

# Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae)(\*)

Keith S. Brown, Jr. (\*\*)

## Resumo

Analisam-se padrões geográficos de evolução e diferenciação (por pressão de mimetismo Mülleria-no) em 162 espécies de Heliconiini e Ithomiinae na região neotropical (com revisão sistemática e biológica, e descrição de novas taxas), representando 905 entidades diferenciadas, um milhão de dados distribucionais e 2.832 localidades. Isto indica 50 principais centros de evolução e endemismo de floresta tropical (fenômenos biológicos empíricos e dedutivos). São empregados critérios climatológicos, topográficos, pedológicos e botânicos na proposição de 38 correspondentes refúgios florestais (fenômenos históricos indutivos), que atuaram na preservação e diferenciação de populações silvícolas durante o último período longo de clima frio e seco (20.000 — 13.000 anos a.p.). São analisadas as variações nas relações entre biotas em diferentes refúgios, no modo de ação dos refúgios sobre diferentes organismos, nas respostas das populações desses organismos, na conservação atual dos padrões de diferenciação em espécies diferentes, e na integridade passada e presente das áreas refugiais. Conclui-se que (1) a determinação de centros generalizados de evolução de biotas é relativamente fácil, desde que haja número suficiente de dados geográficos e uma sistemática adequada para identificação de linhas monofiléticas nos organismos vicariantes analisados; e (2) a determinação de refúgios florestais é muito mais complicada. Todas as informações disponíveis levam a crer que estes refúgios ocorreram em regiões diferentes durante diversos ciclos climáticos do passado, e que foram fenômenos quantitativos e não qualitativos, onde as condições ecológicas determinaram uma probabilidade maior de preservação e diferenciação do que de extinção da maioria das populações silvícolas. É discutida a estratégia mais indicada para melhor preservação da diversidade genética neotropical, que deverá combinar elementos teóricos e práticos. Dos 38 refúgios propostos, apenas 15 já

incluem parques nacionais ou reservas biológicas efetivas, enquanto 22 são muito modificados pela ação do homem, e um (Guaporé) poderá ser totalmente destruído antes de serem minimamente conhecida sua flora e fauna endêmicas.

## INTRODUÇÃO

O recente rejuvenescimento da antiga ciência de Biogeografia (Ball, 1976) inclui uma série significativa de trabalhos realizados no continente sul-americano. Embora a teoria do equilíbrio insular (MacArthur & Wilson, 1967) e a da deriva continental (Dietz & Holden, 1970) fornecessem bases teóricas e geológicas para explicar muitos fenômenos importantes de distribuição de animais e plantas, uma outra revolução sutil porém não menos significativa foi iniciada por trabalhadores pouco conhecidos, na América do Sul. Gastando muitos anos para organizar enormes massas de dados, trazendo idéias da paleohistória da Europa e da África, colaborando com geólogos sul-americanos, e sempre trabalhando com a biota mais rica e diversificada da Terra, pioneiros como Leon Croizat (1958, 1964; com Nelson & Rosen, 1974; ver bibliografia completa em Nelson, 1973), Kurt Hueck (1966; com Siebert, 1972), Jürgen Haffer (1967, 1969, 1974), Ernst Fittkau (1969), Paulo Vanzolini (1970; com Williams, 1970), e Paul Müller (1972, 1973), teceram fios de evidências múltiplas sobre distribuições de plantas e animais neotropicais e correlacionaram estes com a paleogeografia e paleoclimatologia, para fundamentar um novo

(\*) — Parte V na série, "Padrões Geográficos de Evolução em Lepidópteros Neotropicais", e contribuição nº 22 do Programa de Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Dedicado ao Prof. Dr. Philip M. Sheppard, F.R.S., quem iniciou este programa de pesquisa no INPA em outubro de 1971 e o orientou até seu falecimento, no dia 17 de outubro de 1976.

(\*\*) — Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

modelo de biogeografia continental tropical, baseado em fenômenos geo-históricos e em vicariância.

A fragmentação de biotas antigas e amplamente distribuídas, para formar comunidades isoladas, cujas espécies ou se extinguem ou coevoluem segundo padrões de seleção local, produzindo diferenciações em quase todos os membros das sub-biotas (vicariância no sentido geral), pode ser observada até hoje em algumas regiões e alguns habitats da região neotropical (Brown & Benson, 1977; Benson, com. pessoal). Entretanto, parece que este processo ocorreu em grande escala nas biotas da floresta neotropical, durante o fim do último período glacial, quando esta floresta foi fragmentada por formações mais abertas e de grande extensão. Evidências do estudo de aves (Haffer, 1968, 1969, 1974), lagartos (Vanzolini, 1970), moscas de frutas (Spassky *et al.*, 1971; Winge, 1973), vertebrados de modo geral (Müller, 1972, 1973), árvores de grande porte (Prance, 1973), lepidópteros aposemáticos (Lamas, 1973, 1976a, 1977; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Brown, 1976a, 1976b, 1977), e até ao nome (Meggers & Evans, 1973) da floresta sul-americana, corroboram-se mutuamente para indicar de maneira clara as regiões isoladas, onde biotas silvícolas inteiras evoluíram e se diferenciaram dos seus parentes vicariantes, no passado recente.

Estas regiões têm recebido várias denominações, sendo as mais freqüentemente empregadas as seguintes: *áreas nucleares* ou *centros nucleares de diferenciação*, *centros de evolução (e dispersão)*, e *refúgios (ecológicos, quaternários, glaciais)*. De fato, estas três categorias devem representar conceitos bastante diferentes. Para ajudar a esclarecer um pouco a nomenclatura neste campo de estudo, usarei os termos acima nos seguintes sentidos:

*Centro de evolução* = um fenômeno biológico, uma região onde se verifica um alto índice de endemismo em espécies e raças de plantas e animais, que em geral ocorrem em populações monomórficas (ou, dependendo da espécie, com um mínimo de polimorfismo). São grandes e separados por faixas de largura variável caracterizadas por populações das mesmas espécies, que demonstram um máxi-

mo de polimorfismo, ou mínimo de adaptação ecológica; ou por outras espécies com parâmetros ecológicos diferentes. Dada a polêmica ao redor do termo "centro de origem," não será empregado nestes trabalhos sobre evolução recente em nível de espécie ou subespécie.

*Centro nuclear de diferenciação* = um fenômeno filosófico e (pelo menos no meu uso) propositadamente difuso, que pode ser escolhido mais ou menos à vontade dentro de (ou até adjacente ao) centro de evolução verificado por estudos atuais. Este termo não será mais usado neste trabalho; tem sido empregado por diversos autores em sentido equivalente ao último conceito ou então ao seguinte.

*Refúgio* = um fenômeno climatológico, topográfico, pedológico e histórico, verídico, mas de difícil determinação, representado por uma área restrita dentro de um "centro de evolução." Ele mostra sinais de longa estabilidade do habitat da biota que atualmente caracteriza o centro todo, mas do ponto de vista biológico é um conceito indutivo.

Neste trabalho, serão delineados 50 centros de evolução de biotas neotropicais de floresta, que se supõe ter ligações com refúgios ocorridos no último grande ciclo de clima frio e seco do Quaternário, entre 13.000 e 20.000 anos a.p. (Van Geel & Van der Hammen, 1973). Como indicadores destes centros, serão usados lepidópteros aposemáticos e miméticos, sobre os quais agem pressões seletivas relativamente bem conhecidas (Brown, Sheppard & Turner, 1974; Papageorgis, 1975). Os grupos escolhidos (Heliconiini e Ithomiinae) apresentam a vantagem de serem comuns em toda a região neotropical, muito bem diferenciados, altamente diversificados ecologicamente, e razoavelmente bem estudados taxonomicamente. Isto permite satisfazer aos critérios fundamentais da análise biogeográfica (Haffer, 1974:7): abundância de dados geográficos, biológicos, ecológicos e sistemáticos sobre as espécies a serem analisadas. Obviamente, a inclusão de falsos vicariantes — formas diferenciadas alopátricas, parecidas, mas não monofiléticas — compromete qualquer análise de diferenciação de patrimônios genéticos antigos. De igual forma, espécies para as quais os dados de distribuição geográfica são escassos, não se pres-

tam a uma análise dos padrões de vicariância. Finalmente, se as preferências ecológicas por floresta tropical úmida não forem estabelecidas para uma espécie, não faz sentido analisar sua diferenciação em refúgios desse habitat.

Depois, pela aplicação cuidadosa de critérios independentes, climatológicos, pedológicos, e topográficos, bem como pelas análises de cobertura vegetal, serão sugeridas áreas dentro dos centros de evolução, onde é mais provável que a floresta úmida tenha permanecido de forma mais integrada durante o ciclo de clima frio e seco no fim da última era glacial. Estas áreas devem ter protegido boa parte dos elementos adaptados a floresta, contra a extinção, que terá sido o destino da maioria das populações silvícolas nas regiões interrefugiais. Nestas regiões, a integridade e continuidade das florestas úmidas estavam de tal forma comprometidas (porém em poucos casos inteiramente obliteradas), que tornou inevitável o desaparecimento maciço de organismos adaptados à baixa luz, alta umidade, e temperatura relativamente estável.

Finalmente, levando em conta as observações biológicas, geológicas, e climatológicas, o modelo proposto de refúgios e uma discussão sobre a variação dos parâmetros desse modelo, são apresentadas algumas sugestões sobre maneiras de conservar os patrimônios genéticos diversificados e singulares que se formaram no passado nos refúgios, a fim de que não sejam destruídos antes que sejam conhecidos seu interesse potencial para a ciência, e sua utilidade para o homem.

#### PROPÓSITO

A elegante análise matemática de padrões biogeográficos, ora possível em ilhas (Holloway, 1970, 1973), é bastante mais complicada em áreas continentais (Holloway, 1969, 1974). A dificuldade deve-se, principalmente, à eficiência incompleta dos obstáculos à dispersão das espécies, permitindo ampla mescla de patrimônios genéticos de populações que evoluíram e se diferenciaram durante períodos de maior isolamento no passado. Por outro lado, em regiões continentais, cujo habitat tivesse permanecido relativamente uniforme, os proces-

os biológicos teriam atuado estavelmente, durante milhões de anos, sem as variações inevitáveis em pequenas extensões de terra isoladas por águas ou por grandes áreas de habitats diferentes. Por conseguinte, seria legítimo atribuir um alto grau de importância aos resultados de quaisquer mecanismos ecológicos, que, comprovadamente, tenham operado na evolução das biotas destas áreas (Brown, Sheppard & Turner, 1974; Papageorgis, 1975). E, assim, o reconhecimento de tais áreas é uma questão de importância fundamental para o estudo da ecologia e evolução das biotas continentais e dos seus componentes.

