Lenta	Ondulado	Alta	Floresta Aberta Rica e Floresta Densa (nos vales)	++/XV	Alta	Floresta Aberta Rica, Espal. Floresta Estacional	A
C. Terra Nova Estruturada Aluvial	Ultisol	Ultisol	Rhodic Paleudult	Alta	Bom	Lenta	Moderadamente Ondulado	Alta	Floresta Aberta e Floresta Densa	++/XV	Alta	Floresta Estacional	B
D. Podzólico Vermelho-Amarelo Estruturado Aluvial	Luvisol	Luvisol	Oxis (Alto) Tropudult	Alta	Bom	Lenta	Ondulado	Alta	Floresta Aberta Rica e Floresta Densa	++/XV	Alta	Floresta Aberta Rica e Floresta Estacional	B
E. Latossolo Roxo Estruturado, Latossolo Vermelho-Amarelo Argiloso, não Aluvial	Ferralsol	Ferralsol	Entroctox	Moderada a Baixa	Acentuada	Muito Lenta	Fracoamente Ondulado	Moderada	Floresta Densa Rica e Heterogênea	++/XV	Moderada	Floresta Aberta Mista e Floresta Estacional	B
F. Cambissolo Estruturado	Cambisol	Cambisol	Eutrocept	Alta	Acentuada	Moderadamente Rápida	Ondulado	Alta	Floresta Densa Heterogênea	+/XV	Moderada a Alta	Floresta Estacional	B
G. Litossolo Sulfúrico (massivo)	Litosol	Litosol	Lithic (Eutric) Troporthent	Alta	Forte	Muito Rápida	Montanhoso	Alta	Floresta Densa ou Montada, Heterogênea	++/V	Alta	Floresta Rica ou Montada e Floresta Estacional	B
H. Solo Aluvial Aluvial	Fluvisol	Fluvisol	Eutric Tropofluvent	Alta	Moderada	Rápida	Quase Plano	Baixa	Floresta Densa Rica ou Aberta Rica	+/XV	Alta	Floresta Densa e Aberta de Galeria	B
I. Solo Árido Aluvial	Gleisol	Gleisol	Eutric Tropaquept, Tropaquept	Alta	Mé	Moderadamente Rápida	Plano	Baixa	Floresta Densa Especializada	2/H	Alta	Floresta Mista de Galeria	B
J. Umbrissolo	Andosol	Andosol	Tropandept	Alta	Acentuada	Rápida	Plano a Montanhoso	Moderada	Capelina e Floresta Especializada	++/XV	Moderada a Alta	Floresta Estacional, Capelina Especializada	C
K. Cambissolo Estruturado	Cambisol	Cambisol	Dystrocept	Moderada	Acentuada	Rápida	Plano a Ondulado	Alta	Floresta Alta Pobre, Capelina e Floresta	+/XV	Moderada	Floresta de Galeria em Carrado ou Savana	C
L. Litossolo Estruturado	Litosol	Litosol	Lithic (Dystic) Troporthent	Baixa	Forte	Rápida	Montanhoso	Alta	Floresta Alta ou Capelina	++/V	Alta	Floresta Alta Pobre em Carrado ou Savana	C
M. Podzólico Fértil	Acrisol	Acrisol	Plinthic & Plinthic Paleudult	Baixa	Importado	Lenta	Fracoamente Ondulado	Baixa	Capelina e Floresta Densa Baixa	+/XV	Alta	Capelina ou Floresta Mista	B
N. Latossolo Roxo não Aluvial	Ferralsol	Ferralsol	Plinthumox, Plinthic, Plinthic, Plinthox	Baixa	Moderada	Lenta	Plano	Baixa	Floresta Densa Pobre e Savana	+/H	Alta	Savana	D
O. Umbrissolo	Vertisol	Vertisol	Tropudert	Alta	Moderada	Lenta	Plano	Baixa	Floresta Especializada e Capelina	+/H	Alta	Semi-deserto com vegetação rala	D
P. Latossolo Amarelo no Vertisol, Latossolo Amarelo, Aluvial	Ferralsol	Ferralsol	Haploctox, Acrictox	Baixa	Bom	Lenta	Fracoamente Ondulado	Moderada a Baixa	Floresta Alta com Baixa Produtividade	++/H	Moderada	Floresta Estacional Pobre, Carrado ou Capelina	D
Q. Podzólico Estruturado Amarelo	Acrisol	Acrisol	Psammentic Paleudult	Moderada	Acentuada	Lenta	Ondulado	Moderada	Floresta Densa Rica e Pobre	++/XV	Moderada	Carrado ou Capelina	B
R. Podzólico Amarelo	Podzol	Podzol	Tropaquept, Tropaquept	Baixa	Mé	Lenta	Plano	Baixa	Capelina e Capelina	+/V	Baixa	Capelina ou Savana	E
S. Solo Desértico Vermelho-Amarelo	Arandosol	Arandosol	Oxis Quartzipement	Baixa	Torta	Lenta	Plano	Baixa	Capelina e Floresta Densa Pobre	++/XV	Baixa	Capelina Aberta e Savana	E
T. Solo Árido Estruturado	Gleisol	Gleisol	Dystic Tropaquept, Tropaquept	Baixa	Mé a Muito Mé	Moderada	Plano	Baixa	Latossol ou Podzólico e Savana Pobre	2/H	Alta	Savana com Floresta de Galeria	F
U. Solo Desértico	Arandosol	Arandosol	Quartzipement	Baixa	Extrema	Lenta	Quase Plano	Baixa	Floresta Densa Pobre, Capelina, Savana	++/XV	Baixa	Latossol ou Savana	F
V. Solo Desértico Aluvial	Fluvisol	Fluvisol	Fluvisol	Baixa	Mé	Lenta	Quase Plano	Baixa	Savana com Capelina de Floresta	+/H	Baixa	Savana Pobre	F

* A = Sempre favorável, B = Geralmente favorável, C = Ocasionalmente favorável, D = favorável apenas em clima úmido com o presente, E = Geralmente desfavorável, F = sempre desfavorável (salvo difinidamente associada com floresta, mesmo em clima úmido), sempre em relação a uma hipótese de estabilidade do ecossistema sustentado pelo solo, durante as flutuações climáticas dos últimos 20.000 anos.
 + Taxa de desenvolvimento das raízes, penetração horizontal-vertical.



FIGURA 149. Classificação dos Solos Neotropicais, Segundo os Critérios da Tabela 4.



FIGURA 150: Solos da Região Neotropical, classificados como favoráveis (preto) ou aceitáveis (hacurado) a uma hipótese de cobertura florestal contínua nos últimos 20.000 anos. Detalhes das regiões no interior de Suriname (A) e no sul de Rondônia (B) nos mapas inferiores.
(de Brown & Ab'Sáber, 1979)

CLASSIFICAÇÃO DAS UNIDADES DE SOLO NOS MAPAS DA FAO/UNESCO E DO RADAMBRASIL

Table with columns: Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe. It lists soil units and their classifications across various countries like Brazil, Peru, Colombia, etc.

CLASSIFICAÇÃO DAS UNIDADES DE SOLO NOS MAPAS DA FAO/UNESCO E DO RADAMBRASIL

Table with columns: Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe, Unidade País, Letra Classe. It continues the list of soil units and classifications from the previous page, including units from Brazil, Peru, Colombia, and others.

classificação regional de tipos de vegetação nas terras baixas neotropicais, e relacioná-los com as condições ecológicas atuais e, em alguns casos, do passado.

A "FluviSelva Tropical Sempreverde" de Hueck & Siebert, ou mesmo a "floresta densa" do RADAMBRASIL, é de fato um complexo de tipos vegetacionais fundamentalmente diferentes (como ambas as classificações já reconhecem), ligados a solos e climas diversos e apresentando estruturas, composições específicas e histórias evolutivas bastante variáveis (Prance, 1978, 1979). Além disso, muitas dessas florestas incluem manchas de vegetação aberta ou savana, às vezes determinadas por fatores edáficos (areia grossa profunda), às vezes por um lençol freático muito alto ou uma drenagem impedida, às vezes por um microclima local ou até por influências antrópicas pre-históricas (sou da opinião de Eden (1974), apoiada também por Huber, em contraste com Prance & Schubart (1978), de que essas influências foram mínimas). Essas manchas variam em tamanho de 1000 m² até 100.000 km², e nem sempre são indicadas em mapas de vegetação. Sua importância como indicadores de zonas desflorestadas no passado é muito grande (ver seção IX.E), e por isso são representadas em preto, sempre que possível, nos mapas de vegetação atual nas Figuras 86-129. A presença de savanas antigas e relictas (com endêmicos vicariantes em relação às espécies de outras savanas distantes) na floresta de uma região, poderia ser bom sinal de sistemas ecológicos instáveis no passado, com maiores extensões de vegetação aberta durante o período frio e seco no fim da última época glacial (Brown & Benson, 1977; Prance, 1978).

Tais savanas e outros tipos de vegetação aberta (cerrado, caatinga) podem ser observados cobrindo 15% da área da Amazônia brasileira mapeada pelo Projeto RADAMBRASIL, quase sempre em regiões de solos pobres, clima desfavorável, ou savana mais extensa no passado (Figuras 141, 147, 149 e 151). No resto, que pode ser chamado de floresta, é possível reconhecer 11 tipos diferentes de vegetação primária, que são indicados por tons e hachuras diferentes na Figura 151 e nos mapas de vegetação nas Figuras 86-129 (4% da bacia amazônica brasileira eram cobertos por vegetação secundária na época da coleta das imagens do RADAMBRASIL; atualmente esta porcentagem deve ser quase o dobro):

(a) Florestas inundáveis e inundadas, inclusive manguezais, várzea, igapô e floresta de brejo, em terreno plano próximo ao mar ou a rios maiores, ou em baixadas mal drenadas, dominadas por palmeiras ou por árvores especializadas neste habitat (ocupam 5% da área coberta pelos mapas do Projeto RADAMBRASIL).

(b) Florestas ricas, freqüentemente abertas em estrutura do dossel, acompanhando as margens de florestas inundáveis ou em rios menores, em solos bons e parcialmente renováveis, com alta diversidade específica e com endemismo bastante evidente (5% da área).

(c) Florestas semi-arbustivas ou com árvores finas e densas, em solos pobres ou higromórficos com drenagem impedida, em terreno relativamente plano na Amazônia média-superior, chamadas "campinarana" ao norte do Rio Solimões e "cerradão grosso" para o sul; às vezes ricas em espécies endêmicas especializadas, mas não comparáveis com os sistemas que ocupam terrenos mais ondulados, e geralmente muito mais pobres (3%).

(d) Florestas abertas de palmeiras (freqüentemente babaçu, *Orbignya*). Às vezes misturadas com árvores emergentes inclusive castanheira-do-Pará (*Bertholletia*), geralmente em solos mais pobres (állicos ou bários) ou hidromórficos; incluem

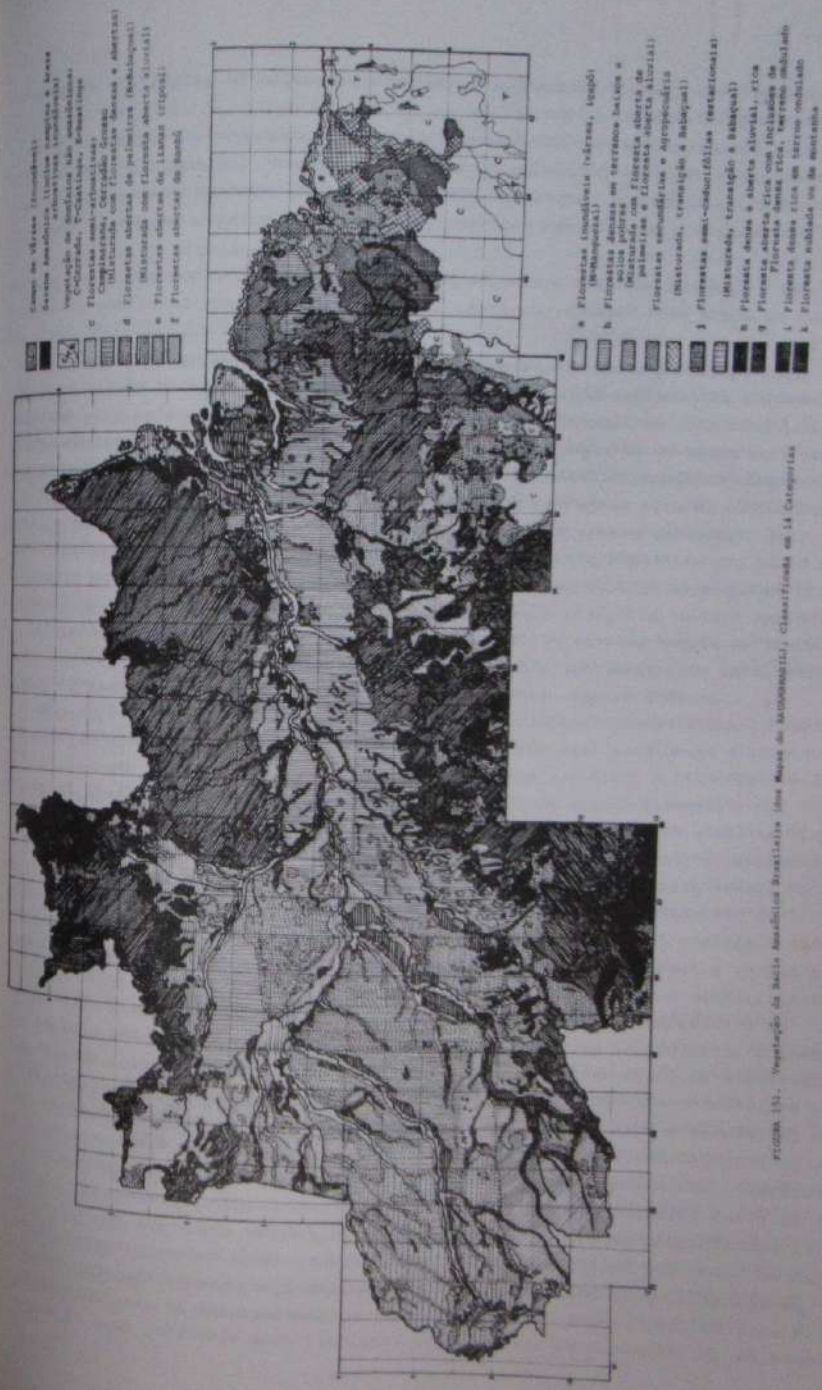


FIGURA 151. Vegetação da Bacia Amazônica Brasileira (de acordo com o Projeto RADAMBRASIL), classificada em 14 categorias.

também florestas abertas heterogêneas com alta proporção de palmeiras, crescendo em terreno relativamente plano (14%).

(e) Florestas abertas com árvores emergentes, palmeiras formando estratos intermediários, e cipós dominando os estratos inferiores ("cipóais"), freqüentemente em solos ricos mas sempre com clima desfavorável (estação seca comprida), às vezes mostrando alta diversidade mas geralmente com valores baixos de endemismo (2%).

(f) Florestas abertas dominadas por bambús, em solos ricos com clima quente e mais ou menos seco durante uma parte do ano, principalmente no Estado do Acre (3%).

(g) Florestas ricas com dossel aberto, com alta heterogeneidade de árvores de tamanhos diferentes, misturadas sempre com florestas densas em sítios mais íngremes, crescendo em terreno ondulado e solos ótimos, mas com clima algo desfavorável (3-6 meses de estação seca, ocasionalmente com anos inteiros bastante secos ou sofrendo friagens fortes); freqüentemente ricas em espécies, sempre com valores de endemismo os mais altos na parte sul da Amazônia (5%).

(h) Florestas densas e altas em solos arenosos, terreno relativamente plano, com baixa produtividade primária e pouca dependência do substrato, freqüentemente ricas em espécies mas com baixos valores de endemismo corrigido, exceto próximo a barreiras fortes; a riqueza específica é muitas vezes devida a muitas espécies próximas em poucos gêneros ou famílias, sugerindo uma recolonização horizontal dessas áreas por organismos adaptativos ou agressivos, de vários lados (18%).

(i) Florestas densas altas e mais ricas, em solos melhores e terreno mais ondulado, com bastante disponibilidade de água superficial e subterrânea, com a diversidade específica mais equilibrada em relação à diversidade de gêneros e famílias (23%).

(j) Florestas densas ou abertas estacionais ou semi-caducifolias, freqüentemente em áreas de solos excelentes mas com longa estação seca; riqueza específica e endemismo às vezes altos, concentrados em vales úmidos, ao redor de nascentes, ou em outras partes com água permanente (1%).

(k) Florestas de terreno montanhoso ou submontanhoso, com dossel muito irregular e estrato inferior rico e úmido, sobre solos geralmente rochosos, com água abundante, e riqueza específica e endemismo altos em plantas e animais bastante especializados a este ambiente (1%).

Em correspondência com a análise da resistência à seca desses sistemas, já indicada na Tabela 4, os tipos (b), (g), (i), (j) e (k) são julgados como os mais indicativos de longa estabilidade de sistemas florestais; seus solos e terreno, e seu equilíbrio de espécies parecem contribuir com o maior número de características favoráveis à persistência das comunidades atuais, ou outras comunidades também de floresta úmida integrada, durante longos períodos de pressão climática desfavorável. Em períodos extensos de seca, o tipo (b) persistiria ou até aumentaria em área, formando largas florestas de galeria ao longo dos rios; o tipo (g) seria transformado em (j), e (i) em (g), sempre retendo uma trama do sistema original ao longo dos vales mais úmidos e protegidos, dando bastante continuidade; (j) persistiria, pelo menos em parte, ao redor de água permanente. Com temperaturas mais baixas, partes de (g) e (i) seriam transformadas em (k), enquanto a maioria de (k) deixaria de ser floresta tropical; seus elementos mais móveis

poderiam colonizar as novas áreas de floresta montanhosa formadas lentamente a partir de florestas dos tipos (g) e (i), em regiões adjacentes de altitude menor.