Áreas de tal maneira estáveis no passado deveriam ser reconhecíveis hoje, através de estudos das distribuições e zonas de contato secundário de espécies politípicas ou superespécies, de palinologia e pedologia, e dos padrões climáticos presentes e passados de diferentes regiões. Idealmente, nestes estudos, tanto trabalhos de campo quanto revisões da literatura e de coleções existentes deveriam ser correlacionados entre si numa tentativa de estabelecer as verdadeiras distribuições de formas geograficamente diferenciadas e os graus de miscigenação dessas formas ao longo das zonas de hibridização. As regiões de alto endemismo deveriam, em seguida, ser visitadas, para constatar se seriam de fato áreas de longa estabilidade, ou de clima e solos favoráveis à permanência de mata úmida. Da mesma forma, as regiões de polimorfismo evidente deveriam ser analisadas com cuidado para se determinar sua extensão, composição, complexidade devida a interações múltiplas de genes e outras evidências de pobreza pedológica ou biológica, ou de longa instabilidade de habitat, clima, ou cobertura vegetal.

Nas regiões de baixa e média elevação nos Neotrópicos de hoje, os ambientes de floresta úmida são muito extensos. Mesmo as regiões que apresentam grandes variações sazonais de clima (subtropicais, ou com uma longa seca anual) são freqüentemente cobertas por florestas semideciduídas, ciclicamente verdejantes. Estas florestas, nas épocas frias ou secas, permanecem verdes apenas em lugares protegidos e úmidos, tipicamente próximos a nascentes ou riachos permanentes. Pode-se observar que manchas de floresta permanente agem

como mini-refúgios para as espécies de flora e fauna adaptadas às condições de alta umidade e baixa intensidade de luz. Estas espécies se refugiam nessas áreas (no caso de animais mais móveis) ou continuam em atividade apenas aí (no caso de plantas ou animais mais sedentários) durante as partes mais rigorosas do ano, e se espalham novamente ou voltam a crescer e reproduzir-se durante as épocas mais úmidas ou quentes. Na região de Campinas, São Paulo, as populações que se encontram anualmente ilhadas nesses mini-refúgios tendem a demonstrar uma diferenciação em aspectos de adaptação evolutiva rápida, como preferência de planta de alimentação (para herbívoros) ou conformação de flores a seus polinizadores (para plantas superiores).

Não seria possível imaginar que semelhantes mecanismos de expansão e contração de áreas ocupadas por espécies silvestres tivessem ocorrido em escala muito maior, durante os grandes ciclos climáticos do Quaternário? E, nos longos períodos de seca, não teriam ocorrido extinções em grande escala, das espécies silvícolas, nas regiões mais secas ou isoladas? Concomitantemente, não ocorreriam evolução e diferenciação dessas espécies em populações isoladas, dirigidas por forças seletivas locais, nas regiões mais úmidas, limitadas e amplamente separadas entre si? Estudos recentes na região neotropical indicam que a resposta a todas estas perguntas é positiva.

Muitas foram as sugestões (Pianka, 1966) de diversos autores para explicar a existência de espécies politípicas de animais dentro da floresta neotropical, que hoje é praticamente contínua e inclui poucas barreiras ecológicas evidentes, e para justificar ainda a excepcional riqueza de espécies aparentadas encontradas em áreas pequenas (um paradoxo ecológico de difícil resolução). Longa estabilidade de habitat (Fischer, 1960; Margalef, 1968), aumento de competição (Dobzhansky, 1950), rios e enchentes (Sick, 1967), mosaicos de zonas úmidas e secas no presente (Benson, com. pessoal), exageradas restrições ecológicas de espécies (Klopfer & MacArthur, 1960, 1961; Ricklefs & Cox, 1972; Masters, 1973) acoplado com microdiversidade de habitats (MacArthur, 1964), movimentos orogênicos durante o Ter-

ciário (Emsley, 1965), espigões de habitat diferente entre vales tropicais (Mayr & Pheips, 1967; Janzen, 1967), mistura de subespécies seguida por isolamentos aleatórios (Sevastopoulo, 1974), e desiocamente mimético ou competitivo (seleção em modelos para divergência dos mimicos) (Vane-Wright, Ackery & Smiles, 1975), são algumas hipóteses aventadas, tanto no geral como no caso específico de lepidópteros tropicais, para tentar justificar o alto grau de heterogeneidade da flora e da fauna nesta floresta. Embora cada um destes mecanismos pudesse ser admitido em certos casos individuais, apenas uma explicação tem-se mostrado válida para uma larga gama de espécies, famílias, ordens e filos de animais e também para plantas da floresta: o modelo de refúgios climáticos durante o Quaternário.

A extensão deste modelo para os lepidópteros da floresta neotropical, com sua aplicação a um número grande de espécies de diversos hábitos ecológicos, é o assunto desta série de trabalhos. A análise de uma grande diversidade de espécies permitiu a sugestão de um número médio de refúgios, provavelmente maior do que realmente existiu em alguns casos, menor em outros, mas certamente próximo ao número médio que deve ter operado na maioria dos complexos que sofreram fragmentação e diferenciação nesses refúgios (Brown, 1976a, 1976b). A partir desta sugestão, surgiram previsões de existência de centros de evolução não suspeitados por outros autores, alguns dos quais já foram percorridos e confirmados.

Aqui serão apresentados, em aditamento aos dados já publicados sobre a tribo Heliconiini (Brown & Mielke, 1972; Brown & Holzinger, 1973; Brown & Benson, 1974, 1975a, 1975b, 1977; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Brown, 1973, 1976a, 1976c), informações sobre a evolução e diferenciação de membros de um outro grupo grande e relativamente bem estudado de borboletas das florestas neotropicais, os Ithomiinae. O conjunto de dados, resultantes, inclusive, de muitos trabalhos recentes de campo, abrange 162 espécies e 905 formas diferenciadas de borboletas. Será aqui utilizado para sugerir a presença, localização e atuação recente de pelo menos 50 centros de evolução e 38 refúgios de floresta tropical, significativos

e bem definidos, nas Américas do Sul e Central. Estes refúgios, aparentemente, provocaram fragmentação de velhas espécies silvícolas, amplamente distribuídas (como hoje) nas florestas neotropicais, e resultaram em populações isoladas, que se diferenciaram para formar subespécies ou até novas espécies. Estas formas diferenciadas, subseqüentemente, se espalharam em tempos mais recentes, reencontraram-se em áreas novamente ocupadas por florestas e entrosaram-se com (ou raramente sem) a desintegração de eventuais barreiras reprodutivas; e, ocasionalmente, anularam as diferenças entre si por toda a extensão de suas respectivas distribuições — isto na dependência do grau de diferenciação e isolamento e da mobilidade das respectivas formas.

Entre os lepidópteros da floresta neotropical, os Heliconiini e Ithomiinae são escolhas óbvias, certamente as melhores hoje disponíveis para a análise de refúgios. É significativo que, exatamente nestes dois grupos (Fox, 1949; Turner, 1965) já tenha sido sugerida há muitos anos a atuação de refúgios florestais Quaternários na diferenciação de animais neotropicais. Sua taxonomia e biologia são relativamente bem estudadas (em se tratando de invertebrados neotropicais). As borboletas são comuns e têm ampla distribuição. Isto fornece uma quantidade adequada de dados, tanto antigos como novos, na maioria das espécies e formas, o que facilita uma análise biogeográfica sem ambigüidades excessivas. Sua diversidade permite a utilização de dados coletados em todas as partes dos Neotrópicos, para muitas centenas de formas, e dá um alto nível de confiança na correlação estatística com os refúgios propostos. A maioria das espécies está restrita às florestas tropicais ou subtropicais. As espécies dos dois grupos associam-se entre si e com outros grupos de lepidópteros, sejam eles palatáveis ou protegidos contra predação por gosto desagradável. Assim, formam complexos miméticos (três a seis em cada região: Papageorgis, 1975), que demonstram um padrão de cor relativamente uniforme, indicador de seleção convergente, provavelmente exercida por predadores vertebrados e outros fatores ambientais preponderantes. Esta seleção mimética, ao produzir

convergência em adaptações facilmente observáveis (cor, desenho, e comportamento durante o vôo) numa série de famílias, pode ser encarada como um processo ecológico fundamental. A significação deste processo acrescenta um elemento de projeção eco-evolutiva ao padrão dos refúgios derivado dessa análise.

A genética de hibridização secundária (entre raças) é bem estudada em algumas espécies de Heliconiini (Turner & Crane, 1962; Sheppard, 1963; Emsley, 1964; Turner, 1968, 1971, 1972a; Brown & Benson, 1974; Sheppard, Turner, Brown & Benson, 1977). Suas distribuições são razoavelmente bem conhecidas e a sistemática do grupo tem sido bem esclarecida nos últimos anos (Emsley, 1963, 1964, 1965; Turner, 1966, 1967, 1968; Brown & Mielke, 1972; Brown & Benson, 1974, 1975a, 1975b; Brown, 1976a, 1976c; Brown & Fernández Yezpez, 1977). Estas borboletas demonstram padrões claros de diferenciação geográfica, com formação de espécies politípicas e grupos de semi-espécies, nas florestas neotropicais desde a parte central do México até o norte da Argentina. O único gênero não neotropical da tribo, *Cethosia*, demonstra diferenciação similarmente acentuada em ilhas e outros habitats isolados, desde a Índia até a Austrália. As espécies de Heliconiini, freqüentemente, apresentam mobilidade reduzida e comportamento de limitação de área ocupada por cada indivíduo (Turner, 1972b; Ehrlich & Gilbert, 1973; Brown & Benson, 1977 e observações não publicadas), que ajudam a preservar padrões de diferenciação de uma época anterior, quando existiu um isolamento mais efetivo.

Os Ithomiinae da floresta neotropical apresentam claramente esta última propriedade (limitação de área ocupada), e possuem exigências ecológicas muito mais estritas que as dos Heliconiini. Entretanto, a mobilidade da maioria das formas mais coloridas é apreciável (Gilbert, 1969; Brown & Vasconcellos Neto, 1976), e faz com que o padrão global de nitidez de diferenciação aproxime-se ao dos Heliconiini. O único gênero não neotropical na subfamília, *Tellervo*, apresenta padrões semelhantes de preferências ecológicas e diferenciação, na sub-região Papuana. A pesquisa biológica dos Ithomiinae encontra-se num estágio muito mais preliminar que nos Heliconiini e somente

a metade da subfamília já foi revisada taxonomicamente (felizmente, esta metade inclui a maioria das formas mais coloridas e de preferência para clima quente). Assim, os aspectos sistemáticos deste grupo são mais difíceis; são abordados, em parte, neste trabalho.

#### MATERIAIS E MÉTODOS

Durante os anos de 1964 a 1976 novas informações foram obtidas, na maioria dos casos pelo autor, sobre distribuições geográficas, diferenciações (principalmente de cores e padrões de asas, também, quando possível, de comportamento, baseado em populações, ou mais raramente em indivíduos; freqüentemente também dados sobre morfologia, estágios juvenis e genética), e preferências ecológicas e altitudinais de Heliconiini e Ithomiinae neotropicais e sobre condições ecológicas (especialmente solos, clima, topografia e cobertura vegetal), nas seguintes áreas (ênfase especial em regiões assinaladas com asterisco, visitadas pelo autor):

**Brasil:** Amapá, Pará\*, Roraima\*, Amazonas\*, Acre, Rondônia\*, Mato Grosso\*, Goiás\*, Distrito Federal\*, Maranhão e outros Estados da região nordeste, especialmente Pernambuco\* e Bahia\*, Espírito Santo\*, Minas Gerais\*, a região sudeste do país\*, e o sul do país; **Argentina, Uruguai, e Paraguai;** **Bolívia:** Santa Cruz\*, Cochabamba, e Yungas de La Paz\*, **Peru:** Junín (Chanchamayo)\*, Cajamarca (Alto Río Marañón)\*, San Martín (Tarapoto)\*, Loreto (Iquitos)\*, sul de Loreto (Pucallpa), Huánuco (Tingo Maria, Rio Pachitea), Cuzco, Madre de Diós e Puno; **Equador:** Pichincha\*, Tungurahua\*, Napo e Pastaza\*, e outras regiões do oriente, ocidente e sul; **Colômbia:** Chocó\*, Caldas\*, Valle\*, Huila\*, Caquetá\*, Meta\*, Cundinamarca\*, e diversas partes do norte, vales do Cauca e Magdalena, Nariño, e oriente; **Venezuela:** Distrito Federal\*, Miranda\*, Aragua\*, Lara\*, Carabobo\*, Mérida\*, Barinas\*, Cojedes\*, Táchira\*, Apure\*, Zulia\*, e muitas partes de Sucre, Monagas, Delta Amacuro, Bolívar, Amazonas, Trujillo, Yaracuy, Portuguesa, e Falcón; **Trinidad** (norte e sul)\*; **República da Guiana\***; **Suriname;** **Guiana Francesa;** **Panamá:** partes central e leste\*, Chiriquí e Darién; **Costa Rica;** e a parte mais ao norte da América Central.

Essas viagens resultaram em fotografias aéreas de topografia e vegetação, observações adequadas de condições ecológicas em muitas partes dos Neotrópicos, e aproximadamente 200.000 dados distribucionais recentes para Heliconiini e Ithomiinae. Fora isto, foi examinado e catalogado um total de mais ou menos 500.000 exemplares desses grupos em quase todas as principais coleções públicas e particulares, especialmente do British Museum (Natural History) (Londres), do Museu Nacional (Rio de Janeiro), do American Museum of Natural History (Nova Iorque), do Allyn Museum of Entomology (Sarasota, Flórida), da Facultad de Agronomía (Maracay, Venezuela), do Instituto Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro), do Museu de Zoologia da USP (São Paulo), do Museu Javier Prado da UNMSM (Lima), e do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (Curitiba); e as coleções de Romualdo Ferreira d'Almeida (agora depositada na coleção precedente), Gordon B. Small (Panamá), Ernesto W. Schmidt-Mumm (Bogotá), Woodruff W. Benson (Campinas; de Costa Rica, Guiana Francesa e Brasil), Heinz Ebert (Rio Claro, São Paulo), Koroku Negishi (Caracas; agora Kanazawa, Japão), e do autor, adquirido por trocas e nas viagens mencionadas acima.

Dados adicionais (geralmente parciais, mas bastante úteis) foram recebidos sobre as coleções do Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), do Zoologische Museum an der Humboldt-Universität (Berlim), da Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates (Munique), do Naturhistorisches Museum (Viena), e da coleção de H. e R. Holzinger (Viena), entre outras.

Outros dados de distribuição (elevando o total a quase um milhão) foram colhidos da literatura abundante sobre estes dois grupos de borboletas, utilizando-se apenas quando referentes a formas bem caracterizadas e sem ambiguidades. Uma lista de mais de 60 trabalhos e monografias utilizados pode ser obtido com o autor.

Em todos os casos de contradição aparente entre dados de campo recentes e dados mais antigos de museus ou da literatura, atribuiu-se maior credibilidade aos primeiros. Em alguns casos, porém, dados aparentemente duvidosos

em etiquetas de museus foram confirmados e representaram ocorrências acidentais ou resurgimentos casuais de genes ancestrais. Em número muito reduzido de casos, dados muito estranhos e inesperados de museus foram verificados, posteriormente, em populações naturais e indicaram que a simples eliminação de dados surpreendentes não é a melhor forma de proceder.

Todos os dados que foram julgados errados ou duvidosos, por estarem em conflito com informações mais recentes, foram excluídos da análise final.

A Figura 1 representa a soma de informações geográficas obtidas por estes métodos variados (viagens de campo, exame de coleções, e dados da literatura, dando um total de 2.832 localidades na região neotropical). Lacunas importantes ainda existem na Nicarágua, leste da Colômbia e norte do Peru, no sul do Peru e oeste do Amazonas, Brasil; na fronteira Brasil/Bolívia, no Paraguai e noroeste da Argentina, onde poderiam aparecer algumas surpresas. A maior parte da região neotropical, porém, já foi adequadamente coberta e conhecida.

A análise sistemática de centenas de milhares de dados individuais, sobre distribuição de entidades diferenciadas, foi feita por meio de cartões perfurados nas margens, em que se registraram todos os dados para cada forma, com as localidades organizadas por país. Formas diferenciadas, que possuíam o nível de pelo menos subespécie fraca (ver Brown 1976b e 1976c), constituíram as principais divisões sistemáticas nos cartões. Quando a subespécie analisada parecia não ter nome taxonômico, recebeu denominação provisória no cartão, enquanto aguardava descrição formal posterior (muitas destas já foram descritas por mim e por outros, durante o desenvolvimento deste trabalho). Formas intermediárias, que representavam misturas de patrimônios genéticos em zonas de hibridização, foram mantidas à parte e designadas por nomes, quando existentes, ou pelos nomes das supostas populações contribuintes.

Neste processo, foram enfrentados três problemas taxonômicos sérios, que procurei resolver por processos biosistemáticos e objetivos, visando à eficiência do trabalho a ser

desenvolvido. O primeiro problema foi a definição de subespécies geográficas em espécies politípicas continentais; sua solução foi exposta em Brown (1976a). Esta solução, mesmo se não inteiramente aceita por alguns sistematas mais tradicionais, está de acordo com conceitos modernos de genética de populações e de evolução orgânica, e também com os conceitos amplamente aceitos de Mayr (1969: 41-43, 188-197; 1970: 210-211).

O segundo problema — de como tratar organismos polimórficos em grandes áreas — não foi tão simples de resolver. Pela teoria de mimetismo Müllleriano (Fisher, 1927; Sheppard, 1958), os componentes dos anéis miméticos, que apresentarem gosto desagradável, devem ser monomórficos em qualquer sítio, a não ser em regiões de polimorfismo transitório ou em faixas estreitas de hibridização secundária. Muitos Heliconiini e Ithomiinae miméticos, porém, demonstram polimorfismo em grandes extensões das suas distribuições (Brown & Benson, 1974), apesar de, certamente, estarem protegidos contra predação pelo seu gosto ruim, sendo assim classificáveis como mímicos Mülllerianos. Muitas dessas espécies têm distribuição mais fragmentada, e são menos abundantes que outras espécies simpátricas e monomórficas. Nestes casos, o fenômeno parece depender de grandes e imprevisíveis flutuações temporais e espaciais nas populações dessas espécies monomórficas, consideradas como modelos primários. Outras formas são abundantes e, geralmente, muito móveis; quanto a estas, foi sugerido (Brown & Benson, 1974) que escapam da seleção unidirecional local pela imigração maciça e saciação periódica dos predadores.

O problema foi tratado sistematicamente em Brown (1976b, 1976c) por análise percentual de populações, e criação de uma categoria de "subespécie fraca" para casos especiais.