Assim, nos mapas de vegetação nas Figuras 86-129 e também no mapa do conjunto (Figura 151), as savanas amazônicas receberam o maior destaque (em preto), como bone indicadores de instabilidade dos sistemas de floresta tropical em sua região; os tons mais escuros de hachura são ligados aos sistemas florestais (b), (g), (i), (j) e (k), com tons mais claros para os outros tipos, menos indicados para a preservação de sistemas de floresta tropical durante o fim da última época glacial.

F. Paleocologia: refúgios de floresta tropical no Quaternário

A combinação geográfica dos caracteres do ambiente mais favoráveis a uma longa estabilidade de sistemas de floresta tropical, deveria produzir, em várias escalas de probabilidade, as regiões correspondentes aos "refúgios florestais do fim do Pleistoceno", desde que todas as análises tenham direito de contribuir a esta formulação de maneira independente. Esta combinação, que é representada nos mapas inferiores à direita nas Figuras 86-129 e reunida na Figura 132, foi feita por somatória dos seguintes fatores ilustrados nos outros mapas, e já discutidos:

Mapa de paleoclima: +1 para áreas mais chuvosas no inverno.

Mapa de paleoecologia (Ab'Sáber): +1 para área indicada como de floresta tropical, seja refúgio nuclear ou expandido, galeria, ou outra.

Mapa de solos: +2 para solos em preto, +1 para solos em hachura forte (classe B), e -1 para solos em branco ou em pontos claros (classes E e F, incluindo solos com linhas de seixos retrabalhados no horizontes superiores).

Mapa de vegetação: +1 para vegetação favorável (hachura forte); -1 para savanas (em preto).

A soma máxima possível é +5. Cada refúgio paleoecológico é representado por isolinhas desde 0 (probabilidade mínima) até o máximo, na mesma região e escala que os mapas de isolinhas de endemismo corrigido, nas Figuras 86-129. Os "refúgios" assim determinados são relativamente divorciados de dados biológicos e quase totalmente independentes de considerações de diversidade específica ou de endemismo subspecífico, e assim permitem uma correlação direta com os padrões de endemismo e de diversidade apurados nas mesmas Figuras 86-129.

G. Correlação entre endemismo e paleoecologia

Há um nível bastante alto de sobreposição geográfica dos padrões biológicos de endemismo subspecífico corrigido para hibridização, em lepidópteros aposemáticos das florestas neotropicas (Figura 130), e os dados indicando refúgios paleoecológicos de floresta neotropical, durante o fim da última época glacial (Figura 132); para enfatizar essa sobreposição, os dois mapas foram combinados em um único mapa (Figura 152). Incluindo os outros organismos estudados para detectar padrões geográficos de endemismo em toda a região, as Figuras 132 e 134 foram combinadas na Figura 153. Fica evidente que a correlação entre os dois fenômenos (endemismo e paleoecologia) é grande. Isto torna mais fácil uma afirmação do que os sistemas ecológicos das florestas neotropicas, distintas geneticamente e taxonomicamente de sistemas vizinhos e coevoluídos em escala regional, sofreram uma influência bastante clara e forte do longo período paleoecológico, frio e seco, que



FIGURA 152. Sobreposição dos Centros de Endemismo Subespecífico para Lepidópteros Apsenáticos da Floresta Neotropical (Figura 130) e Refúgios Paleoecológicos Neotropicos no fim da Última Época Glacial (Figura 132).

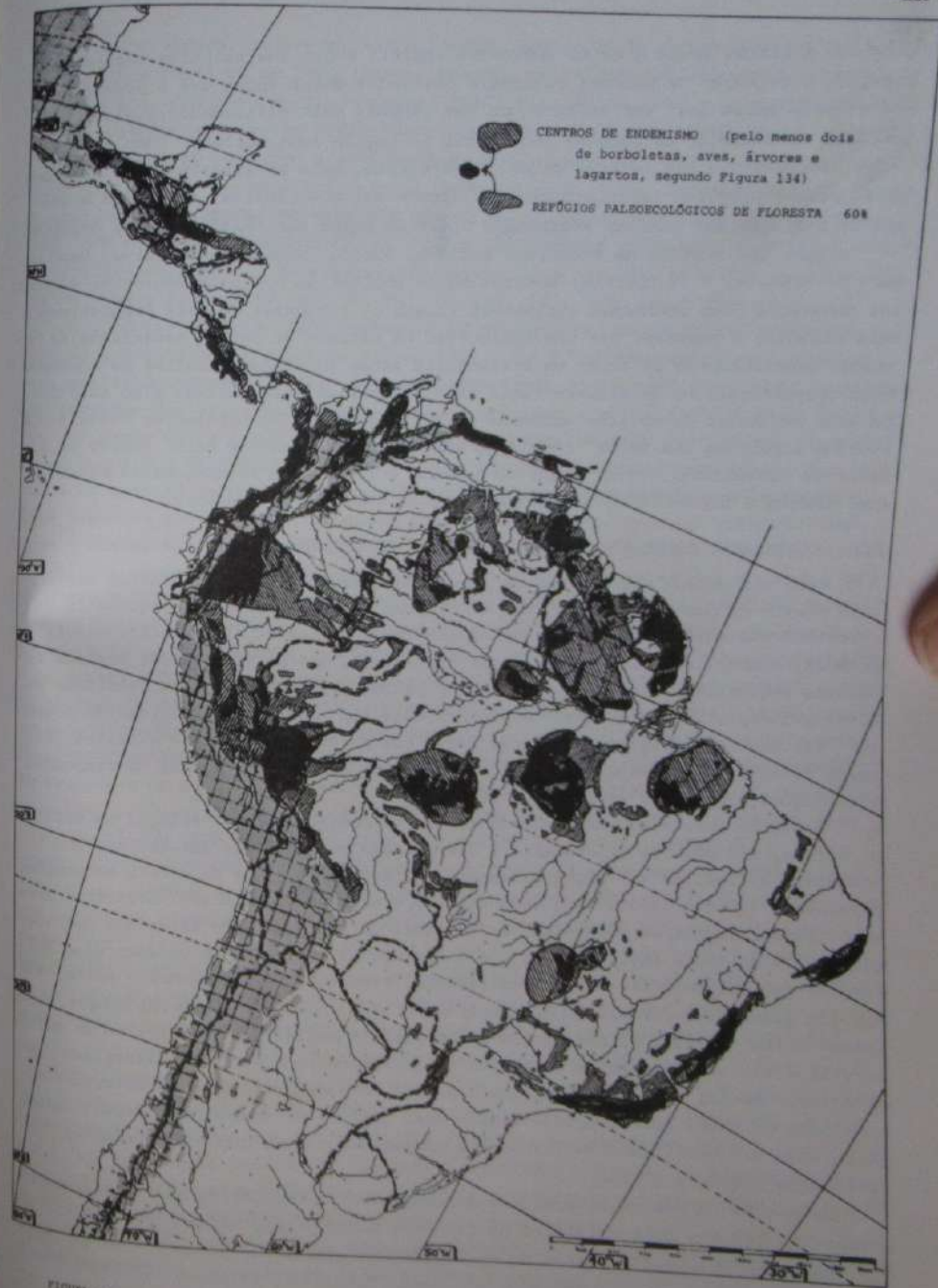


FIGURA 153. Sobreposição dos Centros de Endemismo para Lepidópteros, Aves, Lagartos e Árvores da Floresta Neotropical (Figura 134) e Refúgios Paleoecológicos (Figura 132).

terminou a última época glacial (Würm-Wisconsin); e que sua relativa viscosidade permitiu a retenção de padrões regionais derivados dessa época até o presente. Assim, essa época deve ser de fato uma das camadas mais nitidamente visíveis na montagem de evolução de padrões biológicos na região neotropical. Como a correlação não comprova uma relação causal, entretanto, será necessária muito mais pesquisa paleoecológica, especialmente nos campos das geociências, antes que o quadro da evolução dos padrões atualmente visíveis possa ser mais claramente definido.

Alguns dos centros de endemismo regional (Cauca, Magdalena, Roraima, Ventuari, Marajó, Madeira, Tefé, Loreto) mostram menor correlação com paleoecologia, e podem ser encarados como fenômenos evolutivos locais ou regionais de data possivelmente mais recente; é possível que nem aparecerão em estudos de outros organismos da floresta, especialmente se forem de sistemática menos adaptada à análise de subespécies geográficas, ou de diferenciação genética por seleção natural algo críptica, ou mais exigentes de regiões extensas para a manutenção de populações viáveis. Os centros endêmicos com menor correlação encontram-se todos com baixo número de organismos associados, solos jovens ou pobres, e isolamento relativamente grande, o que aumenta a impressão de que sejam ilhas de evolução no presente.

XII. CORRELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE E FATORES ECOLÓGICOS

Como foi notado acima, a maior diversidade específica nas florestas neotropicais ocorre em pontos isolados (não em centros regionais), com uma tendência em concentrar-se em áreas de grande heterogeneidade ambiental (topografia, solos, vegetação, microclimas, faunas endêmicas distintas), nas periferias dos centros endêmicos regionais. Isto é precisamente o padrão esperado se esta diversidade estiver principal e sensivelmente correlacionada com condições ecológicas do presente. Certamente, qualquer correlação geral com paleoecologia não é evidente (Figuras 86-129, 132); mas quase todos os pontos de máxima diversidade correspondem a situações ecológicas mais favoráveis hoje.

O padrão persiste, mesmo quando levada em consideração a variação em esforço de coleta, que aumenta diretamente a diversidade conhecida de uma região, com a assíntota difícil de ser atingida mesmo após dezenas de dias de coleta em estações diferentes (Ebert, 1969) - enquanto valores estáveis de endemismo corrigido, mesmo ou especialmente em quadrantes muito ricos em espécies, são atingidos com apenas 30-50% da fauna registrada, o que é alcançável em apenas um ou dois dias (exceto em regiões periféricas aos Neotrópicos, onde continuam subindo). Enfim, muitos dos quadrantes com alta diversidade foram bem coletados não tanto porque tinham acesso muito facilitado, mas porque recompensaram amplamente os esforços do coletor, seja ele comerciante ou cientista - justamente pela sua alta diversidade de espécies. Assim, não é provável que o padrão de ocorrência de alta diversidade em pontos ou anéis interrompidos seja devido a vício de amostragem, especialmente tendo sido ele verificado em transectos realizados com esforços equivalentes, em localidade diversas ou não.

Os pontos de máxima diversidade correspondem às regiões de máximo endemismo apenas nos limites mais evidentes da floresta neotropical, sejam mares, serras altas, mudanças abruptas de clima ou vegetação, ou outras barreiras fortes quaisquer. Assim, nos centros ilhados (Chimborazo, Sucre/Trinidad), ístmicos (Chiriquí, Darién,

Chocó, Cauca, Apure, Abitagua, Andes, Sucúa, Huallaga, Chanchamayo), ou limitados por barreira forte em um lado (Rancho Grande, Villavicencio, Putumayo, Yungas, Imeri, Guiana, Oyapock, Belém, Madeira, Tefé, Pernambuco, Bahia), há uma tendência para os valores maiores de diversidade ocorrerem nas proximidades das barreiras; e se as barreiras deixarem passar poucos genes vindos do seu outro lado, essas regiões demonstram também altos valores de endemismo. Para confirmar o fenômeno da diversidade periférica, entretanto, não há melhor exemplo do que o padrão demonstrado nos mapas de endemismo não corrigido dos centros ístmicos, onde quase sempre se verifica dois pontos de diversidade mais alta justamente nos fins opostos do "istmo" (veja Figuras 87, 88, 90, 92, 98, 102, 103, 104, 106 e 108).

O divórcio entre os três fenômenos de diversidade de espécies, endemismo geográfico, e endemismo em espécies (seção III), que é bastante evidente nos dados aqui analisados (mesmo havendo alguma continuidade entre os últimos dois, e alguma sobreposição dos primeiros dois em regiões próximas a barreiras), ajuda a esclarecer boa parte da confusão e das controvérsias relativamente inúteis que têm surgido ao redor dos "refúgios florestais quaternários", especialmente quando são sugeridos na base de poucos dados geográficos e ordens biosistemáticas deficientes - dois aspectos que caracterizam quase todos os grupos neotropicais estudados até hoje. Quando considerados apenas os trabalhos maiores e melhores (Haffer, Prance, Yanzelini), pode-se constatar que mesmo nestes existe variação nos conceitos de diferenciação (desde morfologia foliar até espécies ou gêneros), confusão de centros endêmicos com refúgios e de endemismo com diversidade, e separação variável entre os dados biológicos e geológicos usados para inferir padrões paleoecológicos. Além desses estudos de qualidade superior, é possível verificar que refúgios paleoecológicos de floresta têm sido propostos para diferenciação desde o nível infra-subespecífico até o de famílias, que certamente incluirá fenômenos desde eventos antes do Terciário até o presente; mesmo muitas espécies atuais parecem vir de divergências do Terciário inferior, especialmente se analisadas por divergências imunológicas (Maxson & Wilson, 1974, 1975). Refúgios Pleistocênicos de floresta neotropical têm sido usados até para explicar divergência lingüística no Homen sul-americano, que certamente ocorreu após o fim do Pleistoceno; e também para justificar padrões de diferenciação em organismos que não habitam a floresta, ou são restritos a ambientes de areia branca que só raramente sustentam florestas, sempre com baixos valores de endemismo na análise aqui apresentada. Chegou-se inclusive ao ridículo de recorrer a esta explicação para diferenciação de organismos que só vivem em ambientes aquáticos. Muitas dessas aplicações do conceito e do modelo foram atacadas e defendidas no Simpósio em Macuto em fevereiro de 1979. Durante o Simpósio, à vista do contínuo ressurgimento de problemas relacionados com terminologia e conceitualização, o coordenador do programa (Dr. G.T. Prance) abriu espaço para uma sessão noturna sobre terminologia. Ali foram ventilados certos conceitos relacionados com as definições apresentadas por Brown & Ah'Shber (1979) e outros, já aceitos por Haffer (que abriu a sessão) e Prance (que dela participou). Assim, foi recomendada uma hierarquia de termos que corresponderiam a diferentes níveis de fatos e de interpretação, como segue:

- (1) Regiões, subregiões e áreas biogeográficas: simples divisões de uma unidade geográfica, baseadas em dados mínimos coletados para um número pequeno de

organismos.

(2) Centros de endemismo: áreas definidas por isolinhas, corrigidas ou não para hibridização, baseadas em análise por sobreposição de distribuições geográficas de um número maior de taxa ecologicamente semelhantes, com cobertura geográfica intensiva e extensiva; separadas por zonas de contato ou de hibridização entre taxa aparentados de centros adjacentes.

Estas duas categorias foram consideradas como objetivas, envolvendo apenas análise de fatos relativamente claros e não controversos.

(3) Centros de dispersão: acrescentam uma interpretação aos centros de endemismo, qual seja, que as zonas de contato são secundárias, produzidas por expansão de biotas antigamente mais restritas.

(4) Refúgios: áreas para as quais os estudos paralelos (geologia, paleoecologia) determinaram uma longa estabilidade dos sistemas examinados; devem ser relacionados com os centros de endemismo observados em vários organismos diferentes.

Estas duas categorias envolvem interpretações dos fatos.

Não foi aventado o termo "centro de diversidade específica", o que era correto, pois os dados aqui apresentados não apoiam a ocorrência de diversidade de espécies em centros regionais, como ocorre o endemismo em subespécies. No estado atual das revisões bioestratigráficas e da cobertura geográfica muito limitadas para muitos grupos de plantas e de animais neotropicais, as propostas que tentam interpretar áreas de grande diversidade específica em termos de paleoecologia serão, na sua maioria, apenas reflexos de deficiências taxonômicas, amostragem geográfica limitada fora das periferias e dos rios maiores, dados micro-ecológicos escassos, ou condições ecológicas atuais muito favoráveis nas localidades de coleta - que podem até corresponder a áreas instáveis no passado, com grande número de nichos ecológicos em aberto. Tentativas de relacionar tais "centros de diversidade" com refúgios quaternários devem ser encaradas com suspeitas, como talvez representantes de uma certa pressa em acrescentar mais "evidências" e mais autores ao já lotado "bandwagon" de refúgios neotropicais, tristemente sobrecarregado com trabalhos superficiais, irrelevantes e até errados.

Acredito que qualquer trabalho que mencionar "refúgios" deverá trazer uma boa carga de evidências geológicas para certas condições paleoecológicas regionais, independentes das evidências biológicas, as quais devem ser focalizadas em padrões regionais de endemismo, de preferência corrigido para hibridização ou mistura de patrimônios alopatrícos e confiléticos. Sempre deve ser indicada a época presumível dos eventos paleoecológicos discutidos, e essa época deve ser relacionada com dados sobre a velocidade e o modo de diferenciação genética e especiação nos organismos estudados. Finalmente, deve-se adotar uma definição morfoclimática e estatística de "refúgios ecológicos" como a sugerida por Brown & Ab'Sáber (1979: 3, em tradução):

"Um refúgio ecológico em qualquer época, passada ou presente, é uma região onde existe suficiente continuidade de clima, solos, topografia e vegetação favoráveis, para manter a integridade de paisagens e de biotas antigamente mais amplamente distribuídas. Isto torna mais provável a preservação de organismos associados com estas condições, do que sua extinção. Num refúgio ecológico, populações podem evoluir sob pressões ambientais diversas, de acordo com suas capacidades

genéticas diferentes. Isto pode levar à divergência dessas populações em relação a outras, antigamente contíguas mas agora efetivamente separadas por regiões dentro das quais os ambientes físicos e bióticos caracterizam-se por desintegração e descontinuidade. Nessas regiões interrefugiais, a extinção é um destino mais provável do que a preservação, para a maioria das mesmas populações."