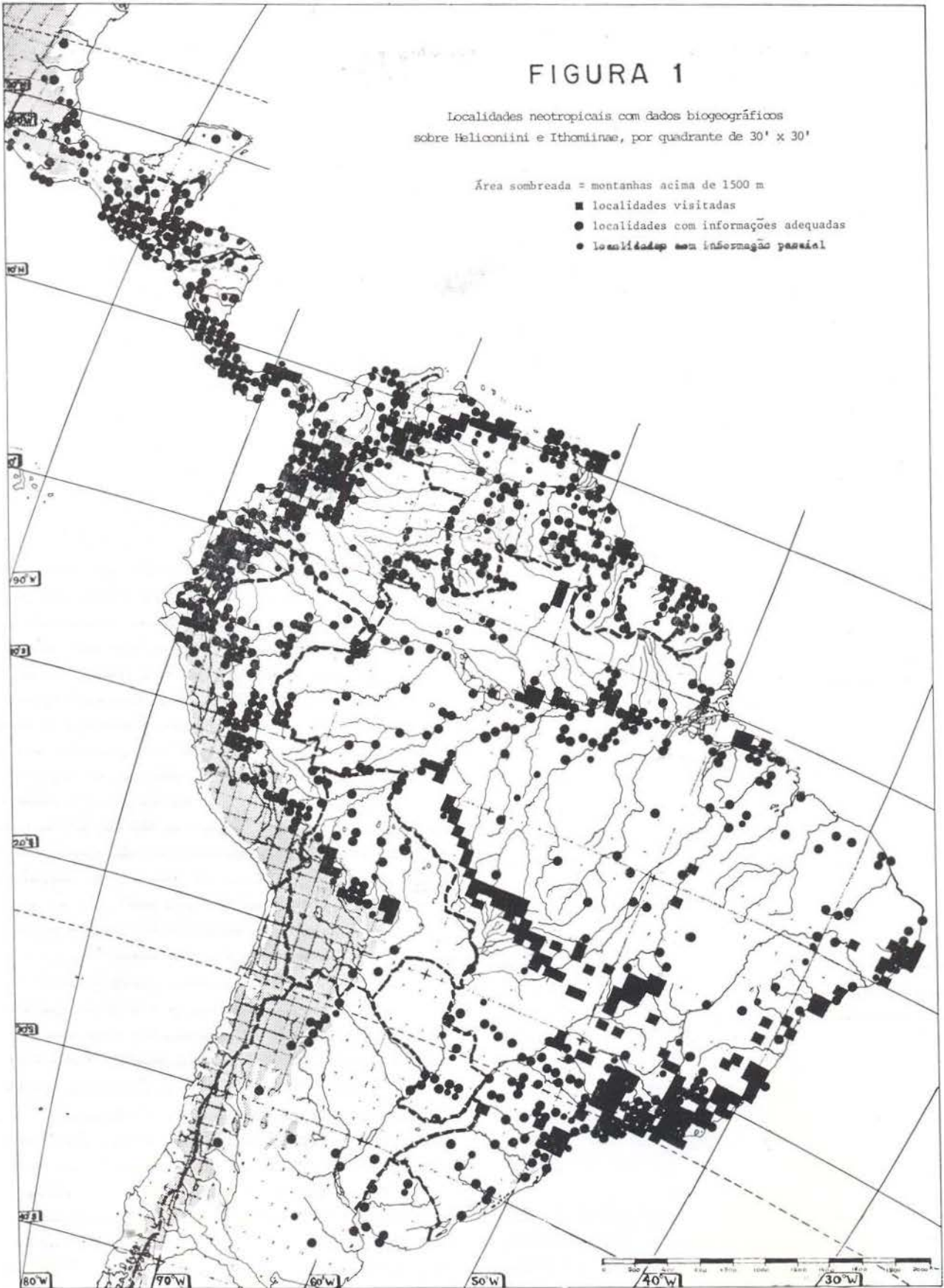
O terceiro problema — o da associação filética de formas alopátricas (necessária para análise de vicariância em biogeografia; Ball, 1976) — foi resolvido em muitos casos durante o curso deste estudo, pela descoberta de populações hibridizadas ou intergradações (em alguns casos), ou de áreas de simpatria sem cruzamento (em outros). Dados adicionais foram obtidos através de observações de com-

# FIGURA 1

Localidades neotropicais com dados biogeográficos  
sobre Heliconiini e Ithomiinae, por quadrante de 30' x 30'

Área sombreada = montanhas acima de 1500 m

- localidades visitadas
- localidades com informações adequadas
- localidades com informação parcial





portamento no campo e no insetário (especialmente de machos de uma forma perante fêmeas virgens de outra), de estudos genéticos, e de estudos de morfologia externa e interna (que apesar de muito variável em alguns casos, geralmente serviu para definir superespécies ou grupos de espécies relacionadas). Padrões de cor foram analisados por unidades de células nas asas, dando mais ênfase a caracteres menos aparentes, não afetados por seleção mimética. Os critérios basearam-se, em grande parte, nos caminhos abertos por Emsley (1963, 1964, 1965), Forbes (1924, 1927, 1948), e Fox (1940, 1956, 1960, 1967). Em casos de conflito entre dados biossistemáticos (comportamento, genética, biogeografia, hibridização) e morfológicos, foi dada prioridade aos primeiros, a não ser que as diferenças morfológicas fossem exageradas.

Os métodos de trabalho de campo e insetário já foram publicados (Brown, 1972a; Brown & Benson, 1974); consistem basicamente, em observação intensiva, coleta de adultos e estágios juvenis vivos, e criação destes até adultos. Estudos com dissecação ou outros trabalhos morfológicos, freqüentemente realizados após exame externo de exemplares de museu, seguiram métodos universalmente conhecidos.

Com todos os dados em mão, nos respectivos cartões, e com as formas diferenciadas, que deveriam ser monofiléticas, corretamente associadas (às vezes com reorganizações de sistemas taxonômicos anteriores, discutidas mais adiante), foi confeccionada uma lista completa das localidades representadas, por país e por subdivisão (estado, distrito, província, departamento etc.). Cada localidade foi fixada com a máxima precisão possível. Para isso, foram usados mapas velhos e novos, conhecimentos pessoais, cartas de navegação aérea, "gazetteers" (F. M. Brown, 1941; Lamas M., 1976b), e discussões com residentes locais, e sua posição geográfica foi anotada com coordenadas exatas ou aproximadas, conforme a informação disponível.

Após esta primeira etapa, as localidades em cada quadrante (30' x 30' de latitude e longitude; Vanzolini & Papávero, 1968; Fox & Real, 1971), foram agrupadas, para representar um único símbolo nos mapas-padrões, divididos igualmente em quadrantes (Fig. 1). Esta uni-

dade de área (mais ou menos 50 x 50 Km.) seria grande demais para representar o fluxo médio de genes em algumas espécies sedentárias como *Heliconius erato* (Turner, 1972b), pequena para representá-lo em outras espécies móveis como *Hypothyris euclea* (veja Fig. 32), e adequada para uma boa parte das espécies tratadas, como *Heliconius melpomene* ou *Melinaea ethra* (veja Fig. 17).

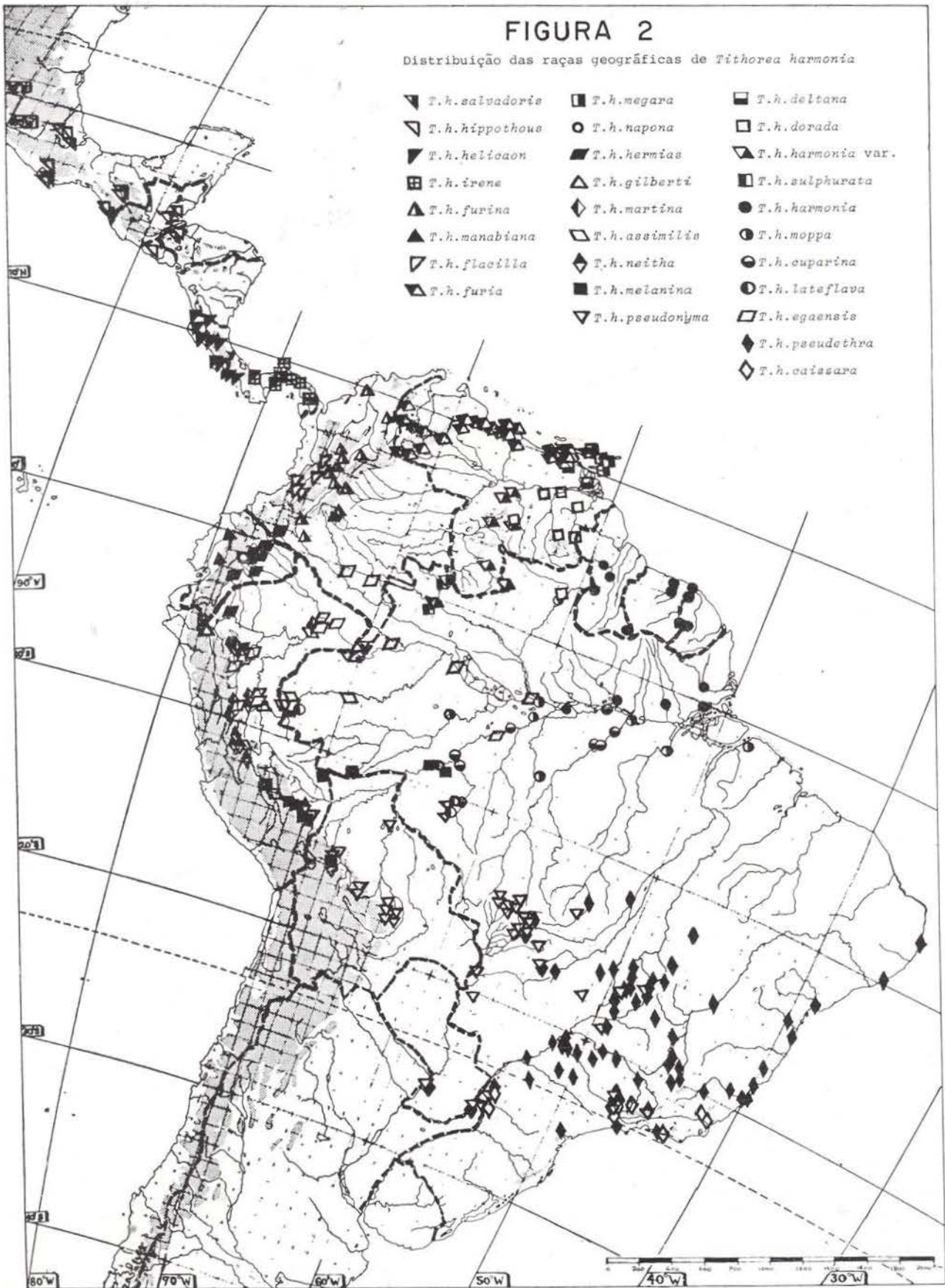
Os mapas de cada espécie ou grupo de espécies foram preparados a partir de um mapa-mudo confeccionado e impresso especialmente para este trabalho, o qual inclui toda a extensão da América tropical, dentro da qual as espécies analisadas (Heliconiini e Ithomiinae) se encontram regularmente, exceto o oeste de México, as Antilhas (onde a diferenciação nas ilhas está presente e esperada), e o sudeste e oeste dos Estados Unidos. Todas as regiões ou picos principais acima de 1500 m, que representariam barreiras efetivas a muitas espécies tropicais, foram delineados no mapa-mudo-padrão por um sombreamento. O mapa foi baseado inicialmente no mapa-mudo do IBGE da América Latina (1967). As fronteiras dos países e os cursos dos rios, em alguns casos equivocados nesse mapa, foram corrigidos, e outros rios principais, montanhas e partes da América Central foram acrescentados, baseados no Atlas Mirador Internacional (ed. Guimarães, 1975). Correções finais, inclusive das posições de algumas serras e rios e das ilhas de Trinidad e Tobago, foram feitas com base em conhecimentos pessoais, mapas detalhados de cada país, e cartas de navegação aérea.

Finalmente, foram lançados em cada mapa todos os dados dos cartões perfurados correspondentes a uma espécie politípica ou grupo de espécies relacionadas, ou conjunto de espécies alopatricas. Usaram-se símbolos padronizados para cada centro de evolução e símbolos sobrepostos para zonas de transição. A lista completa de localidades e os mapas das espécies constam de um outro trabalho em preparação; alguns mapas, porém, são apresentados aqui (veja Figuras 2 a 7).

Mesmo antes da confecção destes mapas exatos, foram nascendo idéias sobre prováveis centros de evolução e refúgios. Nas viagens de 1972-1976, foi adquirida experiência direta

## FIGURA 2

Distribuição das raças geográficas de *Tithorea harmonia*



### FIGURA 3

Distribuição das raças geográficas de *Melinaea ethra*



# FIGURA 4

Distribuição das raças geográficas de

*Mechanitis menapis*

*Mechanitis mazaesus*

- |                            |                             |                           |
|----------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| ▽ <i>M.me.saturata</i>     | ▤ <i>M.ma.messenoides</i>   | □ <i>M.ma.bipuncta</i>    |
| ▣ <i>M.me.ssp.nov.</i>     | ▼ <i>M.ma.fallax</i>        | ● <i>M.ma.pannifera</i>   |
| ▲ <i>M.me.menapis</i>      | ▥ <i>M.ma.visenda A</i>     | ● <i>M.ma.visenda B</i>   |
| ▤ <i>M.me.caribensis A</i> | ⬠ <i>M.ma.deceptus</i>      | ● <i>M.ma.lanei</i>       |
| ▲ <i>M.me.mantineus</i>    | ▤ <i>M.ma.mazaesus</i>      | ● <i>M.ma.visenda C</i>   |
| ▽ <i>M.me.oceasiva</i>     | ■ <i>M.ma.nigroapicalis</i> | ● <i>M.ma.pothetoides</i> |
| ▤ <i>M.me.caribensis B</i> | ▽ <i>M.ma.ballucatus</i>    | ▤ <i>M.ma.elavata</i>     |
|                            | ▣ <i>M.ma.beëbei</i>        | ▣ <i>M.ma.egaensis</i>    |
|                            |                             | ▤ <i>M.ma.lucifera</i>    |



e suficiente para ser utilizada neste trabalho, em 31 dessas áreas fundamentais, e em zonas de transição que indicavam limites para essas e mais outras cinco. Duas ilhas de evolução recente na Bacia Amazônica (Marajó e Tapará) e muitas ilhas no Brasil central também foram visitadas.

A partir destas visitas, das informações obtidas de mapas climáticos e de vegetação, das fotografias aéreas e vôos de reconhecimento, e ainda das informações detalhadas recebidas de colegas sobre todas as áreas centrais e periféricas de refúgios não visitados, foram compostos mapas pormenorizados dos refúgios e ilhas, também apresentados por completo no trabalho em preparação.

Finalmente, a situação de preservação de cada refúgio foi averiguada, a partir de informações pessoais ou recebidas de colegas, sobre utilização agropecuária, parques e reservas florestais, ou outros tipos de reservas existentes nas respectivas áreas.

## RESULTADOS

### SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO NOS HELICONIINI

A nova ordem sistemática dos Heliconiini, que parece satisfazer à organização filogenética necessária para análise dos resultados de vacariância, já consta de publicações anteriores (Brown, 1976a, 1976c; Benson, Brown & Gilbert, 1976). Uma certa circularidade, que foi inevitável no seu desenvolvimento, sugere que importantes modificações poderiam ainda surgir na sua estrutura, mas até agora tem resistido às provas a que foi exposta em diversos campos. Além disto, esta classificação tem sido sustentada pela confirmação de várias previsões sobre áreas nas quais esperava encontrar formas novas ou populações polimórficas relacionadas com raças conhecidas na tribo.

### SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO NOS ITHOMIINAE

O desenvolvimento de análise semelhante dos Ithomiinae foi bastante dificultado pelo tamanho maior desse grupo (talvez 300 espécies) e pela grande escassez de trabalhos biológicos referentes à subfamília. Até agora,

não apareceram mais de duas dúzias de publicações sobre a biologia e bionomia destes insetos, a maioria delas restrita a uma só espécie (D'Almeida, 1922, 1938, 1944; Collenette & Talbot, 1928; Gilbert, 1969; Brown & D'Almeida, 1970; Lamas, 1973; Young, 1972, 1973, 1974a, 1974b, 1974c; Negishi, 1971; Brown & Benson, 1974; Edgar, Cuivenor & Pliske, 1974, 1976; Pliske, 1975a, 1975b, 1975c; Brown, 1975, 1977; Brown & Vasconcellos Neto, 1976), as quais deixam ainda grandes lacunas na compreensão da sua evolução e dos seus parâmetros ecológicos. Os trabalhos taxonômicos de Forbes (1924, 1927, 1948), D'Almeida (ver bibliografia completa em F. M. Brown, 1975), e Fox (1940, 1956, 1960, 1965, 1967, 1968; Fox & Real, 1971) servem bem para demonstrar a complexidade e as dificuldades da sistemática da subfamília; os trabalhos citados não são coerentes nem entre si nem com as realidades observáveis no campo.

Uma tentativa para aproveitar os Ithomiinae para expandir a análise de centros de evolução era necessária, pois os membros mais tropicais dessa subfamília demonstram uma diferenciação bem marcada entre diferentes localidades nas florestas da região neotropical. Assim, foi iniciado um amplo programa de revisão sistemática e estudo ecológico dos membros dos gêneros, sejam miméticos ou transparentes, característicos de regiões mais quentes nos Neotrópicos (muitas espécies se encontram principalmente em regiões subtropicais ou até mesmo temperadas, nos Andes). Este programa ainda está nas suas fases preliminares, mas a parte da subfamília, revisada por Fox, foi já revista e, em grande parte, estudada no campo. Os resultados de uma parte desta revisão [os gêneros *Melinaea* e *Mechanitis*, já sugeridas como principais agentes na formação e manutenção dos complexos miméticos em refúgios neotropicais (Kaye, 1907; Brown & Benson, 1974)] já se encontram no prelo (Brown, 1977). Um resumo desta parte, e pormenores das revisões dos outros grupos (inclusive descrição de novas espécies e subespécies, fotografias de distribuições, uma indicação das formas associadas aos refúgios, e comentários sobre aspectos biológicos e ecológicos de todos os gêneros da subfamília) encontra-se no Apêndice.

# FIGURA 5

Distribuição das raças geográficas de

*Napeogenes tolosa*

▽ *N. t. tolosa*

▼ *N. t. amara*

▣ *N. t. ssp. nov.*

▽ *N. t. diaphanosa*

▲ *N. t. decora*

▽ *N. t. crispina*

▲ *N. t. ?larina*

*Napeogenes xanthone*

◆ *N. x. xanthone*

◇ *N. x. ganetta*

*Hypothyris vallonina*

● *H. v. glycon*

● *H. v. vallonina*

*Hypothyris fluonia*

▣ *H. f. ssp. nov.*

▼ *H. f. roseni*

▣ *H. f. berna*

◆ *H. f. semifulva*

▽ *H. f. pardalina*

▣ *H. f. seminigra*

▽ *H. f. viola*

● *H. f. hygia*

● *H. f. manaos*

● *H. f. iberina*

▣ *H. f. flavigera*

▣ *H. f. fluonia*

▣ *H. f. fulvifascia*

◆ *H. f. violantilla*



# FIGURA 6

Distribuição das raças geográficas de

*Napeogenes peridia*

- ▼ *N.p. hemistiota*
- ▣ *N.p. hemimelaena*
- ▲ *N.p. peridia*
- ▼ *N.p. hoppi*

*Hypothyris catilla*

- ▽ *H.c. catilla*
- ▲ *H.c. ssp. nov.*
- ⊙ *H.c. michaelisi*
- *H.c. ssp. nov.*
- *H.c. ssp. nov.*
- *H.c. ignovata*
- *H.c. ninyas*
- ◆ *H.c. daetina*

*Hypothyris fulminans*

- ▼ *H.f. fulminans*
- *H.f. satura*
- ▣ *H.f. aemilia*
- ▤ *H.f. angelina*
- *H.f. ssp. nov.*
- ▣ *H.f. soror*

NOTE: a integridade desta espécie é altamente duvidosa

*Hypothyris pellucida*

- *H.p. pellucida*
- *H.p. vallina (= colophonina)*
- ▽ *H.p. colosseros*



Depois de efetuados os estudos sistemáticos e biológicos dos Ithomiinae, os dados de distribuição para cada espécie politípica ou grupo de espécies alopátricas foram transferidos aos mapas-padrões. Vários desses mapas já foram publicados, para os Heliconiini (Brown & Holzinger, 1973; Brown & Benson, 1975a, 1975b; Brown, 1976b). Como amostra dos padrões verificados para os Ithomiinae, incluem-se aqui seis mapas, que representam:

- Figura 2: *Tithorea harmonia* (para ilustrações das subespécies, veja Figs. 23 a 26);  
 Figura 3: *Melinaea ethra* (veja Figura 17 e BROWN, 1977);  
 Figura 4: *Mechanitis menapis* e *M. mazaesus*;  
 Figura 5: *Napeogenes (cyrianassa?) xanthone* (veja Brown, 1975) *N. tolosa* (raças da região noroeste), e *Hypothyris fluonia* e *valtonia*;  
 Figura 6: *Napeogenes peridia* e *Hypothyris pellucida*, *H. catilla*, e *H. fulminans*; e  
 Figura 7: *Hypothyris ninonia* e *Hyalyris coeno* e *excelsa*.

Fazendo uma sobreposição dos seis mapas (Figs. 2-7), segundo métodos clássicos de projeção em biogeografia (De Lattin, 1957; Müller, 1973), verifica-se a existência potencial de nada menos que 45 centros de evolução para estes organismos neotropicais. Com relação aos 42 refúgios e ilhas identificados para os Heliconiini (Brown, 1976a, 1976b), faltam, nos 45 centros vistos nesses Ithomiinae, três das ilhas (Tobago, Marajó, e Tapará), com nenhum Ithomiíneo endêmico conhecido até hoje. Há indícios, porém, da operação de dois centros em cada das áreas designadas Sucre/Trinidad e Manaus/Guiana, operação de três na área chamada Guatemala, e existência de um centro em médias altitudes nos Andes, desde o Equador até o norte da Bolívia, e outro no extremo nordeste do Brasil (também mencionados em Brown, 1976b). Para generalizar a análise de projeção e desenvolver um mapa, que representasse todos os importantes centros

de evolução na região neotropical, foram acrescentados todos os Heliconiini e Ithomiinae estudados desde o início deste projeto, as quais constituem um total de 162 espécies (revisadas) e 905 formas diferenciadas. Depois, foram considerados apenas centros que produziram diferenciação num mínimo de oito espécies (até o máximo de 45) nos dois grupos; outros centros de menos importância foram fundidos com os centros mais próximos, ou considerados como casos especiais (como algumas ilhas modernas, que sempre têm menor número de espécies endêmicas que os centros de evolução continentais, sugerindo evolução mais recente). O resultado final é representado na Figura 8, que indica 50 regiões de marcado endemismo de organismos da floresta neotropical, consideradas da maneira mais ampla justificável, separadas por faixas de alto polimorfismo e zonas de contato secundário entre raças diferentes.