Enfim, para aqueles que são avessos a tais hipóteses de biogeografia histórica, narrativas e não testáveis (Ball, 1976), ou que são fascinados pela complexidade caleidoscópica de sistemas ecológicos modernos em escala muito mais fina que a regional (MacArthur, 1972; Endler, 1977; Brown, 1978; Benson, 1978), existem muitos fenômenos locais e até regionais, relacionados com fatores ecológicos verificáveis no presente, abertos e pedindo estudo. Agora que estão começando a surgir dados biológicos e físicos para muitos pontos nas florestas neotropicais, espera-se que possa aparecer um número grande de trabalhos bem embasados de Ecologia Tropical, revelando os fatores fundamentais envolvidos na estrutura e na função desses sistemas. Embora possivelmente muitos anos de pesquisa sejam necessários para que os padrões gerais emergjam desses estudos, equivalentes às correlações regionais entre endemismo e paleoecologia aqui reportadas, certamente esses padrões serão ainda mais fascinantes, significativos e úteis para estudos de ecologia, utilização da terra, e manejo de recursos naturais nos trópicos.

III. O DEBATE SOBRE MODELOS DE DIVERSIFICAÇÃO BIOLÓGICA NOS TRÓPICOS

O modelo de refúgios paleoecológicos certamente não é o único que pode ser proposto para explicar os padrões biogeográficos descobertos nos organismos tropicais. Nem mesmo precisa ser o mais lógico, correto ou aceito para explicar os padrões regionais de endemismo subespecífico verificados neste projeto; a simples correlação não é suficiente para comprovar uma única hipótese histórica e relativamente complexa, mesmo se o tecido fundamental da hipótese for fabricado por interrelação de dados independentes vindos principalmente das ciências geológicas, sem influências biológicas. Todos os padrões identificáveis no conjunto de dados desta tese correspondem bem a esta hipótese, entretanto, e espera-se que qualquer proposta alternativa seja igualmente elaborada em termos de análise de padrões regionais verificáveis; mas tenho esperanças que mais de uma de tais propostas sejam publicadas, usando até o mesmo conjunto de dados aqui exposto, nos próximos anos.

De fato, pelo menos duas alternativas já foram aventadas em publicações de grande peso científico (Endler, 1977; Benson, 1978), de natureza genética e ecológica; e a proposta aqui adotada, mesmo com sua elaboração, tem encontrado uma aceitação cada vez menos entusiasta, e freqüentemente uma oposição veemente nos últimos anos, à medida que o "bandwagon" dos refúgios atropelou um número cada vez maior de regras e sensibilidades científicas. O Simpósio em Macuto em fevereiro de 1979 foi palco de interessantes desencontros entre ingênuos defensores e detratores do modelo de refúgios paleoecológicos; a maioria ainda interpretava o modelo em termos de uma "bomba de espécies", multiplicando a diversidade esperada nos meus estudos (e em grande parte não verificável ao nível funcional, pelo menos nos meus estudos) nas florestas neotropicais. Entre os argumentos alternativos apresentados nesse Simpósio, apenas as exposições dos mesmos dois autores mencionados acima merecem comentários maiores aqui.

Endler (1977) apresentou uma tese analisando a diferenciação parapátrica que pode ocorrer ao longo de gradientes ambientais, e concluiu que os padrões de evolução observados em aves, lagartos e *Heliconius* nas florestas neotropicais podem ser produzidos sem postular refúgios menores para diferenciação alopátrica no passado. No Simpósio, ele mostrou padrões quase randômicos para a distribuição de aves na floresta africana, condicionados apenas por zonas de rápida mudança ambiental versus outras de "conformidade de habitat" - que corresponderiam a domínios integrados onde biotas poderiam evoluir em segurança e harmonia no presente, sem necessidade de isolamento total de fluxo gênico do outros domínios próximos. Apresentou algumas análises preliminares para a América do Sul, e admitiu que, nos casos de zonas de hibridização sujeitas a seleção natural (como no caso de borboletas miméticas), não havia maneira de distinguir entre contato e hibridização primários ou secundários. Identificou (de maneira algo exagerada) algumas das premissas da hipótese de refúgios paleoecológicos, e fez algumas previsões sobre padrões esperáveis para a diferenciação alopátrica versus parapátrica em organismos da floresta tropical.

Infelizmente, a maioria das previsões de Endler não são confirmadas pelos dados apresentados nesta tese, como já foi mencionado em diversas seções da discussão. Isto é especialmente significativo, porque os Ithomiinae possuem características genéticas e populacionais bastante adaptadas à diferenciação parapátrica. Está bem claro que tais processos têm operado fortemente em alguns dos organismos aqui revistos (Figuras 5-84), e talvez continuamente em outros e em certas épocas em quase todos; mas os padrões regionais de endemismo são por demais relacionados com condições paleoecológicas (frequentemente em contraste com as modernas) para serem conformados a modelos de diferenciação parapátrica moderna. Não duvido que tais modelos explicarão muitos padrões de divergência genética recente e antiga em diversos organismos, e muitos aspectos de estrutura fina no conjunto examinado aqui, mas suas previsões não são suficientes ou bastante concordantes para englobar os padrões mais gerais revelados neste estudo.

Não obstante, as posições e os argumentos de Endler são muito coerentes, e descobri no Simpósio (para minha surpresa) que são fundamentalmente concordantes com as minhas opiniões, apesar da divergência modelar aparente no sentido mais superficial; representam também uma abordagem genética e quantitativa à questão da diferenciação intra-específica em ambientes complicados e variáveis, para dar luz a padrões regionais reconhecíveis. Espero poder testar mais rigorosamente algumas das previsões de Endler, usando dados de certas zonas de hibridização em *Heliconius*; e já combinamos trabalhos em colaboração visando interpretações alternativas dos dados aqui expostos.

Os dados sobre *Heliconius* já foram elegantemente interpretados por Benson, à luz de variações nas condições ecológicas no presente. Na parte de seu modelo que trata da relação entre riqueza de espécies e condições modernas, encontro-me inteiramente do seu lado, como já foi enfatizado na seção anterior. Quanto à diferenciação infraespecífica com a formação de padrões regionais de endemismo, as suas previsões podem ser encaixadas com os dados aqui apresentados em alguns casos sem problemas, em outros casos apenas com modificações de julgamentos biosistemáticos, e em ainda outros somente com mudanças profundas em toda a análise ou mesmo

nos dados em si - o que não será permitido, por enquanto. As críticas por ele apresentadas aos excessos dos adeptos do modelo de refúgios paleoecológicos são todas válidas, mas o seu desprezo de conjuntos dignos de dados das geociências (Van der Hammen, Ab'sáber, Gates, Fairbridge) têm que ser rechaçado, até existirem outros conjuntos disponíveis que sejam ao mesmo tempo tão bem embasados, e melhores que os atuais - os quais, acho eu, viriam a ser apenas ampliações e não negações dos que existem. Ainda estou aguardando as "previsões qualitativamente contrastantes" anunciadas por ele (Benson, 1979) para certas áreas, entre o modelo de refúgios paleoecológicos e o seu modelo de biologia populacional e diferenciação parapátrica, para ver em quais dessas previsões mutuamente exclusivas os dados se encaixam melhor; para ajudar a estabelecer algumas dessas dicotomias, apresento na seção seguinte previsões contrastantes para 60 regiões, que podem ser testadas com alguma facilidade. Apoio totalmente o apelo que ele faz para preservar os sistemas da floresta neotropical em seu estado primitivo, até que se possa testar essas hipóteses com dados reais e insuspeitos - o que aliás já havia mencionado (Brown, 1976a: 207).

Assim, já foi anunciado e parcialmente elaborado um modelo alternativo, com aspectos genéticos e ecológicos, que possui muitas similaridades em termos de metodologia, materiais, e ideais fundamentais com o modelo adotado aqui, mas que produz previsões testáveis que sejam identificavelmente diferentes em certas condições definidas. Para facilitar uma eventual solução dessa questão de modelos no futuro próximo, desenvolvi várias previsões modestas que dependem de aspectos fundamentais dos dois modelos, elaboradas a seguir.

XIV. PREVISÕES

O modelo de refúgios paleoecológicos prevê que os padrões geográficos de evolução recente, representados na forma de endemismo subspecífico regional, corresponderiam mais às condições ecológicas prováveis durante o período longo, frio e seco, no fim da última época glacial, do que às condições atuais, em qualquer situação em que as duas não sejam coincidentes. O modelo de biologia populacional, com diferenciação parapátrica, foge de explicações e correlações históricas (o que é sadio, pois elas não são sempre mais difíceis de testar), e afirma que as condições atuais são suficientes e adequadas para explicar todos os padrões biogeográficos observados. Os dois modelos prevêem padrões diferentes nas análises de projeção das distribuições de biotas endêmicas regionais (seção VII).

É fácil demonstrar que qualquer conjunto limitado de dados biogeográficos, com biosistemática imatura ou conhecimento geográfico escasso, pode ser conformado com qualquer um desses dois modelos e com muitos outros modelos também. O conjunto maior aqui apresentado, entretanto, já foi especificamente relacionado com as previsões do primeiro modelo e contrastado com as do segundo (quando indicado), pelo menos nos seguintes aspectos, como discutido acima:

- A. Preferências altitudinais versus altitudes existentes (páginas 168-169).
- B. Adaptabilidade, barreiras e habitats marginais (páginas 169-172).
- C. Padrões de análise de projeção das biotas regionais, com concentrações de limites ao redor de um núcleo mais aberto, mas antes das barreiras mais evidentes (páginas 172-174).

- D. Coerência dos centros de endemismo e evolução, e coexistência de muitos padrões miméticos em cada centro (páginas 175-180).
- E. Afinidades genéticas antigas entre biotas (páginas 179-180).
- F. Riqueza dos centros de endemismo (páginas 180-183).
- G. Padrões separados de endemismo em Heliconiini e Ithomiinae, não modificando profundamente os padrões regionais (páginas 184-185).
- H. Variações nas posições e nas larguras de zonas de hibridização (páginas 185-190).
- I. Inundação parcial de algumas subespécies e especialmente de algumas biotas por outras (páginas 190-191).
- J. Relações antigas entre biotas das savanas, e anomalias biogeográficas em organismos da floresta ao longo das margens das savanas (páginas 191-192).
- K. Não ocorrência de diversidade específica em centros (páginas 193-195).
- L. Correlação alta entre padrões de endemismo e condições paleoecológicas, mesmo quando estas são diferentes das condições atuais (páginas 196-224, especialmente 221-224).
- M. Correlação alta entre diversidade específica e condições ecológicas do presente, mas não entre diversidade específica e padrões regionais de endemismo subespecífico, representando evolução recente (páginas 223-226).

Para buscar um número maior de testes dos modelos diferentes, basta identificar áreas ainda não amostradas onde as condições ecológicas ideais para organismos da floresta neotropical eram distribuídas geograficamente de maneira diferente na época glacial (pelo que se pode saber) e na atual, e visitá-las para determinar os seus padrões de endemismo e de diversidade específica em Heliconiini e Ithomiinae, organismos indicadores bastante úteis para tais testes. Assim, se o modelo de refúgios paleoecológicos tiver alguma validade, os seguintes pontos da floresta neotropical, favorecidos no passado mas não hoje, devem apresentar biotas relativamente pobres mas com grande pureza genética, para as subespécies endêmicas das regiões correspondentes (em parênteses); pelo modelo de biologia populacional, não devem demonstrar tal qualidade de endemismo:

- A. Florestas no extremo sul de Darién, no lado Pacífico (Darién).
- B. A região subcostal de Tumbes, no extremo norte do Perú (Chimborazo).
- C. As Selvas de San Camilo, no sudoeste da Venezuela (Apure).
- D. Os médios-baixos rios Morona e Pastaza, no norte do Peru (Napó).
- E. O médio rio Huallaga, entre Shapaja e Juanjui, Peru (Huallaga).
- F. O médio rio Ucayali, na região de Contamana, até a Serra do Divisor entre Peru e Brasil (Ucayali).
- G. A região ao sul de Trinidad, na parte central da Bolívia (Yungas).
- H. A Serra Ricardo Franco, no extremo oeste de Mato Grosso, e regiões mais a norte, no lado sul do rio Cuiaporé na Bolívia (Cuiaporé).
- I. As regiões de Gansipata e La Vergareña, no norte de Bolívar, Venezuela (Insataca).
- J. A região da Serra Aribana, no extremo sudoeste de Bolívar, Venezuela (Pantepui).

- K. A região de Alto Alegre, na parte central do Território da Roraima, Brasil (Roraima).
- L. A serra a leste do Rio Orinoco, entre Samariapo e San Fernando de Atabapo, Amazonas, Venezuela (Ventuari).
- M. O alto rio Preto da Eva, ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil; o médio Rio Trombetas, Pará; e a região a norte de Alenquer, Pará (Manaus/Guiana).
- N. O rio Capim acima da grande curva, no sudeste do Pará (Belém).
- O. O médio rio Iriri, no sul do Pará (Tapajós).
- P. A região entre os médios-baixos rios Aripuanã e Roosevelt, perto a 99 S, 60° W, Mato Grosso (Rondônia).
- Q. A região entre o Rio Juruá (na altura de Carauari) e o alto Rio Tefé para o leste, e o Rio Jutaí para o oeste (Tefé).
- R. O médio-baixo rio Putumayo, na fronteira Peru/Colômbia (Loreto).
- S. Serras no interior de Alagoas e Rio Grande do Norte (Pernambuco).
- T. Florestas em ambos os lados do rio Araguaia na altura de 149 S, e o médio rio dos Bois no sul de Goiás (Araguaia).
- U. Serras na costa sul do Espírito Santo (Rio de Janeiro).

Por outro lado, outros pontos nas mesmas e em outras regiões, que são ecologicamente ricos hoje (com clima ótimo e florestas bem desenvolvidas), mas não no passado (clima menos favorável, solos arenosos, aluviais ou vulcânicos, fora de limites de refúgios florestais) devem demonstrar, pelo modelo de refúgios paleoecológicos, valores baixos ou negativos de endemismo corrigido, mas alta diversidade específica (com patrimônios imigrando dos centros indicados em parênteses), enquanto pelo modelo de biologia populacional devem ter faunas endêmicas mais ricas e puras:

- a. Florestas densas na costa sudeste de Nicarágua e norte (Caribe) da Costa Rica (Guatemala/Chiriquí).
- b. Florestas super-umidas nas encostas do Caribe no oeste do Panamá (Chiriquí/Darién).
- c. Florestas no alto vale do Rio Patia, no sudoeste da Colômbia (Chocó/Cauca/Chimborazo).
- d. Região do baixo rio Cauca (Nechí/Cauca/Chocó).
- e. Florestas ricas no delta do rio Orinoco (Imataca/Socre).
- f. Encostas dos Andes orientais no norte da Colômbia (Apure/Catatumbo/Villavicencio).
- g. Região ao sul e sudoeste da Serrania de la Macarena, Colômbia (Villavicencio/Putumayo/Napó).
- h. Médio-alto rio Putumayo, fronteiras Colômbia/Peru/Ecuador (Putumayo/Napó/Loreto).
- i. A região de Yurimaguas, Peru (Ucayali/Napó/Huallaga) (veja Quadro 4).
- j. Alto rio Ucayali e baixo rio Urubamba, Peru (Ucayali/Inambari).
- k. Médio rio Juruá, sul de Amazonas, Brasil (Loreto/Ucayali).
- l. Região ao sul de Mojos na fronteira Bolívia/Peru (Inambari/Yungas).
- m. A Serra dos Parecis a oeste de Fimenta Bueno e a sudeste de Jiparaná, Rondônia (Rondônia/Cuiaporé/Inambari).
- n. A fronteira entre Guiana e Venezuela, no extremo leste da Serrania de

Imataca, e a extensão da Sierra de Lema para o leste na Guiana (Imataca/Guiana).

- o. O extremo alto rio Orinoco e as regiões para o norte, até o alto rio Ventuari; a região a oeste da Serra dos Surucucús (alto rio Parima), no oeste de Roraima; encostas leste e oeste da Serra de Parima (Roraima/Ventuari/Pantepui).
- p. A Serra Tapirapecó na fronteira entre Amazonas e Venezuela (Roraima/Ventuari/Pantepui/Imerí).
- q. O alto rio Vaupés, no leste da Colômbia (Imerí/Napo/Villavicencio/Loreto).
- r. A região a oeste de Manacapuru, Amazonas, Brasil (Manaus/Imerí/Tefé/Tapajós).
- s. O interior leste de Suriname (Guiana/Oyapock).
- t. O oeste da Ilha de Marajó (Marajó/Tapajós).
- u. O baixo rio Tocantins, e a região entre este e o baixo rio Xingu, Pará (Belém/Tapajós).
- v. O alto rio Iriri, no sul do Pará (Tapajós/Araguaia).
- w. A "ponta do flechal" entre os baixos rios Teles Pires e Juruena (Tapajós/Rondônia).
- x. A encosta norte da Serra dos Pacaás Novos no oeste de Rondônia (Rondônia/Inambari).
- y. O médio e baixo rio Purus (Madeira/Tefé).
- z. A região de Benjamin Constant e para o sul, Amazonas, Brasil (Loreto/Tefé/Ucayali).
- aa. A região de Salvador, Bahia (Pernambuco/Bahia).
- bb. A região de Brasília, D.F., até o alto rio Paracatu (Rio de Janeiro/Araguaia).
- cc. Florestas no centro-norte do Estado de São Paulo (Rio de Janeiro/Araguaia).
- dd. A região de Santa Teresa, Espírito Santo (Bahia/Rio de Janeiro).

Uma boa parte dessas regiões, de fato, já forneceu alguns dados para sugerir alta diversidade (que sempre atraíu os coletores) e baixo endemismo (a,b,c,d,h,i,k,m,n,o,r,u,y,z,aa,bb,cc,dd). As outras devem ser visitadas e amostradas com cuidado.

Além de propor modelos alternativos e desenvolver previsões coerentes por meio deles, é possível derrubar as correlações definidas aqui por duas outras linhas de ataque, ambas de fato já usadas: (1) demolir toda a base biosistemática das espécies politípicas e dos centros de endemismo subespecífico, por ser viciada pela incorporação de realimentações biogeográficas, como fez o revisor mencionado na página 152; e (2) desacreditar todos os dados geocientíficos e os padrões paleoecológicos deles derivados (Benson, 1979). Assim, quando as previsões acima forem adequadamente testadas, quando existirem ordens biosistemáticos mais apriorizados e independentes da biogeografia (se tal for possível), e quando os dados geológicos e paleoecológicos forem mais completos e convincentes, espera-se que seja feita uma reavaliação de todos os padrões e correlações aqui reportados, com possível interpretação nova e mais afinada com as condições ecológicas mais facilmente observadas no presente - e assim, esperançosamente, com a realidade biológica.

Deve ser repetido que é evidente que outros modelos de diferenciação operaram em várias épocas passadas nas espécies aqui analisadas (páginas 173, 228), e estão operando no presente tanto nelas como em outros grupos de plantas e animais. Entretanto, os padrões regionais de endemismo subespecífico, aqui descritos, parecem ter

uma forte ligação com o modelo de refúgios paleoecológicos, no fim da última época glacial.

Outras previsões possíveis, menos ligadas a confrontos entre modelos alternativos, decorrem dos mapas de distribuições das espécies politípicas, com relação aos padrões regionais de endemismo. Assim, prevê-se que há boa probabilidade a favor da descoberta ou do reconhecimento de novas subespécies (algumas já disponíveis, em boas séries), morfológicamente distintas e geograficamente definidas, das seguintes espécies, nos centros indicados:

- Eueides lineata* (Figura 6): Darién. *E. libirina* (Figura 6): Pantepui, Ventuari.
- Eueides lampeto* (Figura 7): Pantepui, Roraima, Ventuari, Marañón.
- Eueides talet* (Figura 11): Putunayo (alto), com "dennis" reduzido.
- Heliconius hecuba* (Figura 14): Chocó (alto), Catatumbo.
- Heliconius xanthocles* (Figura 15): fassii mais a norte na região Apure; Catatumbo.
- Heliconius hecale* (Figura 21): Pantepui, Madeira/Purus.
- Heliconius ethilla* (Figura 22): Marañón (ou atthis?), Chanchanayo, Madeira.
- Heliconius clysonymus* (Figura 25): Darién.
- Heliconius sara* (Figura 28): muito diferenciação na Hileia, inclusive no centro Araguaia.
- Heliconius demeter* (Figura 29): Pantepui.
- Heliconius sapho* (Figura 32): Magdalena.
- Athyrtis mechanitis* (Figura 35): Rondônia.
- Eutresis hyperera* (Figura 36): Sucre.
- Etizania humboldti* (Figura 38): Chocó, Catatumbo, Putunayo (alto), Baeza.
- Tithorea tarricina* (Figura 39): Darién.
- Melinaea mnasia* (Figura 41): Napo, Yungas, Manaus, Tefé, Bahia.
- Melinaea lillis* (Figura 43): Chimborazo.
- Melinaea ethra* (Figura 43): Rondônia.
- Melinaea maenius* (Figura 45): Manaus, Rondônia, Tapajós.
- Melinaea ludovica* (Figura 44): Catatumbo.
- Sais rosalia* (Figura 47): Putunayo, Inambari, Bahia ou Pernambuco.
- Forbestra equicola* (Figura 49): Napo, Imerí.
- Forbestra olivencia* (Figura 50): Imerí, Tapajós (sul).
- Mechanitis lysimnia* (Figura 52): Marañón, Tapajós.
- Scada reekia* (Figura 55): Madeira, Tefé, Loreto.
- Garsauritis xanthostola* (Figura 56): Manaus/Guiana.
- Rhodussa cantobrica* (Figura 57): Ucayali, Oyapock.
- Napeogenes peridia* (Figura 58): Catatumbo.
- Napeogenes cyrianassa* (Figura 59): Manaus, Tefé. *N. achaea* (Figura 59): Villavicencio.
- Napeogenes aethra* (Figura 61): Guaporé, Tapajós.
- Napeogenes stetta* (Figura 62): Darién, Putunayo, Inambari, Tapajós, Tefé.
- Napeogenes apulia* (Figura 65): Putunayo, Inambari.
- Napeogenes sylphia* (Figura 66): Inambari, Manaus.
- Napeogenes pheranthos* (Figura 67): Guaporé, Oyapock, Roraima, Belém.
- Napeogenes inachia* (Figura 68): Tefé, Imerí.
- Hypothyris ninonia* (Figura 69): Sucre, Napo, Marajó.
- Hypothyris connexa* (Figura 70): Roraima, Ventuari.
- Hypothyris fluonia* (Figura 71): Chanchanayo, Manaus, Roraima, Imerí.
- Hypothyris senifulva* (Figura 72): Imerí, Tapajós, Tefé. *H. valtonia* (Figura 72): Imerí.
- Hypothyris gemella* (Figura 73): Imerí. *H. daphnis* (Figura 73): Guaporé, Manaus, Tefé.
- Hypothyris nebulus* (Figura 74): Chanchanayo, Inambari.
- Hypothyris leptaurei* (Figura 75): qualquer periferia, como de Manaus, Roraima e Araguaia.
- Hypothyris euclea* (Figura 77): Chimborazo, Tefé.
- Hypothyris lycaste* (Figura 78): Pantepui.
- Hypothyris anastasia* (Figura 78): Huallaga, Chanchanayo, Yungas, Guaporé.
- Walyris coeno* (Figura 79): Guaporé.
- Walyris leptalina* (Figura 82): Bahia ou Pernambuco.

Ainda será possível apontar, com ajuda das Figuras 86-129, alguns quadrantes nunca amostrados, nos quais se pode prever uma riqueza especial tanto em diversidade de espécies quanto em endemismo subespecífico (para o centro indicado):

1. 15-89b: O alto rio Chamelecón, no oeste de Honduras (Guatemala).
2. 10-79c: A extremidade leste da Cordilheira San Blas, Panamá (Darién).
3. 7-75b, 7-74a: A extremidade norte da Cordilheira Central, Colômbia (Nechí).
4. 4-77b: A bacia do Rio Sipl, médio rio San Juan, Colômbia (Chocó).

5. 0-80b: As montanhas de Cojimies, no sudoeste de Esmeraldas, Equador (Chimborazo).
6. 3-76b: C alto Rio Saldaña a noroeste de Neiva, Colômbia (Magdalena).
7. 9-73a: O alto rio del Suroeste, Norte de Santander, Colômbia (Catatumbo).
8. 10-66d: A região dos altos rios Guanape, Cupira e Aragua, a leste do Parque Nacional Guatopo, Venezuela (Rancho Grande).
9. 10-63b: As vizinhanças do Cerro Paradero, Sucre, Venezuela (Sucre/Trinidad).
10. 8-71d: O coração da Reserva Forestal Ticoporo, a leste de Capitanejo, Barinas, Venezuela (Apure).
11. 5-73b: O alto rio Charzê, a norte de Agua Azul, Boyacá, Colômbia (Villavicencio).
12. 1-77cN: Monopamba, no alto rio Guamués, sul da Colômbia (Putumayo).
13. 1-76aS: O alto rio Yasuni, Equador oriental (Napó).
14. 2-78aS: Os altos rios Palora, Chullalushin e Huirtayacu, Morona-Santiago, Equador oriental (Abitagua).
15. 6-78c: Os espigões e vales entre Chachapoyas e Cutervo, Amazonas, Peru (Marañón).
16. 8-77b: A região de Huacamayo, médio rio Huallaga, Peru (Huallaga).
17. 8-75c: O alto rio Aguaytía, Loreto, Peru (Ucayali).
18. 12-74b: A for do rio Quempiri no rio Ene, Junin, Peru (Chanchamayo).
19. 12-72bd: Setor norte e leste do Parque Nacional Manu, Rio Providencia, Madre de Diós, Peru (Inambari).
20. 15-67d: Regiões de Fátima e Chimanes, Beni, Bolívia (Yungas).
21. 13-61a: Extremo noroeste da região Colorado, Rondônia, Brasil (Guaporê).
22. 6-62aN: Altos rios Yuruari e Cuyuni, Bolívar, Venezuela (Imataca).
23. 4-66bN: Área entre os Cerros Quinigua e Huachamacari, Amazonas, Venezuela (Ventuari).
24. 1-58cdS: Médio rio Nhamundá, Pará/Amazonas, Brasil (Manaus).
25. 4-57cdN: Bakhuysgebergte, entre os altos rios Kabalebo e Coppename, Suriname (Guiana).
26. 4-53acN: Altos rios Comté, Sinnamary e Arataye, Inini, Guyane (Oyapock).
27. 3-47dS: Região entre o alto rio Gurupi e a Serra da Desordem, Pará (Belém).
28. 5-55c: Alto riozinho de Anfrísio, Pará (Tapajós).
29. 10-61c: A Serra da Providência, no extremo oeste de Mato Grosso (Rondônia).
30. 3-66b: A região da boca do rio Juruá, Amazonas, Brasil (Tefé).
31. 9-36d: Florestas no norte de Alagoas, Brasil (Pernambuco).
32. 15-39c: A região de Una, Bahia, Brasil (Bahia).
33. 20-41c: A região de Castelo, Espírito Santo, Brasil (Rio de Janeiro).

Finalmente, o conjunto de dados aqui apresentado prevê muitas maneiras para melhorar os processos de determinação de prioridades para conservação de patrimônios genéticos da floresta neotropical, e de manejo de unidades de conservação, que já foram publicados em parte (Brown, 1977b, 1978; Gilbert, 1977, 1979), e serão discutidos a seguir.

XV. APLICAÇÕES

Esta seção iria ser a maior e mais complicada da tese, se fosse escrita há três anos, quando primeiro foi esboçado (ver Brown, 1977b). Por felicidade, o trabalho maior de analisar a aplicação deste conjunto de dados à conservação já foi realizado nesse meio tempo, em grande parte por Gary Wetterberg da FAO/UNDP/IBDF e colaboradores (Wetterberg, 1976; Wetterberg *et al.*, 1976, 1978; Wetterberg & Jorge Padua, 1978). Assim, resta apenas resumir as aplicações já publicadas e efetivadas pelo grupo do IBDF com o qual ele trabalhou de 1975 a 1978, e acrescentar algumas recomendações minhas oriundas das últimas etapas desta análise.

No trabalho preliminar publicado por Wetterberg *et al.* (1976), após conversas iniciais entre ele e os cientistas trabalhando com padrões biogeográficos, mas ainda antes de expedições científicas no campo, foram analisadas por sobreposição as regiões de "refúgios" (= áreas de endemismo) propostos por Haffer, Vanzolini, Prance e Brown, e designadas áreas de coincidência de "refúgios" de mais de um autor, como de primeira prioridade para a implantação de novas unidades de conservação. Esta abordagem correspondeu às recomendações dos próprios cientistas, com relação à conservação de ambientes de floresta neotropical (veja especialmente Steyermark, 1976; Brown, 1977b; Prance, 1977; Lamas, 1978, 1979b). Seguiu-se um programa de visitas a várias dessas áreas de prioridade, incluindo nas equipes cientistas experimentados em trabalhos de campo, para tentar determinar se a riqueza e a pureza gênica dos organismos presentes corresponderiam às previsões dos trabalhos sobre endemismo realizados pelos diversos autores. Uma retomada em 1978 (Wetterberg & Jorge Padua) resumiu as reações à proposta inicial e os resultados iniciais de expedições de campo, redefiniu os critérios para escolha de áreas prioritárias, e discutiu o progresso - ainda muito pequeno - na implantação de áreas de conservação na Hileia brasileira.

Em 1979, resumindo trabalhos de Wetterberg e próprios, Brown & Ab'Sáber apresentaram um mapa de unidades de conservação na América do Sul, inclusive das unidades projetadas, indicando quais destas deveriam ser confirmadas, e apontando áreas importantes ainda não sugeridas ou cobertas, baseadas na análise correlativa de endemismo e paleoecologia desenvolvida no mesmo trabalho. Este mapa, atualizado e ligeiramente aprimorado, está reproduzido na Figura 154. É muito satisfatório poder anotar que nos últimos seis meses, várias propostas dos órgãos dos respectivos governos foram apresentadas que correspondem geograficamente às sugestões de unidades de conservação feitas por Brown e Ab'Sáber; mas preocupa que não foram decretadas novas áreas definitivas de conservação nesse interim, ficando a maior parte do programa de conservação ainda no campo de sugestões. Como os próprios Wetterberg e Jorge Padua admitem (1978: 1-3), existe uma excelente base teórica para a conservação dos ambientes de floresta neotropical, mas muito pouco foi realizado para transformar essa base em proteção de fato. Assim, é desejável reforçar aqui tanto essas sugestões, como também a necessidade de continuar a se realizar mais trabalhos científicos de campo, para confirmar as melhores regiões para a fixação e a implantação de prioridades de conservação.

Também necessita-se dar nova ênfase aos fenômenos de diversidade periférica, estrutura das comunidades de floresta tropical em subsistemas coevoluidos, importância de animais pequenos na regulação e manejo desses subsistemas, diversidade

endemismo da diversidade específica, e necessidade de manter heterogeneidade ambiental (na forma de áreas de sucessão secundária) nos planos de manejo de áreas de conservação na floresta neotropical. Estes fatores, já discutidos (Brown, 1978; Gilbert, 1977, 1979) são aspectos evidentes dos dados apresentados aqui, que devem entrar em considerações sobre aplicação desses dados em conservação.

Assim, é lícito recomendar que pelo menos uma unidade de conservação, de tamanho grande, seja colocada em cada centro de endemismo verificado aqui (representando um mínimo para conservar diferenciações genéticas presentes em escala regional); e que a unidade inclua áreas periféricas ao núcleo, escolhidas e confirmadas por terem alta diversidade específica em ambientes heterogêneos. Se cada centro de endemismo no Brasil (um total de 19) for conservado por duas áreas de 6.000 km² (2 quadrantes ou um círculo com raio de 43,7 km) cada, com uma "zona de tampão" adicional de 4.000 km² (12,7 km de largura) onde for encorajada agricultura itinerante para manter sucessão secundária, a área total preservada seria de apenas 380.000 km², ou 4,5% do território nacional - certamente um sacrifício que a ganância desenfreada de hoje pode oferecer à sobrevivência e à felicidade de todas as gerações futuras.

É preciso notar que algumas dessas unidades de conservação, para garantir tanto patrimônios genéticos endêmicos como alta diversidade específica, terão que se localizar em zonas de alta riqueza ambiental (bons solos e clima, florestas ricas). Essas zonas estão sendo rapidamente destruídas enquanto essa tese anda, pois são as mais procuradas por pequenos agricultores; há uma "corrida" cada vez que se descubra uma nova zona de terra roxa eutrófica na região amazônica. Se parte desses solos ricos não for preservada em seguida, não haverá mais nenhuma disponível para representar seus sistemas característicos de plantas e animais.

Das unidades de conservação em estudo para implantação no Brasil (Wetterberg & Jorge Padua, 1978; Wetterberg *et al.*, 1978; Brown & Ab'Saber, 1979; Rocha Porto & Jorge Padua, comunicação pessoal), pelo menos as seguintes são altamente recomendáveis, por corresponderem a regiões de importante endemismo e diversidade nos organismos analisados aqui: Serra do Divisor, Xapuri, Ricardo Franco, Pacaás Novos, Parecis, Pedras Negras, Pacaraima, Pico da Neblina, Trombetas, Oyapock, Cabo Orange, Gurupi, Marajó, expansão do Parque Nacional da Amazônia (para o leste), Gorotire, Mundurucânia, Juruena, Jaru, Auati-Paraná, e Una. Ainda faltam áreas para cobrir as biotas endêmicas dos centros Roraima (na Serra Mucajaí), Jari-Trombetas (no rio Paru do Leste), Madeira (a norte de Humaitá), Pernambuco (talvez a Estação Ecológica Muruci), Araguaia (no alto Tocantins) e Rio Doce (a norte da grande curva). Espera-se que tanto propostas cobrindo esses patrimônios genéticos da floresta, como confirmação de outras propostas, possam aparecer no futuro próximo.

Muitas outras aplicações dos dados analisados aqui são previsíveis, em trabalhos científicos básicos (taxonomia e sistemática, genética, ecologia teórica, climatologia, paleoecologia) bem como práticos (planejamento de uso da terra, manejo de populações silvestres de interesse econômico, previsão dos impactos de intervenções no ambiente pelo homem) (Brown & Ab'Saber, 1979). Espera-se que tais aplicações sejam desenvolvidas, e que de fato comprovem-se úteis para outros colegas e benéficas para o bem-estar do homem, agora e no futuro.