A determinação dos centros de evolução, fenômenos essencialmente empíricos e biológicos, poderia ser feita com relativa facilidade com o uso de qualquer outro grupo de organismos neotropicais relativamente grande, bem conhecido e bem diferenciado nas florestas. De fato, tenho feito análises semelhantes para outros grupos de lepidópteros [especialmente *Morpho*, *Phyciodes* (Nymphalinae), *Callicore*, *Charaxinae*, e *Battus* e *Parides* (Papilionidae)]. Todos indicam, em seus caracteres taxonômicos, pressões seletivas bem diversas das verificadas nos Heliconiini e Ithomiinae. Também foram examinados alguns grupos de plantas, especialmente as Passifloraceae. Os resultados são substancialmente idênticos aos apresentados na Figura 8, com indicação de poucos centros adicionais, e com poucos dos 50 centros ilustrados sem aparecer nos outros grupos. Análises correspondentes de vários grupos de vertebrados (Vanzolini, 1970; Müller, 1972) e de árvores grandes de floresta (Prance, 1973) deram resultados também concordantes; neste último caso, as conclusões foram apresentadas como refúgios e não como centros de evolução, mas sem os estudos climatológicos e geológicos necessários segundo as definições adotadas na introdução do presente trabalho. Haffer (1967, 1969, 1974), um geólogo profissional, usou uma abordagem in-





versa: partindo de dados geológicos e climatológicos, sugeriu onde deverá haver refúgios, e em seguida confirmou-os com padrões de distribuições de aves. Primeiro inferiu as regiões prováveis de comunidades estáveis, para depois delinear as áreas de endemismo e zonas de contato secundário.

As duas maneiras de trabalhar são válidas, mas a determinação dedutiva de regiões de endemismo atualmente é mais fácil do que a determinação indutiva de refúgios de longa estabilidade; há poucas partes da Amazônia ou vales andinos que ainda permanecem inacessíveis e pouco estudados por botânicos e zoólogos nos últimos dez anos. Já que as regiões de endemismo ou centros de evolução são fenômenos verificáveis por estudos contemporâneos, sendo de grande extensão e separados por regiões de contato secundário também identificáveis, é mais razoável reconhecê-los em primeiro lugar. Depois, com estudos aprimorados de geologia e climatologia, poder-se-ia chegar a um modelo de refúgios, uma hipótese sobre estes fenômenos do passado distante, que só podem ser inferidos através de evidências secundárias escassas, ainda remanescentes no presente.

#### CONDIÇÕES DE LOCALIZAÇÃO DOS REFÚGIOS

**Clima:** Haffer (1969) usou padrões atuais de clima para inferir regiões mais prováveis de refúgios no passado, e apresentou um mapa de isoietas em apoio à formulação de áreas de floresta estável. Embora possa se admitir a validade aproximada desta suposição, tem-se comprovado que o clima global de 18.000 anos atrás era muito diferente do atual (Gates, 1976). De fato, estas diferenças de padrões climáticos foram a principal causa da formação dos refúgios, e modelos demonstram que as modificações foram qualitativas, não apenas quantitativas, mesmo nas regiões tropicais.

Assim, mesmo com os excelentes mapas disponíveis hoje que mostram cobertura de nuvens (Miller & Feddes, 1971), não é possível extrapolar o clima atual para inferir o predo-

minante no período dos refúgios. Assim, a colocação de um suposto refúgio no lado do vale que hoje recebe ventos mais úmidos, é apenas uma suposição, razoável mas dificilmente comprovável. Evidências melhores, felizmente, estão conservadas nas características pedológicas das regiões.

Em termos gerais, já é possível fixar com razoável certeza a época mais recente de operação significativa dos refúgios florestais na região neotropical. Diversos trabalhos (Ab' Saber, 1958; Damuth & Fairbridge, 1970; Bigarella, 1971; Van Geel & Van der Hammen, 1973; Gates, 1976) apontam a existência de um longo período de clima frio e seco, que afetou as regiões neotropicais, entre 13.000 e 20.000 anos a.p. Este período foi a etapa final e mais rigorosa da última grande "era glacial", que começou 100.000 anos ou mais a.p. Na maioria dos lepidópteros neotropicais, 7.000 anos, a temperatura média de 20°, representaria 40.000 a 60.000 gerações, tempo que deveria ser suficiente para o aparecimento de muitas mutações adaptativas (ou para seleção de genes já presentes porém raros ou encobertos por epistasia) nas populações relativamente isoladas nos refúgios florestais. Os períodos frios e secos ainda mais recentes (9.500-11.000 anos a.p., "El Abra" — Van Geel & Van der Hammen, 1973 — e 2.800-3.500 anos a.p. — Bigarella, 1971) não teriam duração suficiente para promover grande fragmentação das florestas, nem permitir evolução extensa nos lepidópteros.

Os dados exatos obtidos por cuidadosos estudos palinológicos, com sondagens bem caracterizadas e datadas, no lago de montanha Fuquene ao norte de Bogotá, Colômbia (Van Geel & Van der Hammen, 1973; Figura 9) confirmam claramente este longo período de clima desfavorável a organismos tropicais de floresta, que ocorreu no fim do último período de glaciação. Também, confirmam que o ótimo climático do atual estágio interglacial ocorreu há 6.000 — 7.000 anos, e que já nos encontramos numa longa fase de esfriamento, em que o clima de modo geral é mais severo do

FIGURA 8. Centros de evolução para lepidópteros aposemáticos da floresta neotropical (162 espécies, 905 formas diferenciadas).



que foi no ótimo, o que, talvez, precede o próximo período glacial (o último interglacial durou pouco tempo e terminou abruptamente; Kukla & Matthews, 1972).

Durante o ótimo do atual interglacial, o nível do mar esteve provavelmente 5 a 12 metros acima do atual (AB'SABER, com. pessoal), e inundava assim boa parte das planícies costeiras da América do Sul, os deltas e grandes extensões das várzeas dos rios Orinoco e Amazonas (até quase Manaus, Maués, e Maipures), e a parte noroeste da Colômbia. Assim, populações de organismos terrestres nessas regiões são de origem relativamente recente, e não resultam da evolução ligada a refúgios glaciais. Tal seria o caso com os heliconiíneos endêmicos das ilhas de Tapará e Marajó e com as raças e espécies especializadas em várzea. A maioria destas são colonizadoras por excelência (estrategistas *r*), em contraste com as populações dos refúgios (na sua maioria localizando-se em encostas de terra firme), que, pela longa estabilidade de seu habitat, devem ser nitidamente estrategistas *K*, ajustadas a altos níveis de competição e baixas densidades, maior longevidade e reprodução mais orçamentada (iteroparidade).

**Palinologia:** Apesar do excelente trabalho desenvolvido no lago Fuquene e da existência de várias sondagens bem ricas em palem, porém ainda não completamente datadas, na Amazônia brasileira (Van der Hammen, 1974; Absy & Van der Hammen, 1976), este método, de modo geral, não forneceu ainda elementos úteis para a fixação das regiões dos refúgios. Isto é especialmente problemático, pois análises de paleopolem poderiam fornecer evidências muito confiáveis e independentes sobre a longa estabilidade da cobertura da floresta tropical pluvial. Porém, até agora, todas as sondagens têm indicado exatamente o inverso. Fui informado (por Maria Lúcia Absy) que isto decorre, provavelmente, da restrição das sondagens a sedimentos de lagos, especialmente nos altos vales andinos (como Fuquene, fora da zona tropical) ou em áreas adjacentes aos rios maiores (onde provavelmente ocorreram ciclos de brejo e campo). Se fosse possível realizar sondagens em pequenos lagos isolados nas regiões de ondulação razoável, onde a existência dos refúgios fosse mais favorecida,

talvez as evidências seriam muito mais animadoras — especialmente se as sondagens fossem muito bem datadas, até pelo menos 20.000 anos a.p. Mas, dadas as dificuldades técnicas do método — peso da sonda, identificação rigorosa do palem e datação dos sedimentos cobrindo longos períodos — talvez o potencial enorme deste método para aprimorar o modelo dos refúgios só será plenamente realizado quando houver aprimoramento das técnicas de coleta de amostras múltiplas no campo e de datação das sondagens.

**Topografia:** Questões topográficas com relação à estabilidade de floresta pluvial foram abordadas com muita coerência por Ab'Saber (1971) e Journaux (1975). De modo geral, uma topografia bastante ondulada, com grande frequência de pequenos rios ("mares de morros" do Ab'Saber, "demi-oranges" ou meias-laranjas do Journaux) parece ser muito favorável à fixação estável de comunidades de floresta pluvial, com suposta estabilidade climática favorável. Se o terreno for muito plano, há dificuldade de drenagem e extensa lixiviação do solo, o que dificulta o crescimento de florestas altas e heterogêneas e a recuperação de áreas derrubadas ou queimadas. Se for muito íngreme, há afloramentos de rochas, drenagem excessiva e muita erosão, o que, também, desencoraja a fixação e recuperação de matas densas. Inclinações entre 20° e 50°, dentro de uma trama fechada de pequenos vales e córregos abundantes, parecem dar melhores condições para retenção e troca de água no solo, oxigenação de raízes, insolação de estratos inferiores, e formação contínua de solo, que favorecem a estabilidade duradoura das florestas heterogêneas. Tais áreas ocorrem tipicamente entre 200 e 1200 metros de altitude, nas beiras dos antigos escudos (Guiana e Brasil), e nas faldas orientais dos Andes e Sierras Centro-Americanas (e também ocidentais do extremo norte do Peru até o sul do México, com exceção do norte da Costa Rica e Nicarágua), e ainda em superfícies mais planas adjacentes a esses vertentes.