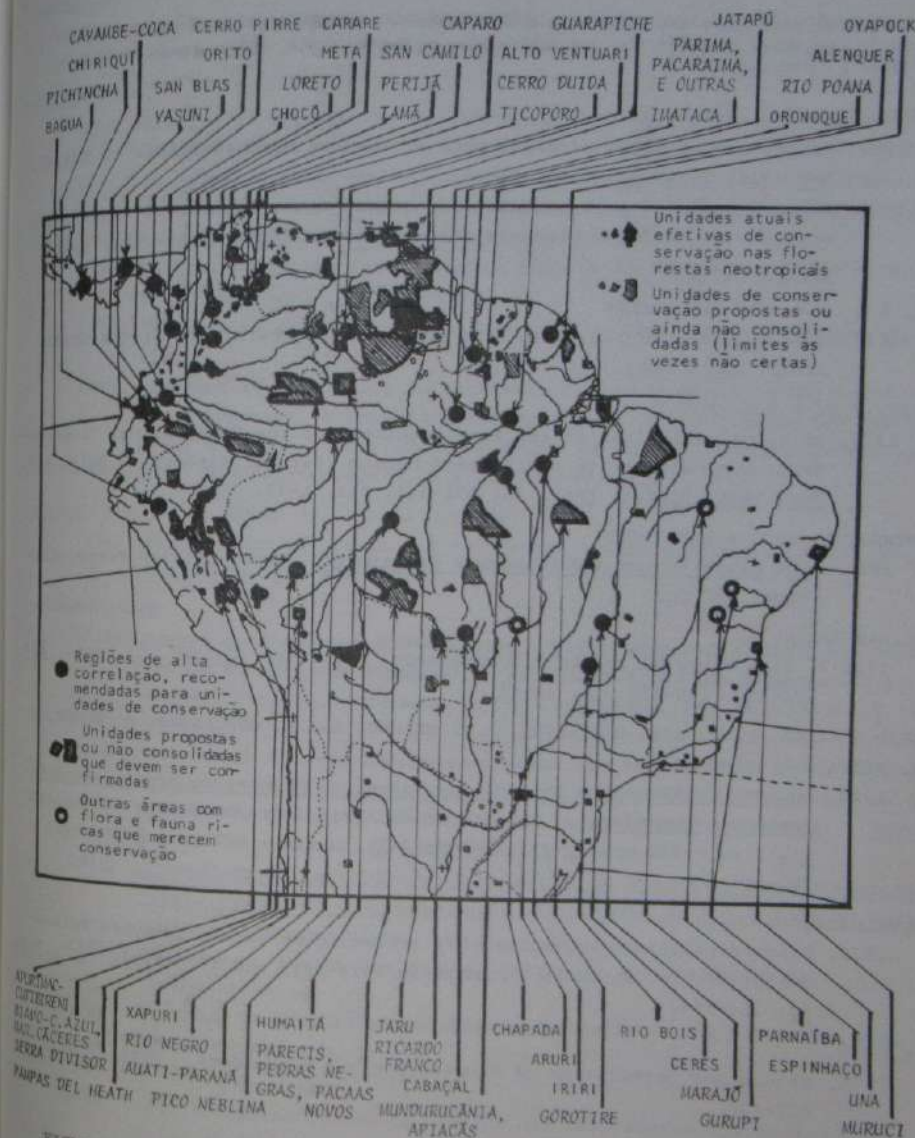


FIGURA 154. Unidades de conservação da Região Neotropical, efetivas, propostas, e aqui sugeridas. Unidades efetivas, em preto; unidades já propostas, em hachurado. Unidades propostas que devem ser confirmadas, hachurado cercado de preto; nomes em itálico. Áreas adicionais sugeridas, na base dos dados apresentados aqui, em forma de círculos pretos; nomes locais sugeridos. Três áreas de flora e fauna transicionais, especialmente ricas, indicadas em forma de círculos abertos.

REFERÊNCIAS CITADAS

A busca de dados para esta tese, e a confecção desta bibliografia, foram amplamente auxiliadas pelas bibliografias nas publicações de Haffer (1964, 1977), Lamas M. (1973, 1977) e Turner (1977b).

AB'SÁBER, A.N.

- 1957. Conhecimentos sobre as flutuações climáticas do Quaternário no Brasil. Bol. Soc. Bras. Geol., 6: 41-48.
- 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secas na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. Inst. Geogr. USP, Paleoclimas, 3: 1-19.

ABSY, M.L. & T. VAN DER HAMMEN

- 1976. Some palaeoecological data from Rondônia, southern part of the Amazon Basin. Acta Amaz., 6: 293-299.

ACKERY, P.R. & R.L. SMILES

- 1976. An illustrated list of the type-specimens of the Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) in the British Museum (Natural History). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent., 32: 171-214, pls. 1-39.

ANDREWARTHA, H.G. & L.C. BIRCH

- 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Univ. Chicago Press, Chicago, 782 pp.

APOLINAR-MARIA, H.

- 1926-7. Algo sobre Heliconidos Colombianos. Bol. Soc. Colomb. Ci. nat., 15: 122-130, 150-158; 16: 42-45.

ARAUJO E SILVA, A.G., C.R. GONÇALVES, D.M. GALVÃO, A.J.L. GONÇALVES, J. GOMES, M. M. SILVA & L. SIMONI

- 1967. Quarto Catálogo dos Insetos que Vivem nas Plantas do Brasil, seus Parasitos e Predadores. Ministério da Agricultura/IBGE, Rio de Janeiro. 1(1), xv + 422 pp.; 1(2) 423-906; 2(1), xxvii + 622 pp.; 2(2), viii + 265 pp.

AURIVILLIUS, C.

- 1929. Wissenschaftliche ergebnisse der schwedischen entomologischen Reisen des Herrn. Dr. A. Roman im Amazonas 1914-1915 und 1923-1924. Ent. Tijd., 50: 153-168.

BALL, I.R.

- 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. Syst. Zool., 24: 407-430.

BARCANT, M.

- 1970. Butterflies of Trinidad and Tobago. London, Collins. 314 pp. + 28 pls.

BATES, H.W.

- 1867. On a collection of butterflies formed by Thomas Belt, Esq., in the interior of the Province of Maranhão, Brazil. Trans. ent. Soc. London, (3) 2: 535-546.

BEEBE, W.

- 1955. Two little-known selective insect attractants. Zoologica, N.Y., 40: 27-32.

BRINSON, W.W.

- 1967. Studies on the ecology of Ithomiinae and Heliconiinae in Costa Rica. Student Report, Insect Ecology in the Tropics, Organization for Tropical Studies, Feb.-March. Ciudad Universitária, San José, Costa Rica.
- 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiini. Amer. Natur., 105: 213-226.
- 1972. Natural selection for müllerian mimicry in Heliconius erato in Costa Rica. Science, 176: 936-939.
- 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution, 32: 493-518.
- 1979. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics. Abstract, V International Symposium of the Association for Tropical Biology, "The Biological Model of Diversification in the Tropics," Macuto, Venezuela, 8 a 13 de fevereiro.

BRINSON, W.W., K.S. BROWN JR. & L.E. GILBERT

- 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution, 29: 659-680.

BIEZANKO, C.M.

- 1938a. Breves apontamentos sobre alguns lepidópteros encontrados nos arredores de Posadas, em Misiones na Argentina e de Vila Encarnacion em Paraguai, durante excursões em 1931. O Campo, Rio de Janeiro, 2 (97), 64-65.

- 1938b. Dois meses de caça lepidopterológica nos arredores de Porto União e União da Vitória, em outubro e novembro de 1932 (Contribuição ao conhecimento da fauna dos insetos da Santa Catarina e Paraná). Rev. Agron. (P. Alegre), 2 (16), 312; (17), 471-472.

- 1949. Acraeidae, Heliconiidae et Nymphalidae de Pelotas e seus arredores (Contribuição ao conhecimento da fisiografia do Rio Grande do Sul). Pelotas, Livraria Globo, 16 pp., 1 pl.

- 1960a. Danaidae et Ithomiidae da zona sueste do Rio Grande do Sul. Arg. Ent. (Pelotas), A, 3: 1-6.

- 1960b. Danaidae et Ithomiidae da zonas missioneira do Rio Grande do Sul. Arg. Ent. (Pelotas), B, 3: 1-6.

BIEZANKO, C.M. & O.H.H. MIELKE

- 1973. Contribuição ao estudo faunístico dos Hesperidae americanos. IV. Espécies do Rio Grande do Sul, Brasil, com notas taxonômicas e descrições de espécies novas. (Lepidoptera). Acta biol. paran., 3: 51-102.

BIEZANKO, C.M. & J. PITOÑ

- 1941. Breves apontamentos sobre alguns lepidópteros encontrados nos arredores de Itaiópolis. Bol. Esc. Agron. E. Maciel, 28: 1-24.

BIEZANKO, C.M., A. RUFFINELLI & C.S. CARBONELL

- 1957. Lepidoptera del Uruguay. Lista anotada de especies. Rev. Fac. Agron. (Montevideo), 46: 1-152.
- 1962. Lepidoptera del Uruguay. Notas complementarias. I,II. Rev. Fac. Agron. (Montevideo), 50: 1-45, 47-117.

BIEZANKO, C.M., A. RUFFINELLI & D. LINK

- 1976. Lepidoptera del Uruguay. Notas complementarias. VI. Dusenía, 9: 9-16.

BIEZENKO, C.M. & P.R. SAN MARTIN

- 1960. Notas sobre una expedición uruguaya al Río Caura (Estado Bolívar, Venezuela). Mem. Soc. Ci. nat. La Salle, 20: 85-104.

BIGARELLA, J.J.

- 1971. Variações climáticas no Quaternário superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método de carbono 14. Inst. Geogr. USP, Paleoclimas, 1: 1-22.

BIGARELLA, J.J. & A.N. AB'SÁBER

- 1964. Palaeogeographische und palaeoklimatische Aspekte des Känozoikum in Süd-brasilien. Zeitschr. Geomorph. N.F., 8: 286-312.

BIGARELLA, J.J. & G.O. ANDRADE

- 1965. Contribution to the study of the Brazilian Quaternary. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper, nº 84: 433-451.

BLANDIN, P.

- 1977. La distribution géographique des Brassoliniæ (Lepidoptera-Satyridæ). Faits et problèmes. In H. Descimon (ed.), Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale, Publ. Lab. Zool. Ec. Norm. Sup. (Paris), 9: 161-218.
- 1978. Contribution a la biogéographie néptropicale: espèces endémiques, espèces polytypiques et super-espèces chez les Brassoliniæ (Lepidoptera - Satyridæ). C.R. Soc. Biogéogr., 471: 9-28.

BREYER, A.

- 1945. Lista parcial de lepidópteros coleccionados en Salta. Rev. Soc. entom. Arg., 12: 310-312.

BROWN, F.M.

- 1941. A gazetteer of entomological stations in Ecuador. Ann. ent. Soc. Amer., 34: 809-851.
- 1944. Notes on Mexican butterflies, IV. J. N. Y. ent. Soc., 52: 343-360.

BROWN, JR., K.S.

- 1965. A new L- α -amino acid from Lepidoptera. J. Amer. Chem. Soc., 87: 4202-4203.
- 1967. Chemotaxonomy and chemomimicry: the case of 3-hydroxykynurenine. Syst. Zool., 16: 213-216.

- 1970. Rediscovery of Heliconius nattereri in eastern Brazil (The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part I). Ent. News (Philadelphia), 81: 129-140.

- 1972a. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part III. Ecology and biology of Heliconius nattereri, a key primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of Heliconius and Eueides. Ecologica, N.Y., 57: 41-69.

- 1972b. Maximizing daily butterfly counts. J. Lepid. Soc., 26: 183-196.

- 1973. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part V. Three new subspecies from Mato Grosso and Rondônia. Bull. Allyn Mus. (Sarasota), 13: 1-19.

- 1975a. The Ithomiines of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). III. Rediscovery and systematic position of Napeogenes xanthone. Ent. News (Philadelphia), 85: 265-274.

- 1975b. Diversidade e estabilidade em comunidades naturais e humanas. Cadernos do ISER, 4: 19-28.

- 1976a. Geographical patterns of evolution in neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). J. Ent. (B), 44: 201-242.

- 1976b. An illustrated key to the silvaniform Heliconius (Lepidoptera: Nymphalidae), with descriptions of new subspecies. Trans. Amer. ent. Soc., 102, 373-484.

- 1976c. The 1975 Field Season Summary, Zone 10, South America (ed. T.C. Emmel). News of the Lepid. Soc., 1976 (2), 15 de maio de 1976.

- 1977a. Geographical patterns of evolution on neotropical forest Lepidoptera (Nymphalidae: Ithomiinae and Nymphalinae-Heliconiini). In H. Descimon (ed.), Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale, Publ. Lab. Zool. Ec. Norm. Sup. (Paris), 9: 118-160.

- 1977b. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Acta Amaz., 7: 75-137.

- 1977c. Geographical patterns of evolution in neotropical Lepidoptera: differentiation of the species of Melinæa and Mechanitis (Nymphalidae, Ithomiinae). Syst. Ent., 2: 161-197.

- 1978. Heterogeneidade: fator fundamental na teoria e prática de conservação de ambientes tropicais. Encontro Nacional sobre a Preservação da Fauna e Recursos Faunísticos, Brasília 1977. Brasília, IBDF, pp. 175-183.

BROWN, JR., K.S. & A.N. AB'SÁBER

- 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the Neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. Inst. Geogr. USP, Paleoclimas, 5: 1-30.

BROWN, JR., K.S. & W.W. BENSON

- 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in Heliconius numata (Lepid. Nymph.). Biotropica, 6: 205-228.

- 1975a. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part VI. Aspects of the biology and ecology of Heliconius demeter, with description of four new subspecies. Bull. Allyn Mus. (Sarasota), 26: 1-19.

- 1975b. West Colombian biogeography. Notes on Heliconius hecalesia e H. sapho (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 29: 199-212.

1977. Evolution in modern Amazonian non-forest islands: Heliconius hermathena (The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part VII). Biotropica, 9, 95-117.
- BROWN, JR., K.S. & R.F. D'ALMEIDA
1970. The Ithomiinae of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). II. A new genus and species of Ithomiinae with comments on the tribe Dircennini D'Almeida. Trans. Amer. ent. Soc., 96: 1-17.
- BROWN, JR., K.S. & C.A.A. DOMINGUES
1971. A distribuição do amino-ácido 3-hidroxi-L-quinurenina nos Lepidópteros. An. Acad. bras. Ciênc., 42 (suplemento): 211-215.
- BROWN, JR., K.S. & F. FERNÁNDEZ YÉPEZ
1979. Los Heliconiini de Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae). Rev. Fac. Agron., Maracay, no prelo.
- BROWN, JR., K.S. & H. HOLZINGER
1973. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part IV. Systematics and biology of Eueides tales Cramer, with description of a new subspecies from Venezuela. Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 24, 44-65.
- BROWN, JR., K.S. & O.H.H. MIELKE
1967. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera: Introduction, Nymphalidae, Libytheidae. J. Lepid. Soc., 21: 77-106.
1968. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. III. Partial list for the Belo Horizonte area, showing the character of the southeastern "blend zone". J. Lepid. Soc., 22: 147-157.
1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. Zoologica (N.Y.), 57: 1-40.
- BROWN, JR., K.S., O.H.H. MIELKE & H. EBERT
1970. Os Ithomiinae do Brasil. I: Prittwitzia G.N. para Ithomyia hymenaea Prittwitz e suas subespécies (Lepidoptera, Nymphalidae). Rev. bras. Biol., 30: 269-273.
- BROWN, JR., K.S., P.M. SHEPPARD & J.R.G. TURNER
1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in Heliconius butterflies. Proc. Roy. Soc. London B, 187: 369-378.
- BROWN, JR., K.S. & J. VASCONCELLOS-NETO
1976. Predation on aposematic Ithomiine butterflies by tanagers (Myraeidea melanonota) (The Ithomiines of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part IV). Biotropica, 8: 136-141.
- BRYK, F.
1953. Lepidoptera aus dem Amazonasgebiete und aus Peru gesammelt von Dr. Douglas Melin und Dr. Abraham Roman. Ark. Zool. (N.S.), 5: 1-268.

- BURMEISTER, H.C.C.
1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 5. Lépidoptères. Première partie. Contenant les Diurnes, crépusculaires et bombycoïdes. B. Aires, P.E. Coni; Paris, F. Savy; Halle, Anton. vi + 526, iv + 64 pp., 25 pls.
- BUSH, G.L.
1975. Modes of Animal Speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 339-364.
- BUTLER, A.G.
1877. On the Lepidoptera of the Amazons collected by James W.H. Trail, Esq., during the years 1873 to 1875. Trans. ent. Soc. London, 1877: 105-156.
- CAILLEUX, A. & J. TRICART
1957. Zones phytogéographiques et morphoclimatiques au Quaternaire, au Brésil. C.R. Sommaire de Séances, Soc. de Biogéographie, 293, 7-13.
- CAMPOS, F.
1921. Estudios sobre la fauna entomológica del Ecuador. 19. Lepidópteros. Rev. Coleq. nac. V. Rocafuerte, 4: 16-62.
- CARDOSO, A.
1949. Lepidópteros de Alagoas. Rev. Ent. (Rio de Janeiro), 20: 427-436.
- CARVALHO FILHO, R. & A.C. LEÃO
1976. Solos do Projeto Ouro Preto, INCRA, Rondônia (Área de Expansão V - Jaru). Boletim Técnico nº 49, Centro de Pesquisas do Cacau, Itabuna, Bahia. 43 pp., 2 mapas.
- CLIMAP PROJECT MEMBERS
1976. The surface of the ice-age Earth. Science, 191: 1131-1137.
- COLLENETTE, C.L. & G. TALBOT
1928. Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brasil. Trans. ent. Soc. London, 76: 391-414.
- COMSTOCK, W.P.
1961. Butterflies of the American Tropics. The genus Anaea (Lepidoptera Nymphalidae). New York, American Museum of Natural History, xiii + 214 pp., 30 pls.
- CONNELL, J.H.
1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199: 1302-1310.
- CONNELL, J.H. & E. ORIAS
1964. The ecological regulation of species diversity. Amer. Natur., 98: 399-414.
- COX, C.B., I.N. HEALEY & P.D. MOORE
1971. Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach. Oxford, Blackwell's, viii + 184 pp.

CRANE, J.

- 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. *Zoologica*, N.Y., 40: 167-196.
- 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. *Zoologica*, N.Y., 42: 135-145.

CRANE, J. & H. FLEMING

- 1953. Construction and operation of butterfly insectaries in the tropics. *Zoologica*, N.Y., 38: 161-172.

CROIZAT, L.

- 1964. *Space, Time, Form: the Biological Synthesis*. Publicado pelo autor, Caracas, Venezuela, xix + 881 pp.
- 1976. *Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Americas*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vols. XV e XVI. Italgáfica, Caracas, 890 pp.

CROIZAT, L., G. NELSON & D.E. ROSEN

- 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.

D'ALMEIDA, R.F.

- 1922. *Mélanges Lépidoptérologiques. I, Études sur les Lépidoptères du Brésil*. Berlin, R. Friedländer & Sohn, viii + 226 pp.
- 1924. Les Papilionides de Rio de Janeiro. Description de deux chenilles. *Ann. Soc. ent. France*, 93: 23-30.
- 1937. Excursão científica aos Rios Cuminã e Trombetas. *Mem. Inst. O. Cruz*, 12: 235-298, 5 pls.
- 1938. Estudo sobre três gêneros da sub-família Ithomiinae. (Lepid. Rhop.). *Mem. Inst. O. Cruz*, 13: 381-394, 3 pls.
- 1939a. Contribution à l'étude des Mechanitidae. (Lep. Rhopalocera, Danaidea). 1^{re} Note. *Larbillionica*, 19: 78-81.
- 1939b. Contribuição ao estudo dos Mechanitidae. (Lep. Rhopalocera). Segunda nota. *Rev. Ent.* (Rio de Janeiro), 10: 277-281.
- 1941. Contribuição ao estudo dos Mechanitidae. (Lep. Rhopalocera). (4^a nota). *Pap. Avulsos Dep. Zool. São Paulo*, 1: 79-86.
- 1943. Dois novos Mechanitidae do Brasil. (Lep. Mechanitidae). *Pap. Avulsos Dep. Zool. São Paulo*, 3: 165-166, 1 pl.
- 1944. Estudos biológicos sobre alguns Lepidópteros do Brasil. *Arq. Zool. Est. São Paulo*, 4: 33-72, 3 pls.
- 1945. Novos Ithomiidae da fauna Brasileira. (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 39: 1-13, 3 pls.
- 1949. Legeiras notas sobre Ithomiidae da América do Sul. *Anal. Inst. Biol. (Mexico)*, 20: 393-397.
- 1951. Algumas considerações sobre os gêneros *Mechanitis* Fabr. e *Melinassa* Huebn. (Lep. Ithomiidae). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 100: 1-27, 5 pls.
- 1952. Novas espécies sul-americanas da família Ithomiidae. (Lep. Rhopalocera). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 115: 1-4, 2 pl.

- 1954. Uma nova espécie do gênero *Rhodussa* D'Almeida, 1939. (Lepidoptera, Ithomiidae). *Rev. Bras. Ent.*, 1: 113-114.
- 1956. Notas sinonímicas sobre Ithomiidae. (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 143: 1-18.
- 1958. Espécies e subespécies novas de Ithomiidae. (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 173: 1-17.
- 1960. Estudos sobre algumas espécies da família Ithomiidae. (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bol. Mus. Nac. (N.S.)*, *Zoologia*, 215: 1-31, 10 pls.
- 1966. *Catálogo dos Papilionidae Americanos*. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia, 366 pp.

DAMUTH, J.E. & R.W. FAIRBRIDGE

- 1970. Equatorial Atlantic deep-sea arkosic sands and ice-age aridity in tropical South America. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 81: 189-206.

DAVIS, F.L.

- 1928. *Notes on the butterflies of British Honduras*. London, Henry Walker, 101 pp., 1 pl.

DESCIMON, H.

- 1977. Biogéographie, mimétisme et spéciation dans le genre *Agrias* Doubleday (Lep. Nymphalidae Charaxinae). In H. Descimon (ed.), *Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale*, Publ. Lab. Zool. Ec. Norm. Sup. (Paris), 2: 307-344.

DESCIMON, H. & J. MAST DE MARGHT

- 1971. Contribution a la connaissance des Lépidoptères de l'Equateur. Le genre *Heliconius* Latreille. *Alexanor*, 7: 69-79, 121-133.

DEWEY, J.F. & B. HORSFIELD

- 1970. Plate tectonics, orogeny and continental drift. *Nature*, 225: 521-525.

DIAMOND, J.M., J. TERBORGH, R.F. WHITCOMB, J.F. LYNCH, P.A. OPLER & C.S. ROBBINS

- 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science*, 193: 1027-1032.

DIETZ, R.S. & J.C. HOLDEN

- 1970. Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to present. *J. Geophys. Res.*, 75: 4939-4956. (ver também: The breakup of Pangaea. *Sci. Amer.*, 223(4): 30-41).

DILLON, L.S.

- 1948. The Tribe Catagrammini (Lepidoptera: Nymphalidae). Part I. The genus *Catagramma* and allies. *Sci. Publ. Reading Publ. Mus. & Art Gallery*, 8: vii + 113 pp., 14 pls.

DOBZHANSKY, T.

- 1950. Evolution in the tropics. *Amer. Scient.*, 38: 209-221.

DRUMMOND, III, B.A.

- 1976. *Comparative Ecology and Mimetic Relationships of Ithomiine Butterflies in Eastern Ecuador*. Ph.D. Thesis, University of Florida, xvi + 361 pp.

DUCKE, A. & G.A. BLACK

1953. Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. An. Acad. bras. Ciências, 25: 1-46.

DYAR, H.G.

1914. Report on the Lepidoptera of the Smithsonian Biological Survey of the Panama Canal Zone. Proc. U.S. Natl. Mus., 47: 139-350.

EBERT, H.

1965. Uma coleção de borboletas (Lepid. Rhopal.) do Rio Amapari (Território do Amapá) com anotações taxonômicas sobre Rhopalocera do Brasil. Pap. Avulsos Dep. Zool. São Paulo, 18: 65-85.

1969. On the frequency of butterflies in eastern Brazil, with a list of the butterfly fauna of Poços de Caldas, Minas Gerais. J. Lepid. Soc., 21 (Suppl. 3): 1-48.

EDEN, M.J.

1974. Palaeoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. J. Biogeogr., 1: 95-109.

EHRlich, P.R. & L.E. GILBERT

1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly Heliconius ethilla. Biotropica, 5: 69-82.

EMMEL, T.C. & C.F. LECK

1970. Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterfly populations in Panama. J. Res. Lepid., 8: 133-152.

EMSLEY, M.G.

1963. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. Ecologica, N.Y., 48: 85-130.

1964. The geographical distribution of the color-pattern components of Heliconius erato and Heliconius melpomene with genetical evidence for the systematic relationship between the two species. Zoologica, N.Y., 42: 245-286.

1965. Speciation in Heliconius (Lep., Nymphalidae): morphology and geographic distribution. Zoologica, N.Y., 50: 191-254.

ENDLER, J.A.

1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Monographs in Population Biology (ed. R.M. May), n° 10. Princeton, Princeton Univ. Press, x + 246 pp.

EVANS, W.H.

1951-1955. A Catalogue of the American Hesperiidae in the British Museum (Natural History). Norwich, Jarrold & Sons; British Museum (Natural History), Part I (1951): Introduction and Group A, Pyrrhopyginae, x + 92 pp., pls. 1-9; Part II (1952), Groups B,C,D, Pyrginae, Section 1, v + 177 pp., pls. 10-25; Part III (1953), Groups E,F,G, Pyrginae, Section 2, v + 246 pp., pls. 26-53; Part IV (1955), Groups H to P, Hesperinae and Megathyminae, v + 499 pp., pls. 54-88.

FAIRBRIDGE, R.W.

1976. Shellfish-eating preceramic indians in coastal Brazil. Science, 191: 353-359.

FAO/UNESCO

1971. Mapa Mundial de Suelos (World Map of Soils). Volumen 4 - América del Sur. Paris, UNESCO, xiv + 201 pp., 2 mapas.

1976. Mapa Mundial de Suelos (World Map of Soils). Volumen 3 - México y América Central. Paris, UNESCO, xvi + 104 pp., 1 mapa.

FISCHER, A.G.

1960. Latitudinal variation in organic diversity. Evolution, 14: 64-81.

FISHER, R.A.

1927. On some objections to mimicry theory: statistical and genetic. Trans. ent. Soc. London., 75: 269-278.

FITTKAU, E.J., J. ILLIES, H. KLINGE, G.H. SCHWABE & H. SIOLI (eds.)

1969. Biogeography and Ecology in South America. Monographiae Biologicae, Junk, The Hague, n°s. 18 e 19, 946 pp.

FITTKAU, E.J., W. JUNK, H. KLINGE & H. SIOLI

1975. Substrat und Vegetation im Amazonasgebiet. In 13. Internationales Symposium über Vegetation und Substrat, Rinteln 1969 (H. Dierschke, ed.), Vaduz, J. Cramer.

FORBES, W.T.M.

1940. Las Danaides del norte de Venezuela. Bol. Soc. venez. Ci. nat., 6: 308-317.

1942. Notes on the butterflies of Venezuelan Guiana. Bol. Ent. venez., 1: 25-36.

1948. A second review of Melinaea and Mechanitis (Lepidoptera, Ithomiinae). J. N. Y. Entomol. Soc., 56: 1-24.

FORERO, E.

1976. A revision of the American species of Rourea subgenus Rourea (Connaraeae). Mem. N.Y. Bot. Gard., 28: 1-119.

FORSTER, W.

1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XIX. Lepidoptera III. Satyridae. Veröff. zool. Staatssamml. München, 8: 51-188, pls. 27-35.

FOX, R.M.

1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Trans. Amer. ent. Soc., 66: 161-207, pls. 5-8.

1949. The evolution and systematics of the Ithomiidae (Lepidoptera). Univ. Pittsburgh Bull., 45: 36-47.

1953. The taxonomic value of male genitalia in the Ithomiinae. Ent. News (Philadelphia), 64: 141-143.

1956. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part 1. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 111: 1-76, 9 pls.

1960. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part II. The Tribe Melinaeini Clark. Trans. Amer. ent. Soc., 86: 109-171, 5 pls.
1963. Additional notes on Melinaea Hübner (Lepidoptera: Ithomiidae). Proc. Ent. Soc. London (2), 34: 77-82.
1967. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part III. The tribe Mechanitini Fox. Mem. Amer. ent. Soc., 22: 1-190.
1968. Ithomiidae (Lepidoptera: Nymphalioidea) of Central America. Trans. Amer. ent. Soc., 34: 155-208.
- FOX, R.M. & J.W. FOX
1947. Ithomiinae (Lepidoptera) of Rancho Grande, Venezuela, including two new species. Zoologica, N.Y., 32: 173-178, 1 pl.
- FOX, R.M. & H.G. REAL
1971. A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part IV. The Tribe Napeogenini Fox. Mem. Amer. entomol. Inst., 15: vi + 368 pp.
- FRANZ, E. & H. SCHRODER
1954. Tagfalter (Lep. Rhopalocera) aus El Salvador. Senck. biol., 35: 75-87.
- FREEMAN, H.A.
1967. Three new species of Hesperiidae from Mexico. J. Lepid. Soc., 21: 115-119.
1969. Records, new species, and a new genus of Hesperiidae from Mexico. J. Lepid. Soc., 23(Suppl. 2), 1-62, 15 pls.
- GATES, W.L.
1976. Modeling the ice-age climate. Science, 191: 1138-1144.
- GILBERT, L.E.
1969. Some aspects of the ecology and community structure of ithomiid butterflies in Costa Rica. Advanced Population Biology, individual research reports, July-August, Organization for Tropical Studies, Ciudad Universitaria, San José, Costa Rica, pp. 69-93.
1972. Pollen feeding and reproductive biology of Heliconius butterflies. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 69: 1403-1407.
1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.), Coevolution of Animals and Plants, Univ. Texas Press, Austin & London, pp. 108-240.
1976. Postmating female odor in Heliconius butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac? Science, 193: 419-420.
1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. Coll. Int. C.N.R.S. (Comportement des Insectes et Milieu Tropheique), 265: 399-413.
1979. Coevolved food webs, mobile links, keystone mutualists, and the management of neotropical diversity. In M. Soulé & B. Wilcox (eds.), Conservation Biology, Sinsuer Assoc., no prelo.
- GODMAN, F.D. & O. SALVIN
1879-1901. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. London, 3 volumes.
1880. A list of diurnal Lepidoptera collected in the Sierra Nevada of Santa Marta, Colombia, and the vicinity. Trans. ent. Soc. London, 1880: 119-132, pls. 3-4.
- GUIMARÃES, A.P. (ed.)
1975. Atlas Mundial. Encyclopaedia Britannica do Brasil Publ. Tradução e adaptação do inglês, "The Atlas of the Earth", George Philip & Son Ltd., 1971, pp. 1-396.
- HABER, W.
1978. Evolutionary Ecology of Tropical Mimetic Butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis.
- HAENSCH, R.
1903. Die Ithomiinen (Neotropiden) meiner Ecuador-Reise. Mit Beschreibungen neuer Formen und biologischen Notizen. Berl. ent. Z., 48: 157-214, pl. 3.
1905. Neue südamerikanische Ithomiinen meiner Sammlung. Berl. ent. Z., 50: 142-182, pls. 4-5.
- HAFNER, J.
1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. Amer. Mus. Novit., 2294: 1-57.
1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science, 165: 131-137.
1970a. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Urabá region in northwestern Colombia. Caldasia, 10: 603-636.
1970b. Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. J. Ornithol., 111: 285-331.
1974. Avian Speciation in Tropical South America, with a Systematic Survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Galbulidae). Publ. Nuttall Ornithol. Club, no 14, Cambridge, Mass., viii + 390 pp.
1975. Avifauna of northwestern Colombia, South America. Bonn. Zool. Monogr., 7: 1-182.
1977. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. Manuscrito a ser publicado em W.E. Duellman (ed.), The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal, Lawrence, Univ. Kansas Press (1979).
1978. Distribution of Amazon forest birds. Bonn. Zool. Beitr., 29: 38-79.
- HALL, A.
1928-1930. A revision of the genus Phyciodes Hübner. (Lepidoptera Nymphalidae). Bull. Hill Mus. (Witley), suppl., 2: 1-44; 3: 45-170; 4: 171-207.
1939. Catalogue of the Lepidoptera Rhopalocera (butterflies) of British Guiana. Agric. J. Br. Guiana, 10: 25-41, 96-104, 146-169, 215-252, pl. 6.
- HALL, B.P. & R.M. MOREAU
1970. An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. British Museum (Natural History), London.
- HAYWARD, K.J.
1931. Lepidopteros Argentinos, familia Nymphalidae. Rev. Soc. ent. Arg., 4: 1-200.

1933. Notas adicionales acerca de los Nymphalidae Argentinos. Rev. Soc. ent. Arg., 5: 213-218.

1936. Nymphalidos Argentinos - adiciones y anotaciones. Rev. Soc. ent. Arg., 8: 93-97.

1939. Ropalóceros de las Yungas de Bolivia. Coleccionados en 1931 por P.C. L. Denier. Physis, 17: 375-384.

1966. Los ropaloceros de Cafayate (Salta). Rev. Soc. ent. Arg., 28: 65-70.

HERING, M.E.R.
1925. Eine Sammelausbeute der Herrn Werner Kopp aus dem Chocó Kolumbiens. Deutsche ent. Z. Iris, 39: 181-207.

HOFFMANN, C.C.
1924. Lepidopteros nuevos de México. Rev. Mex. Biol., 4: 69-73.
1933. La fauna de lepidópteros del Distrito del Soconusco (Chiapas). An. Inst. Biol. México, 4: 207-307.
1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. An. Inst. Biol. México, 11: 639-739.

HOLLOWAY, J.D.
1969. A numerical investigation of the biogeography of the butterfly fauna of India, and its relation to continental drift. Biol. J. Linn. Soc., 1: 373-385.
1970. The biogeographical analysis of a transect sample of the moth fauna of Mt. Kinabalu, Sabah, using numerical methods. Biol. J. Linn. Soc., 2: 259-286.
1973. Problems with small islands. In Organisms and Continents through Time, Special Papers in Palaeontology, 12: 107-112.
1974. The biogeography of Indian butterflies. In M.S. Mani (ed.), Ecology and Biogeography in India. Junk, The Hague, pp. 473-499.

HOLZINGER, H. & R. HOLZINGER
1968. Heliconius cydno gerstneri, n. ssp. und zwei neue Formen von H. cydno cydnides Stgr. (Lep. Nymph.). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 20: 17-21.
1969. Zur Synonymie von Heliconius (Eueides) sanes heliconioides Fldr. und H. (E.) tales cognatus weym. (Lep. Nymph.). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 21: 64-69.
1970. Heliconius hygieanus fischeri (Fassl) comb. nov., eine Subspecies aus West-Columbien (Lep. Nymph.). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 22: 33-41.
1971. Heliconius xanthocles cleoxanthe, eine neue Subspecies aus ost-Venezuela (Lep. Nymph.). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 23: 97-99.
1974. Eueides procula browni, eine neue subspecies aus Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 24: 147-152.
1975. Heliconius demeter ucayalensis, eine neue Subspecies aus Peru (Lepidoptera: Nymphalidae). Zeit. Arbeitsgemeinschaft. Österr. Entomol., 25: 29-30.

HUECK, R. & SIEBERT, P.
1972. Vegetationskarte von Südamerikas. Stuttgart, Fischer Verlag.

HUGHES, R.A.
1959. Notes on the butterflies of the Valle de La Convención, south-east Peru. Entomologist, 92: 223-231.

HUNTINGTON, E.I.
1932. A list of the Rhopalocera of Barro Colorado Island, Canal Zone, Panama, with descriptions of two new species of Theclinae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 63: 191-230.

JANZEN, D.H.
1967. Why mountain passes are higher in the tropics. Amer. Natur., 101: 233-249.
1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Amer. Natur., 104: 501-528.

JONES, E. D.
1883. In Proc. Lit. Philos. Soc., Liverpool, p. 15, citado em Rothschild & Jordan, 1906 (q.v.), p. 441.

JOSEPH, E.G.
1910. The collections of William John Burchell, D.C.L., in the Hope Department, Oxford University Museum. IV. On the Lepidoptera Rhopalocera collected by W.J. Burchell in Brazil, 1825-1830. VII. Heliconiinae. Ann. Mag. nat. Hist., (8)5: 322-346.

JOURNAUX, A.
1975. Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. Bull. Centre Geomorph. Caen (C.N.R.S.), 20: 1-67.

KAYE, W.J.
1907. Notes on the dominant Müllerian group of butterflies from the Potaro district of British Guiana. Trans. R. ent. Soc. London, 54: 411-439.