**Pedologia:** É no estudo dos solos que se pode encontrar as evidências mais completas e valiosas sobre os ciclos climáticos e mudanças de cobertura vegetal no passado; porém, o número de variáveis que entra na formação do

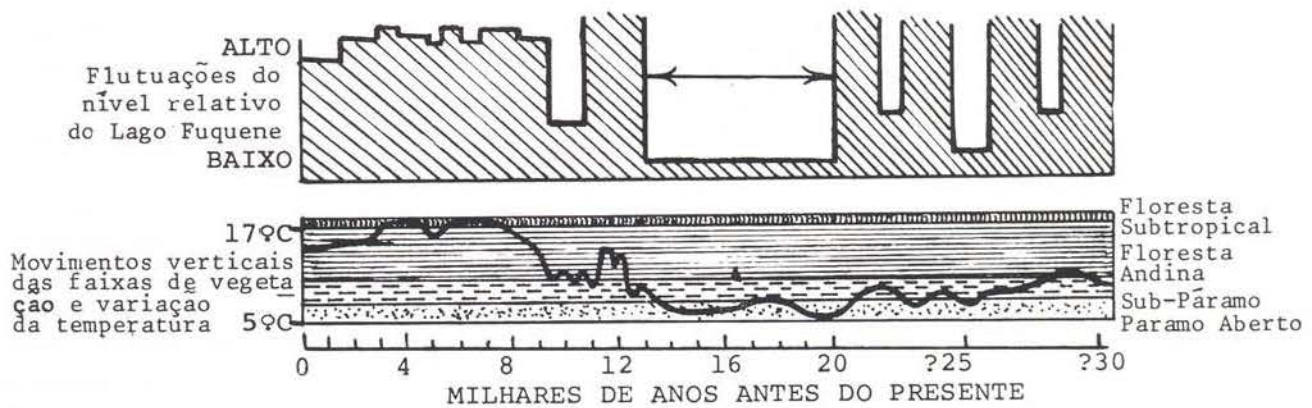


FIGURA 9. Variações de temperatura, formações vegetais, e nível de água, nos últimos 30.000 anos, na região do Lago Fuquene, ao norte de Bogotá, Colômbia (5°28' N., 73°44' W., 2500 m.) (Van Geel & Van der Hammen, 1973).

solo complica apreciavelmente a análise. Face à dificuldade da análise paleopalínológica em grande escala nas regiões dos refúgios, o mapeamento dos solos deveria fornecer os elementos mais completos para teste do modelo dos refúgios florestais passados. Parece estar adequadamente comprovado que a formação de "stone-lines", paleopavimentos, plintitas e lateritos, areia grossa ou cascalho em camadas, concreções ou conglomerados minerais, argilas ácidas profundas ou crostas de qualquer tipo, é característica de um intemperismo excessivo sob cobertura vegetal rala, ou de um regime pobre de chuvas (Ab'Saber, 1971; Journaux, 1975). Assim, a presença de tais elementos no horizonte "B" de um corte de solo é forte evidência da inexistência no passado de florestas na área, durante períodos significativos. Mesmo a acidez exagerada do solo (indicativa de uma extensa lixiviação), a tendência a cores claras e composições mais arenosas (podzóis tropicais pobres, de fertilidade razoável mas consistência desfavorável), ou uma transição abrupta para rocha (indicativa de um impedimento à formação gradativa do solo), sugeririam condições altamente desarmônicas com o ideal suposto para regiões de refúgio.

Solos favoráveis ao crescimento longo e estável de florestas pluviais, que freqüentemente se encontram em topografias policonvexas como as mencionadas acima, são barros profundos com fertilidade elevada e pH próximo a neutro, cor escura (vermelho a marrom),

cobertura média de humus, retenção média de água e transição paulatina ao substrato rochoso. Tais solos, freqüentemente denominados "massapé" no Brasil e avidamente procurados por lavradores, são muito facilmente reconhecíveis em qualquer região, quando descobertos e expostos à chuva; dão um barro profundo e pegajoso, que dificulta a locomoção. As características de retenção razoável de água e de boas concentrações de nutrientes minerais são universais nesses solos, os quais eu considero bons sinais de cobertura florestal estável no passado. Nos mapas atuais de solos brasileiros, são designados, de modo geral, como latossolos eutróficos vermelhos-amarelos ou podzóis equivalentes eutróficos vermelhos-amarelos, mas há presença marcada de cambissolos eutróficos entre os indicadores de longa estabilidade. Regossolos, litossolos, quartzitos, gleis, e solos aluviais, geralmente, significam ausência de florestas extensas no passado (e muitas vezes, no presente também).

**Botânica e Fitossociologia:** A cobertura vegetal de hoje é, em grande parte, determinada pelo solo e clima, com fortes influências da topografia. Assim, existe um ciclo vicioso: solos pobres sustentam florestas ralas, que não ajudam a melhorar ou conservar os solos. Este ciclo promove uma sucessão extremamente lenta na floresta tropical, que, na minha opinião, leva milhares de anos para atingir a fase de clímax, mesmo em condições ótimas. Hoje, parece que tal sucessão natural não pos-

sui condições de progredir, tanto pela rápida destruição de grandes extensões de floresta como pela deterioração progressiva do clima na fase atual, pós-ótima, do interglacial.

A estreita correlação de formações vegetais com tipos de solo foi extensivamente usada no mapeamento do solo pelo projeto RADAM-BRASIL, a partir de fotografias aéreas. Embora a correspondência seja certamente menor de que esses estudos supõem (segundo observações detalhadas do autor em Rondônia, e por outros ali e em muitos outros lugares), é certamente razoável, e permite reconhecer solos bons com alguma confiança, pela análise superficial das comunidades de plantas que neles ocorrem. Ênfase especial nessa análise deveria ser voltada a árvores de vida longa, e à estrutura populacional e estratégias reprodutivas; à estratificação predominante da floresta, especialmente em corte recente; às características de regularidade da copa da mata; à presença de espécies caducifólias; e à penetrabilidade do estrato inferior. Certas comunidades vegetais, como brejo, mata de várzea, bosque de espinhos, cerrado, caatinga, campo, mata rala ou seca, ou mosaicos de matas ciliares e formações abertas, são em si altamente sugestivas de solos ou climas marginais, e implicam improbabilidade da existência de refúgios florestais passados (exceto em casos de mudanças climáticas locais no sentido inverso da melhoria geral entre a era glacial e hoje). Solos pobres e podzólicos, na Amazônia, tendem a sustentar uma floresta menos heterogênea em espécies, particularmente nos estratos superiores, e mais heterogênea em estratos e forma da copa, do que cresce em condições ótimas. Esta diversidade vegetal reduzida também se reflete em menor diversidade de insetos herbívoros, mas a identificação de solos por caminhos tão indiretos é algo questionável, especialmente porque a heterogeneidade estrutural e a riqueza do estrato terrestre de matas menos estáveis produzem uma abundância maior de populações de insetos acessíveis ao coletor, o que dará uma impressão superficial (porém falsa) de diversidade muito grande. Nas florestas mais ricas, as populações são mais esparsas, e há menos espécies no estrato inferior; este é bastante escuro para os insetos e suas plantas de alimentação.

As plantas de florestas pobres tendem a mostrar os resultados de uma predominância histórica de seleção do tipo "r" (para capacidade de dispersão e crescimento); vida mais curta, populações mais integradas, mas de ocorrência menos regular (agrupadas), reprodução maior por unidade de tempo, folhas complexas, partidas, ou polimórficas, e períodos anuais de dormência ou atividade reduzida (Janzen, 1975). Entretanto, uma floresta altamente estável tende a ter uma copa regular, árvores muito colunares, poucos estratos inferiores bem organizados, e pouquíssimas plantas no estrato mais baixa; suas populações tendem a ser regularmente dispersas, com plantas de vida longa, reduzida reprodução por unidade de tempo, folhas simples lanceoladas e crescimento regular. As plantas deste tipo de floresta, segundo a teoria, devem ter proteção química mais efetiva, contra herbívoros que em geral são mais específicos que os que atacam as espécies que crescem em condições marginais. Em suma, as plantas de floresta ótima demonstram uma predominância, a longo prazo, à seleção do tipo "K" (para capacidade de suporte). Estudos nesse sentido têm confirmado a grosso modo estas previsões.

Estas generalizações sobre características botânicas de florestas de longa ou curta estabilidade necessitam de maior confirmação na prática; espera-se que botânicos com boa base em conceitos de ecologia se empenhem na obtenção de dados mais extensos, que talvez permitam identificar com segurança as florestas em zona de refúgio, em contraste às que existem em áreas não florestadas no passado.

#### PROPOSTA DE UM MODELO DE REFÚGIOS

A aplicação dos critérios discutidos na seção anterior, dentro dos conhecimentos limitados hoje disponíveis, permite sugestões razoáveis de áreas prováveis de refúgios, relacionados aos 50 centros de evolução indicados na Figura 8. Obviamente, tais sugestões representam apenas um modelo, sujeito a mudança e aperfeiçoamento à medida que mais dados se tornarem disponíveis.

A Figura 10 representa este modelo, no seu estado atual, pronto para ser testado, de-