KEAST, A.
1971. Continental drift and the evolution of the biota on southern continents. Quart. Rev. Biol., 46: 335-378.

KENDALL, R.O.
1976. Larval foodplants for thirty species of skippers (Lepidoptera: Hesperidae) from Mexico. Bull. Allyn Mus. (Sarasota), 39: 1-9.

KENDALL, R.O. & W.W. MCGUIRE
1975. Larval foodplants for twenty-one species of skippers (Lepidoptera: Hesperidae) from Mexico. Bull. Allyn Mus. (Sarasota), 27: 1-7.

KRIEL, M.
1896. Synopsis Insectorum (I. Lepidoptera) prope flumen Atabapense. Praha, Vesmir, pp. 1-50.

KLOPPER, P.H. & R.H. MACARTHUR
1960. Niche size and faunal diversity. Amer. Natur., 94: 293-300.
1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. Amer. Natur., 95: 223-226.

- KOHLER, F.
1929. Las mariposas argentinas. Danaidae. Rev. Soc. ent. Arg., 7: 303-332, 6 pls.
- KUHN, T.
1970. The Structure of Scientific Revolutions. Trad. 1975 por B.V. Boeira e N. Boeira: A Estrutura das Revoluções Científicas, Debates-Ciência, nº 115, São Paulo, Perspectiva, 257 pp.
- KURTÉN, B.
1969. Continental drift and evolution. Sci. Amer., 220(3): 54-64.
- LAMAS M., G.
1973. Taxonomia e evolução dos gêneros Ituna Doubleday (Danaeinae) e Paititia, gen.n., Thyridia Hübner e Methona Doubleday (Ithomiinae) (Lepidoptera, Nymphalidae). Tese de Doutorado, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, vii + 225 pp.
- 1976a. Notes on Peruvian butterflies (Lepidoptera). II. New Heliconius (Nymphalidae) from Cusco and Madre de Dios. Rev. per. Entom., 19: 1-7.
- 1976b. Notas sobre mariposas peruanas (Lepidoptera). III. Sobre una colección efectuada en el Departamento de Tumbes. Rev. per. Entom., 19: 8-12.
- 1976c. A gazetteer of Peruvian entomological stations (based on Lepidoptera). Rev. per. Entom., 19: 17-25.
1977. Bibliografía de Catálogos e Listas Regionales de Mariposas (Lepidoptera) de América Latina. Publicaciones especiales, Sociedad mexicana de Lepidopterología, 2: 1-44.
1978. Mariposas y conservación de la naturaleza en el Perú. Boletín de la Colonia Suiza en el Perú, 1978(4): 61-66.
- 1979a. Notes on Peruvian butterflies (Lepidoptera). IV. New Ithomiinae (Nymphalidae). Revista de Ciencias, UNMSM, 71: 117-120.
- 1979b. Algunas reflexiones e sugerencias sobre la creación de Parques Nacionales en el Perú. Revista de Ciencias, UNMSM, 71: 101-114.
- DE LATTIN, G.
1957. Die Ausbreitungszentren der Holarktischen Landtierwelt. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell. Hamburg, 1956: 380-410.
- LEMOULT, E. & P. RÉAL
1962. Les Morpho d'Amérique du Sud et Centrale, Historique - Morphologie - Systematique. Paris, Editions du Cabinet Entomol. E. LeMoult (Suppl. a Novitates Entomologicae), xiv + 296 pp., 92 pls.
- DE LESSE, H.
1967. Les nombres de chromosomes chez les Lépidoptères Rhopalocères néotropicaux. Ann. Soc. ent. France (N.S.), 3: 67-136.
- 1970a. Formules chromosomiques de quelques Lépidoptères Rhopalocères de Guyane. Ann. Soc. ent. France (N.S.), 6: 849-855.
- 1970b. Les nombres de chromosomes chez les Lépidoptères Rhopalocères en Amérique Centrale et Colombie. Ann. Soc. ent. France, N.S., 6: 347-358.

- DE LESSE, H. & K.S. BROWN, JR.
1971. Formules chromosomiques de Lépidoptères Rhopalocères du Brésil. Bull. Soc. ent. France, 76: 131-137.
- LICHY, R.
1943. Observaciones y rectificaciones sobre lepidópteros recolectados por P. J. Anduze en los Estados orientales de Sucre y Monagas, cuya enumeración se publicó en el Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, No. 32, 1938. Bol. Soc. ven. Ci. nat., 8: 205-232.
1960. Documentos para servir al estudio de los lepidópteros de Venezuela. IV. Una especie nueva del genero Heliconius Kluk (Rhopalocera, Nymphalidae): Heliconius luciana sp.n. Rev. Fac. Agronomía (Maracay), 2: 20-44.
1970. Documentos para servir al estudio de los lepidópteros de Venezuela. (8a. nota). Una subespecie nueva del genero Heliconius Kluk (Rhopalocera, Nymphalidae). Heliconius luciana watunna subsp. nov. Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. Nat. (Caracas), 87: 3-11.
- LLANO, R.J.
1951. Primera lista de los lepidópteros de Bolívar (provincia de Buenos Aires, Republica Argentina) y generalidades. Rev. Soc. ent. Arg., 13: 182-186.
- LLERAS, E.
1978. Monograph of Trigoniaceae. Flora Neotropica, 19: 1-73.
- LONGSTAFF, G.B.
1908. On some of the butterflies of Tobago. Trans. ent. Soc. London, 1908: 53-57.
- MACARTHUR, R.H.
1964. Environmental factors affecting bird species diversity. Amer. Natur., 98: 387-398.
1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. New York, Harper & Row, xviii + 269 pp.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON
1967. The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology (ed. R.M. May), nº 1. Princeton, Princeton Univ. Press, xii + 203 pp.
- MARGALEF, D.R.
1968. Perspectives in Ecological Theory. Chicago, Univ. Chicago Press, 111 pp.
- MARQUES, J., J.M. DOS SANTOS, N.A. VILLA NOVA & E. SALATI
1977. Precipitable water and water vapor flux between Belém and Manaus. Acta Amazonica, 7: 355-362.
- MASTERS, J.H.
1968. Collecting Ithomiidae with Heliotrope. J. Lepid. Soc., 22: 108-110.
1969. Heliconius hecale and xanthocles in Venezuela (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 23: 104-105.
1973. Notes on Heliconius cydno (Nymphalidae) in Venezuela with description for two new subspecies. J. Res. Lepid., 10: 267-272.

MAXSON, L.R. & A.C. WILSON

- 1974. Convergent morphological evolution detected by studying proteins of tree frogs in the *Hyla eximia* species group. *Science*, 185: 66-68.
- 1975. Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae). *Syst. Zool.*, 24: 1-15.

MAY, E.

- 1939. Notes on the lepidopterous fauna of the northern region of the State of Espirito Santo, Brasil. *Physis*, 1: 133-136.

MAYR, E.

- 1969. *Principles of Systematic Zoology*. New York, McGraw-Hill, xi + 428 pp.
- 1970. *Populations, Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts, Belknap (Harvard University), xv + 453 pp.

MAYR, E. & PHELPS Jr., W.H.

- 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 136: 269-328.

MEGGERS, B.J., E.S. AYENSU & W.D. DUCKWORTH, eds.

- 1973. *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Washington, Smithsonian Institution Press, viii + 350 pp.

MIELKE, O.H.H.

- 1967. Notas sobre o gênero *Sarmentioia*, com descrição de quatro espécies novas (Lepidoptera, Hesperidae). *Bol. Univ. Fed. Paraná, Zoologia*, 2: 311-328.
- 1968. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. II. New genera, species, and subspecies of Hesperidae. *J. Lepid. Soc.*, 22: 1-20.
- 1969. Notas sobre as espécies brasileiras do gênero *Corticea*, com descrição de três espécies novas (Lepidoptera: Hesperidae). *Bol. Univ. Fed. Paraná, Zoologia*, 3: 143-166.
- 1971. Contribuição ao estudo faunístico dos Hesperidae americanos - II. Distribuição geográfica das espécies de *Aguna* Williams, 1927, com descrição de uma espécie nova e um novo sinônimo. (Lepidoptera: Hesperidae). *Arg. Mus. Nat.*, 54: 203-209, 1 pl.
- 1972. As espécies sul-americanas do gênero *Euphyes* Scudder, 1872 (Lepidoptera: Hesperidae). *Bol. Univ. Fed. Paraná, Zoologia*, 5: 175-222.
- 1973. Contribuição ao estudo faunístico dos Hesperidae americanos. III. Espécies coletadas em duas excursões ao Pará e Amapá, Brasil (Lepidoptera). *Acta Biol. Paran.*, Curitiba, 2: 17-40, 3 pl.
- 1974. Sobre algumas espécies de *Staphylus* Godman & Salvin (Lepidoptera: Hesperidae). *Acta Biol. Paran.*, Curitiba, 4: 25-34.

MIELKE, O.H.H. & K.S. BROWN, JR.

- 1979. *Suplemento ao "Catálogo dos Ithomiidae Americanos (Lepidoptera)" de R. Ferreira D'Almeida (Nymphalidae: Ithomiinae)*. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, vii + 216 pp.

MILLER, D.B. & R.G. PEDDES

- 1971. *Global Atlas of Relative Cloud Cover, 1967-1970, Based on Data from Meteorological Satellites*. U.S. Department of Commerce/U.S. Air Force, Washington, D.C., iv + 237 pp.

MILLER, L.D.

- 1965. Systematics and zoogeography of the genus *Phanus* (Hesperidae). *J. Res. Lepid.*, 4: 115-130.
- 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Mem. Amer. Ent. Soc.*, 24: i-iii, 1-174.
- 1972. Revision of the Euptychiini (Satyridae). 1. Introduction and *Paramecera* Butler. *Bull. Allyn Mus.* (Sarasota), 8: 1-18.
- 1974. Revision of the Euptychiini (Satyridae). 2. *Cyllopsis* R. Felder. *Bull. Allyn Mus.* (Sarasota), 20: 1-98.
- 1976. Revision of the Euptychiini (Satyridae). 3. *Megisto* Hübner. *Bull. Allyn Mus.* (Sarasota), 33: 1-23.
- 1978. Revision of the Euptychiini (Satyridae). 4. *Pindis* R. Felder. *Bull. Allyn Mus.* (Sarasota), 50: 1-12.

MILLER, L.D. & J.Y. MILLER

- 1976. Notes and descriptions on Mexican Charaxinae (Nymphalidae). *Bull. Allyn Mus.*, 41: 1-13.

MILLER, L.D. & S.S. NICOLAY

- 1971. Two new Charaxinae from Panama and the Canal Zone (Nymphalidae). *Bull. Allyn Mus.* (Sarasota), 1: 1-5.

MOLION, L.C.B.

- 1975. *A climatonic study of the energy and moisture fluxes of the Amazonas Basin with considerations of deforestation effects*. Ph.D. Thesis, University of Wisconsin, Madison.

MONROE, R.S., G.N. ROSS & R.N. WILLIAMS

- 1967. A report on two recent collections of butterflies from Honduras. *J. Lepid. Soc.*, 21: 185-197.

MOREAU, R.E.

- 1966. *The Bird Faunas of Africa and its Islands*. New York, Academic Press, viii + 424 pp.

MORLEY, T.

- 1975. The South American distribution of the Memecyleae (Melastomataceae) in relation to the Guiana area and to the question of forest refuges in Amazonia. *Phytologia*, 31: 279-296.

MOSS, A.M.

- 1919. In: *Novit. Zool.*, 26: 304-305, 1 pl., citado em D'Almeida, 1966 (q.v.).
- 1947. Notes on the Syntomidae of Pará, with special reference to wasp mimicry and fedegoso, *Heliotropium indicum* (Boraginaceae), as an attractant. *Entomologist*, 80: 30-35.

MULLER, P.

- 1972. Centres of dispersal and evolution in the Neotropical region. *Stud. Neotrop. Fauna*, 2: 173-185.
- 1973. *The Dispersal Centres of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical Realm*. A study in the evolution of the neotropical biota and its native landscapes. Junk, The Hague; Biogeographica, volume 2, vi + 244pp.

MUNROE, E.
1960. The classification of the Papilionidae (Lepidoptera). Canad. Entom., Suppl., 17: 1-51.

MUNROE, E. & P.R. EHRLICH
1960. Harmonization of concepts of higher classification of the Papilionidae. J. Lepid. Soc., 14: 169-175.

MUYSHONDT, A.
1973a. Notes of the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I. Prepona omphale octavia (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 27: 210-219.
1973b. - - II. Anaea (Zaretis) itys (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 27: 294-302.
1974a. - - III. Anaea (Consul) fabius (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 28: 81-89.
1974b. - - IV. Anaea (Memphis) eurypyle confusa (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 28: 306-314.
1975a. - - V. Anaea (Memphis) boisduvalii (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 29: 32-39.
1975b. - - VI. Anaea (Memphis) pithyusa (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 29: 168-176.
1975c. - - VI A. Diathria astala Guérin. J.N.Y. Entomol. Soc., 83: 10-18.
1976a. - - VII. Archaeoprepona demophon centralis (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 30: 23-32.
1976b. - - VIII. Archaeoprepona antimache gulina, Siderone marthesia, Zaretis callidryas and Consul electra (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 30: 159-168.

MUYSHONDT, A., A. MUYSHONDT JR. & P. MUYSHONDT
1976. Notas sobre la biología de lepidópteros de El Salvador. I. Rev. Soc. Mex. Lep., 2: 77-90 (1976).

NEGISHI, K.
1971a. Butterflies collecting tour across Venezuela. II. Attracting Ithomiinae with a herb "Babo de Alecrán" in the vicinity of Caracas. Yadoriga, 68: 17-26.
1971b. Butterflies collecting tour across Venezuela. I. A guide to good places. Yadoriga, 67: 3-12.

NELSON, G.
1979. Refuges, humans and vicariance. Syst. Zool., 27: 484-487.

OTERO, L.S.
1971. Instruções para criação da borboleta "capitão-do-mato" (Morpho achil-laena), e outras espécies do gênero Morpho ("azul-seda", "bola", "azul-branco", "praia-grande"). Rio de Janeiro, Inst. Bras. Desenvolv. Flor., 27 pp.

PAES DE CAMARGO, A., A.R. REMO ALFONSI, M.S. PINTO & J.V. CHIARINI
1977. Zoneamento da aptidão climática para culturas comerciais em áreas de cerrado. In M.G. Ferri (ed.), IV Simpósio sobre o Cerrado: bases para Utilização Agropecuária, Belo Horizonte, Itatiaia/EDUSP, pp. 89-120.

PAINE, R.T.
1966. Food-web complexity and species diversity. Amer. Natur., 100: 65-76.

PAPAGEORGIS, C.
1975. Mimicry in Neotropical butterflies. Amer. Sci., 63: 522-532.

PAPAVERO, N.
1971-1973. Essays on the History of Neotropical Dipterology, with Special Reference to Collectors (1750-1905), volumes I e II. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, vii + 216; iii + 217-446 pp.

PIANKA, E.R.
1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Amer. Natur., 100: 33-46.

PIMENTEL, M.F., D. CHRISTOFIDIS & F.J.S. PEREIRA
1977. Recursos hídricos no cerrado. In M.G. Ferri (ed.), IV Simpósio sobre o Cerrado: bases para Utilização Agropecuária, Belo Horizonte, Itatiaia/EDUSP, pp. 121-154, mapa.

PLISKE, T.E.
1975a. Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Lepidoptera). Ann. ent. Soc. Amer., 68: 935-942.
1975b. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. Environ. Entom., 4: 455-473.

FRANCE, G.T.
1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. Acta Amazonica, 3: 5-28.
1977. The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves. In G.T. France & T.S. Elias (eds.), Extinction is Forever, New York, N.Y. Botanical Garden, pp. 193-213.
1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia, 3: 207-222.
1979. Diversity of habitats, long-distance dispersal, and/or forest refugia? Evidence from woody angiosperms. Abstract, V International Symposium of the Association for Tropical Biology, "The Biological Model of Diversification in the Tropics," Macuto, Venezuela, 8 a 13 de fevereiro.

FRANCE, G.T. & H.O.R. SCHUBART
1978. Nota preliminar sobre a origem das campinas abertas de areia branca do baixo Rio Negro. Acta Amazonica, 7: 567-570.

RADAMBRASIL. PROJETO

1973-1979. Levantamento dos Recursos Naturais (Geologia, Geomorfologia, Pedologia, Vegetação, Uso Potencial da Terra), volumes 1-18, Brasil, Departamento de Pesquisas de Recursos Minerais.

RAUSHER, M.D.

1978. Search image for leaf shape in a butterfly. Science, 200: 1071-1073.

RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I.

1972. Plate tectonics and Australasian paleobiogeography. Science, 176: 1379-1386.

RIBEIRO, V. DE M.

1931. Lepidópteros de Matto Grosso. Material colligido pelos senhores General Candido Rondon, Prof. Alipio de Miranda-Ribeiro e Emil Stolle. Bol. Mus. Nac., 7: 31-52.

RICKLEFS, R.E. & G.W. COX

1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. Amer. Natur., 106: 195-219.

ROSA, M.

1925-1926. Lepidópteros do norte do Brasil. Bol. Mus. Nac., 2: 23-24.

ROSENZWEIG, M.J.

1975. On continental steady states of species diversity. In M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), Ecology and Evolution of Communities, Cambridge, Massachusetts, Belknap (Harvard), pp. 121-140.

ROSS, G.N.

1964. An annotated list of butterflies collected in British Honduras in 1961. J. Lepid. Soc., 18: 11-26.

1975-1977. An ecological study of the butterflies of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. J. Res. Lepid., 14: 103, 124, 169-188, 233-252; 15: 41-60, 109-128, 185-200, 225-240; 16: 87-130.

ROUTLEDGE, C.E.

1977. El Suborden Rhopalocera (Lepidoptera) del Estado de Tabasco. Su lista, frecuencia, diversidad y distribución. Rev. Soc. Mex. Lep., 3: 57-73.

ROTHSCHILD, W. & K. JORDAN

1906. A revision of the American Papilios. Novit. Zool., 13: 411-752, pls. 4-9.

SANDERS, C.B.

1904. The collections of William John Burchell, D.C.L., in the Hope Department, Oxford University Museum. IV. On the Lepidoptera Rhopalocera collected by W.J. Burchell in Brazil, 1825-1830. Ann. Mag. nat. Hist., (7) 13: 305-323, 356-371, pl. 6.

SCHAEFER, B. & A. BREYER

1942. Lista de lepidópteros de Catamarca y algunas observaciones. Rev. Soc. ent. Arg., 11: 221-228.

1945. Segunda lista de lepidópteros de Catamarca. Rev. Soc. ent. Arg., 14: 327-329.

SCHWEIZER, F. & R.G.W. KAY

1941. Lepidópteros del Uruguay. II. Catálogo sistemático. Parte I. Rhopalocera & Grypocera. An. Mus. Hist. nat. Montevideo, (2) 5(3): 1-24.

SCHWERTFEGER, W. (ed.)

1976. Climates of Central and South America (World Survey of Climatology, volume 12), Elsevier, Amsterdam: F. Prohaska, The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay (pp. 13-112); A.M. Johnson, The climate of Peru, Bolivia and Ecuador (pp. 147-218); L.R. Ratisbona, The climate of Brazil (pp. 219-294); J.W. Snow, The climate of northern South America (pp. 295-404); W.H. Portig, The climate of Central America (pp. 405-478).

SELANDER, R.S. & P. VAURIE

1962. A gazetteer to accompany the "Insecta" volumes of the "Biologia Centrali-Americana". Amer. Mus. Novit., 2022: 1-70.

SEVASTOPOULOU, D.G.

1974. (Comment on J.H. Masters') A proposal for the uniform treatment of infrasubspecific variation by lepidopterists. J. Lepid. Soc., 28: 289-290.

SHARPE, E.M.B.

1890. On a collection of Lepidoptera made by Mr. Edmund Reynolds on the rivers Tocantins and Araguaya and in the Province of Goyaz, Brasil. Proc. Zool. Soc. London, 1890: 552-577, pl. 46.

SHELDON, W.G.

1936. Tobago and its butterflies. Entomologist, 69: 200-208, 240.

SHEPPARD, P.M.

1958. Natural Selection and Heredity. London, Hutchinson, 209 pp.

1963. Some genetic studies on Mullerian mimics in butterflies of the genus Heliconius. Zoologica, N.Y., 48: 145-154.

SHEPPARD, P.M., J.R.G. TURNER, K.S. BROWN, JR., W.W. BENSON & M.C. SINGER

1979. Genetics and the evolution of Mullerian mimicry in Heliconius butterflies. Em preparação.

SHIELDS, O.

1976. Fossil butterflies and the evolution of Lepidoptera. J. Res. Lepid., 15: 132-143.

SICK, H.

1967. Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. Atas Simp. Biota Amazônica, 5 (Zoologia): 495-520.

SIMPSON, B. & J. HAPPER

1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. Ann. Rev. Ecol. Syst., 9: 497-518.

SINGER, M.C., P.R. ENRLICH & L.E. GILBERT

1971. Butterfly feeding on lycopsid. Science, 172: 1341-1342.

SMILEY, J.

1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from Heliconius and Passiflora. Science, 201: 745-747.

-260-

SNELLEN, P.C.T.

1887. Bijdrage tot de kennis der Lepidoptera van het eiland Cuxçao, met afbeeldingen door Prof. Dr. J. Van Leeuwen Jr. Tijd. Ent., 30: 9-66, 5 pls.

SPASSKY, B., R.C. RICHMOND, S. PEREZ-SALAS, O. PAVLOVSKY, C.A. MOURÃO, A.S. HUNTER, H. HOENIGSBERG, T. DOBZHANSKY & F.J. AYALA

1971. Geography of the sibling species related to Drosophila willistoni, and of the semispecies of the Drosophila paulistorum complex. Evolution, 25: 129-143.

STARK, N.

1971. Nutrient cycling II. Nutrient distribution in Amazonian vegetation. Trop. Ecol., 12: 177-201.

STEINHAUSER, S.R.

1974. Notes on Neotropical Nymphalidae and Hesperidae with descriptions of new species and subspecies and a new genus. Bull. Allyn Museum (Sarasota), 24: 1-38.
1975. An annotated list of the Hesperidae of El Salvador. Bull. Allyn Mus. (Sarasota), 22: 1-34.

STEYERMARK, J.A.

1976. Areas de bosques húmedos de Venezuela que requieren protección. In L.S. Hamilton (ed.), Conservación de los bosques húmedos de Venezuela, Caracas, Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural, pp. 83-95, mapa 6.
1979. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. Abstract, V International Symposium of the Association for Tropical Biology, "The Biological Model of Diversification in the Tropics", Macuto, Venezuela, 8 a 13 de fevereiro.

STICHEL, H.

1903. Synonymisches Verzeichnis bekannter Eusides-formen mit erläuternden Bemerkungen und Neubeschreibungen. Berl. ent. Z., 48: 1-34, 1 pl.

STRAND, E. & W. NIEFELT

- 1913-1916. Lepidoptera Niccoltiana. Leipzig, Urban & Co., 64 pp, 12 pls.; 26 pp., 5 pl.

STRASSBERGER, R.

1931. La region de Punta Lara y su fauna lepidopterológica. Bol. Soc. ent. Arg., 5: 19-21.

TAKAHASHI, M.

1973. A list of the genera Mechanitis and Melinaea (Danaiidae, Ithomiinae) collected in the Santa Marta Mountains and its vicinity, Colombia, South America. Trans. Lep. Soc. Japan, 23: 43-45, 2 pls.
- 1974a. Notes on Eutresis, Mapeogenes and Hypothyris. Danaiidae, Lepidoptera in the Santa Marta Mountains and the vicinity, Colombia (sic!), S.A. Repts. Fac. Sci. Shizuoka Univ., 2: 103-105.
- 1974b. A list of the subfamily Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) collected in the Santa Marta Mountains and its vicinity, Colombia, South America. Trans. Lep. Soc. Japan, 24: 14-25.

- 1977a. A new species of the genus Sais (Lepidoptera: Danaidae). Trans. Lep. Soc. Japan, 28: 43-45.

1977b. The list of the subfamily Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) collected in Colombia and the adjacent area, South America, during the expedition "La Expedición Japonesa a las zonas amazónicas, 1973," with description of a new subspecies. Trans. Lep. Soc. Japan, 28: 9-24.

1978. The list of the subfamily Ithomiinae (Lepidoptera: Danaidae) collected during the expedition "La Expedición Japonesa a las zonas amazónicas, 1973." Trans. Lep. Soc. Japan, 22: 89-95.

TESSMANN, G.

1928. Neue Schmetterlinge aus Ostperu. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14: 112-130.

TOKUYAMA, T., S. SENOH, T. SAKAN, K.S. BROWN, JR. & B. WITKOP.

1967. The photoreduction of kynurenic acid to kynurenine yellow and the occurrence of 3-hydroxy-L-kynurenine in butterflies. J. Amer. Chem. Soc., 89: 1017-1021.

TRICART, J.

1974. Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Rev. Geomorphol. Dynam., 4: 145-158.

TURNER, J.R.G.

1963. Mimetic multilocus polymorphism in South American butterflies (Heliconius spp.) (Lepidoptera, Nymphalidae). Proc. XI Int. Congr. Genet., Hague, 1: 146.
1965. Evolution of complex polymorphism and mimicry in distasteful South American butterflies. Proc. XII Int. Congr. Ent., London, 1964: 267.
1966. A rare mimetic Heliconius (Lepidoptera: Nymphalidae). Proc. R. ent. Soc. London, 8, 35: 128-132.
- 1967a. A little-recognized species of Heliconius butterfly (Nymphalidae). J. Res. Lepid., 5: 97-112.
- 1967b. Some early works on heliconiine butterflies and their biology (Lepidoptera, Nymphalidae). J. Linn. Soc. (Zool.), London, 46: 255-266.
- 1968a. Natural selection for and against a polymorphism which interacts with sex. Evolution, 22: 481-495.
- 1968b. Some new Heliconius pupae: their taxonomic and evolutionary significance in relation to mimicry (Lepidoptera, Nymphalidae). J. Zool., London, 155: 311-325.
- 1968c. Data on the butterfly Heliconius numata in Trinidad, W.I., 1874-1934. Evolutionary Genetics Research Reports, 2: 1-4 (arquivado na British Lending Library and the John Crerer Library).
- 1971a. Two thousand generations of hybridisation in a Heliconius butterfly. Evolution, 25: 471-482.
- 1971b. Experiments in the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home-range behaviour in Heliconius erato. Biotropica, 3: 21-31.
- 1971c. Studies of Müllerian mimicry and its evolution in burnet moths and heliconid butterflies. In E.R. Creed (ed.), Ecological Genetics and Evolution, Oxford, Blackwell's, pp. 224-260.

1972. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies Heliconius melpomene (Linnaeus) and H. erato (Linnaeus). II. The hybridisation of subspecies of H. melpomene from Suriname and Trinidad. Zoologica, N.Y., 56: 125-157.

1974. Breeding Heliconius in a temperate climate. J. Lepid. Soc., 28: 26-33.

1976a. Adaptive radiation and convergence in subdivisions of the butterfly genus Heliconius (Lepidoptera, Nymphalidae). Zool. J. Linn. Soc., 58: 297-308.

1976b. Muellierian mimicry: classical "beanbag" evolution and the role of ecological islands in adaptive race formation. In S. Karlin & E. Nevo (eds.), Population Genetics and Ecology, New York/London, Academic Press, pp. 185-218.

1977. Forest refuges as ecological islands: disorderly extinction and the adaptive radiation of muellierian mimics. In H. Descimon (ed.), Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale, Publ. Lab. Zool. Ec. Norm. Sup. (Paris), 9: 98-117.

1978. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. In M.K. Hecht, W.C. Steere & B. Wallace (eds.), Evolutionary Biology, volume 10, New York, Plenum, pp. 163-206.

TURNER, J.R.G. & J. CRANE

1962. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies Heliconius melpomene Linnaeus and H. erato Linnaeus. I. Major genes. Zoologica, N.Y., 47: 141-152.

UDVARDY, M.D.F.

1969. Dynamic Biogeography with Special Reference to Land Animals. New York, van Nostrand Reinhold, 445 pp.

UNITED STATES BOARD OF GEOGRAPHICAL NAMES

1955-1976. Gazetteers, nos 4 (Bolivia, VI/55), 16 (British Honduras, III/56), 18 (Costa Rica, III/56), 25 (Nicaragua, X/56), 26 (El Salvador, X/56), 27 (Honduras, X/56), 35 (Paraguay, II/57), 36 (Ecuador, IV/57), 56 (Venezuela, VIII/61), 86 (Colombia, XI/64), 94 (Guatemala, IX/65), 103 (Argentina, II/68); 15 (México, X/56); Peru (sem número, antigo); Suriname, Guyana, Guyane Française (sem números, 1972-1976). Washington, Office of Geography, Department of the Interior. Consultados no Museu de Zoologia da USP (São Paulo) e no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus).

URETA, E.

1944. Ropalóceros de Satipo (Perú). Rev. chil. Hist. nat., 46/47: 270-274.

VAN DER HAMMEN, T.

1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeogr., 1: 1-26.

VANE-WRIGHT, R.E., P.R. ACKERY & R.L. SMILES

1973. The distribution, polymorphism and mimicry of Heliconius teleiopsis (Doubleday) and the species of Podotricha Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). Trans. R. ent. Soc. London, 136: 611-636.

VAN GEEL, B. & T. VAN DER HAMMEN

1973. Upper quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 14: 9-92.

VANZOLINI, P.E.

1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Inst. Geogr. USP, Série Teses e Monografias, 3: 1-56.

1973. Paleoclimates, relief, and species multiplication in equatorial forests. In B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.), Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review, Washington, Smithsonian Institution Press, pp. 255-258.

VANZOLINI, P.E. & N. PAPAVERO

1968. Índice dos Topônimos Contidos na Carta do Brasil 1:1.000.000 do IBGE. São Paulo, FAPESP, 201 pp.

VANZOLINI, P.E. & E.E. WILLIAMS

1970. South American anoles: geographic differentiation and evolution of the Anolis chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae). Arq. Zool., São Paulo, 19: 1-298.

WETTERBERG, G.B.

1976. A General Program for Wildlife Management and Conservation in Brazil. UNDP/FAO/BRA/71/545, Technical Report nº 7, Roma, FAO.

WETTERBERG, G.B., C.S. de CASTRO, A.T.B. QUINTÃO & E.R. PORTO

1978. Estado atual dos parques nacionais e reservas equivalentes na América do Sul - 1976. Brasil Florestal, 36: 11-36.

WETTERBERG, G.B. & M.T. JORGE PADUA

1978. Preservação da Natureza na Amazônia Brasileira. Situação em 1978. PRODEPEF Série Técnica nº 13, PNUD/FAO/IBDF/BRA/76/027, Brasília, IBDF, iv + 44 pp.

WETTERBERG, G.B., M.T. JORGE PADUA, C.S. DE CASTRO & J.M.C. DE VASCONCELLOS

1976. Uma Análise de Prioridades em Conservação da Natureza na Amazônia. PRODEPEF Série Técnica nº 8, PNUD/FAO/IBDF/BRA-545, Brasília, IBDF, iv + 62 pp.

WEYMER, G. & P. MAASSEN

1890. Lepidopteren gesammelt auf einer Reise durch Colombia, Ecuador, Peru, Brasilien, Argentinien und Bolivien in den Jahren 1868-77 von Alphonse Stübel. Berlin, A. Asher & Co., vi + 182 pp, 9 pls.

WILLIAMS, M.A.J.

1975. Late Pleistocene tropical aridity synchronous in both hemispheres? Nature, 253: 617-618.

WILLIS, E.O.

1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. Ecol. Monogr., 44: 153-169.

WINGE, H.

- 1973. Races of Drosophila willistoni sibling species: probable origin in quaternary forest refuges of South America. Genetics, 74 (suppl.): 297-298.

YOUNG, A.M.

- 1971. Mimetic associations in natural populations of tropical papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilionidae). J.N.Y. Entomol. Soc., 72: 210-224.
- 1972a. On the life cycle and natural history of Hymenitis nero (Lepidoptera: Ithomiinae) in Costa Rica. Psyche, 79: 284-294.
- 1972b. Mimetic associations in populations of tropical butterflies. II. Mimetic interactions of Battus polydamas and Battus belus. Biotropica, 4: 17-27.
- 1973a. The life cycle of Dircehna relata (Ithomiidae) in Costa Rica. J. Lepid. Soc., 27: 258-267.
- 1973b. Notes on the biology of Phyciodes (Eresia) eutropia (Lepidoptera: Nymphalidae) in a Costa Rican Mountain forest. J.N.Y. Entomol. Soc., 81: 87-100.
- 1973c. Notes on the biology of the butterfly Heliconius cydno (Lepidoptera: Heliconiinae) in Costa Rica. Wasmann J. Biol., 31: 337-350.
- 1973d. Notes on the life cycle and natural history of Parides arcas mylotes (Papilionidae) in Costa Rican premontane wet forest. Psyche, 80: 1-22.
- 1973e. Notes on the comparative ethology and ecology of several species of Morpho butterflies in Costa Rica. Stud. Neotrop. Fauna, 8: 17-50.
- 1974a. Notes on the biology of Pteronymia notilla (Ithomiidae) in a Costa Rican mountain forest. J. Lepid. Soc., 28: 257-268.
- 1974b. A natural historical account of Oleria zelica pagassa (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) in a Costa Rican mountain rain forest. Stud. Neotrop. Fauna, 9: 123-140.
- 1974c. On the biology of Godyrus zavaleta caesiopicta (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). Ent. News (Philadelphia), 85: 227-238.
- 1974d. The rearing of the neotropical butterfly Morpho peleides (Nymphalidae) on peanuts. J. Lepid. Soc., 28: 90-99.
- 1975. Observations on the life cycle of Heliconius hecale zuleika (Hewitson) in Costa Rica. Pan-Pac. Entom., 51: 76-85.
- 1977a. Notes on the biology of Hypothyris euclis in Costa Rica (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). Pan-Pac. Entom., 53: 104-113.
- 1977b. Studies on the biology of Parides iphidamas (Papilioninae: Troidini) in Costa Rica. J. Lepid. Soc., 31: 100-108.
- 1978a. "Disappearances" of eggs and larvae of Heliconius butterflies (Nymphalidae: Heliconiinae) in northeastern Costa Rica. Ent. News (Philadelphia), 89: 81-87.
- 1978b. Notes on the biology of the butterfly Hypolaris cassotis (Sates) (Nymphalidae: Ithomiinae) in northeastern Costa Rica. Bronesia, 14: 97-108.
- 1978c. The biology of the butterfly Aeris eurimedea agna (Nymphalidae: Ithomiinae: Oleriini) in Costa Rica. J. Kans. Entomol. Soc., 51: 1-10.

YOUNG, A.M. & A. MUYSHONDT

- 1972. Geographical and ecological expansion in tropical butterflies of the genus Morpho in evolutionary time. Rev. Biol. Trop., 20: 231-263.
- 1973. Notes on the biology of Morpho peleides in Central America. Caribb. J. Sci., 13: 1-49.

YOUNG, A.M. & J.H. THOMASON

- 1974. The demography of a confined population of the butterfly Morpho peleides during a tropical dry season. Stud. Neotrop. Fauna, 9: 1-34.

ZIKÁN, J.F.

- 1941. Beschreibungen neuer neotropischen Papilionidae, Pieridae, Danaidae und Satyridae. Ent. Zeitschr., Frankfurt, 55: 13-15, 19-21.

ZIKÁN, J.F. & W. ZIKÁN

- 1968. Inseto-fauna do Itatiaia e da Mantiqueira. III. Lepidoptera. Pesq. agropec. bras., 3: 45-109.