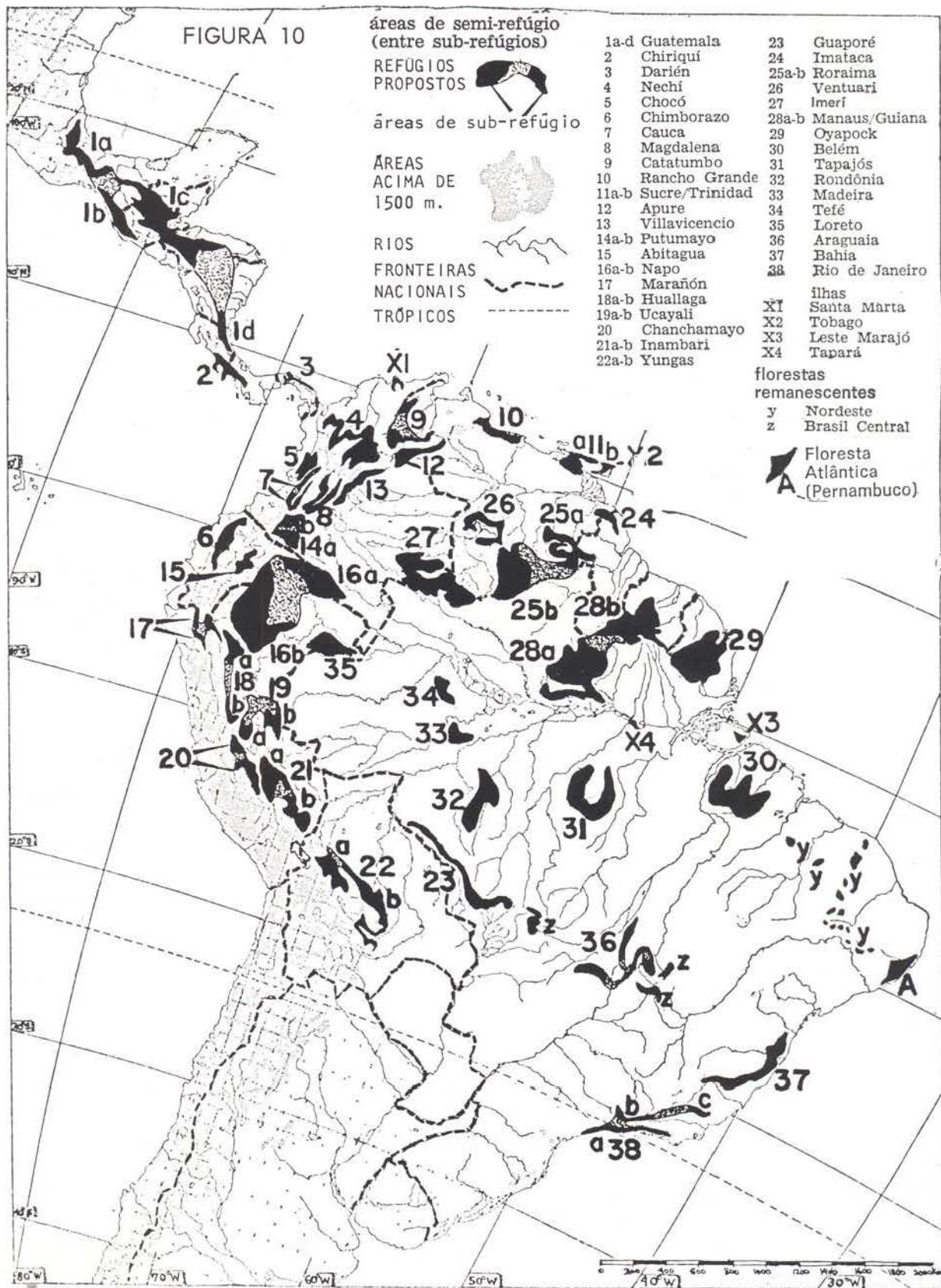


FIGURA 10. Refúgios quaternários e ilhas modernas de floresta, propostos para a região neotropical.

envolvido e aprimorado por pesquisadores, nos vários campos envolvidos. Indica a existência de 38 refúgios primários, alguns claramente divididos em sub-refúgios (que atuaram por mais de uma maneira na mesma espécie) ou ligados a refúgios adjacentes (que operaram em conjunto em algumas espécies); o número de 38 é uma média e representa aquelas unidades evolutivas que atuaram claramente numa boa parte dos grupos de espécies analisados. Ilhas atuais, de modo geral, demonstram menor número de formas diferenciadas nos grupos examinados, com possível exceção da mata atlântica de Pernambuco, que deve ter se separado da Hiléia Maranhense após o último climático de 6.000 — 7.000 anos a.p. Apesar do curto isolamento, é relativamente rica em formas endêmicas, embora estas sejam só ligeiramente diferenciadas das populações conifiléticas do refúgio Belém. Pelo contrário, as populações da região mais ao sul, na Bahia, são muito mais divergentes dos estoques antigos ou relacionados da Hiléia Matogrossense (Guaporé, Rondônia), o que indica separação durante o período no fim da última idade glacial, ou anterior a este. Uma das regiões refugiais em potencial corresponde tão completamente com todo o centro de evolução, e possui forma tão exótica, que não é representada no mapa (Fig. 10) — é a área geral das encostas orientais de elevação média nos Andes, uma cintura estreita acima dos refúgios mais tropicais dos vales e vertentes mais baixos, que se estende desde o Equador até o norte da Bolívia (ver Fig. 8). Não deixa, porém, de ser uma influência evolutiva importante, especialmente para populações mais adaptadas a condições subtropicais.

A Tabela mostra dados adicionais sobre cada um dos refúgios propostos: nome; país(es) onde se encontra; reconhecimento por outros autores (Haffer, Vanzolini, Müller, Lamas M., Prance); quais visitados por mim; número de formas diferenciadas nos vários grupos analisados, e de padrões miméticos distintos; fatores de correlação com grau de estudo atual, tamanho mínimo pressuposto, isolamento no passado e no presente, pluviosidade, e faixa de elevação; e avaliação de importância, numérica e média. À medida que mais dados venham à tona, espera-se que oc

refúgios ora classificados como fracos, a maioria dos quais muito pouco estudada, aproximem-se da média de importância, com a possível exceção de áreas muito pequenas ou bastante mal isoladas hoje. Modificações das posições dos refúgios, das colocações de certas formas diferenciadas, e até acréscimos de outros refúgios importantes, devem ainda surgir com trabalho futuro. Porém, o modelo apresentado na Fig. 10 e na Tabela já tem bastante confirmação em trabalhos recentes, e deve ser de bastante utilidade em futuras análises de grupos de animais ou plantas da floresta úmida.

#### VARIAÇÕES NOS REFÚGIOS E NA SUA AÇÃO NOS ANIMAIS

O número relativamente grande de organismos estudados, que possuem amplitudes e preferências ecológicas bem como arquiteturas genéticas muito diversas, permite a observação de uma razoável variação nos seus padrões de diferenciação, condicionados por alguns elementos importantes da relação entre refúgios e suas biotas. O estudo dessas variações leva a algumas conclusões bastante interessantes sobre a natureza dos refúgios florestais e de sua ação na preservação e diferenciação de populações silvestres.

**Varição no número e na posição dos refúgios:** A análise feita indicou que alguns refúgios agiram em conjunto com outros vizinhos, na diferenciação de uma parte das espécies examinadas. Este fenômeno é especialmente evidente para os refúgios chamados Darién e Magdalena (agindo com Nechí), Catatumbo (com Rancho Grande), Imataca (com Roraima ou com Manaus/Guiana), Ventuari (com Roraima ou com Imerí), Oyapock (com Manaus/Guiana), Belém (com Tapajós), Madeira (com Tefé ou com Rondônia), Loreto (com Napo), e Bahia (com Rio de Janeiro). Entretanto, sub-refúgios evidentes, com ação múltipla ou seletiva em diversas espécies, podem ser observados nos casos de Guatemala (sul de México; vertentes caribes de Guatemala; vertentes pacíficas do México e da Guatemala; e florestas caribes de Costa Rica), Cauca (subunidades nos lados leste e oeste do médio vale e no alto vale), Magdalena (subunidades nos lados leste e oeste do médio vale, largo e



TABELA

## Caracterização de refúgios quaternários e ilhas

(adaptado de BROWN, 1976a e 1976b)

visitado* ou so periferia*); informações a segunda mão+	Nº	Nome proposto	Localização	DIFERENCIADOS			CORREÇÕES					IMPORTÂNCIA					
				Menção por outros (até 5)	Helionímio	Ichonímio	TOTAL A	Estudo <sup>2</sup>	Tamanho <sup>3</sup>	Isolamento <sup>4</sup>	Altitudes <sup>5</sup>	Pluv. <sup>6</sup>	TOTAL B	Valor Corregido (A/B)	Média <sup>7</sup>	Padrões miméticos	
	+	1	Guatemala (x4)	SE Mex/Guat/Hond/N CRica	3	17	13	30	5	5	5	5	4	24	1,25	M	8
	(*)	2	Chiriquí	SE Costa Rica/W Panamá	3	11	17	28	5	1	5	5	4	20	1,40	M	7
	*	3	Darién	NE Panamá	1	4	11	15	2	1	3	3	4	13	1,15	M	6
REGIÃO NOROESTE	(*)	4	Nechí	NC Colômbia	4	17	18	35	3	4	3	5	4	19	1,84	S	12
	*	5	Chocó	NW Colômbia	4	9	9	18	2	2	3	5	5	17	1,06	M	6
	*	6	Chimborazo	W Ecuador	4	22	15	37	5	2	4	5	5	21	1,76	S	11
	*	7	Cauca (x3)	W Colombia	1	10	11	21	4	2	3	4	3	16	1,31	M	7
	*	8	Magdalena (x2)	C Colombia	2	6	4	10	3	2	3	4	2	14	0,71	W	7
	*	9	Catatambo (x2)	WC Venezuela	4	8	4	12	2	2	3	3	3	13	0,92	M	7
	*	10	Rancho Grande	NC Venezuela	5	9	15	24	4	2	4	4	3	17	1,41	M	10
	*	11	Sucre/Trinidad(x2)	NE Venezuela/Trinidad	1	6	5	11	3	2	4	3	3	15	0,73	W	5
	*	12	Apure	SW Venezuela	2	7	5	12	1	2	3	4	3	13	0,92	M	6
	*	13	Villavicencio	C Colômbia	4	11	21	32	4	2	4	5	3	18	1,78	S	8
	*	14	Putumayo (x2)	SC Colombia	4	7	19	26	2	4	2	5	4	17	1,53	M	11
	*	15	Abitagua	EC Ecuador	5	13	34	47	5	2	3	5	4	19	2,47	S	12
	*	16	Napo (x2)	S Col/E Ecuador/NC Peru	5	14	29	43	4	5	3	2	4	18	2,39	S	11
	*	17	Marañón (x3)	NW Peru	2	6	15	21	2	2	3	5	2	14	1,50	M	11
	*	18	Huallaga (x2)	C Peru	4	7	14	21	4	3	3	4	2	16	1,31	M	10
REGIÃO ANDINA	(*)	19	Ucayali (x2)	EC Peru	5	12	20	32	4	3	3	3	3	16	2,00	S	6
	*	20	Chanchamayo (x3)	SC Peru	4	3	19	22	4	3	3	5	3	18	1,22	M	8
	(*)	21	Inambari (x2)	SE Peru	5	8	22	30	4	4	3	5	3	19	1,58	M	5
	*	22	Yungas (x2)	NC Bolívia	3	13	30	43	4	4	4	5	3	20	2,15	S	9
	*	23	Guaporé	MT & RO, SW Brasil	1	3	5	8	2	3	4	2	2	13	0,62	W	4
	*	-	Andes	S Col/E Ecua/ E Peru/N Bol	-	6	11	17	4	5	0	3	4	16	1,06	M	5
	+	24	Imataca	E Venezuela	2	5	4	9	1	1	3	3	2	10	0,90	M	7
ESCUDO DAS GUIANAS	(*)	25	Roraima (x2)	SE Venezuela/N Brasil	2	9	10	19	2	4	2	4	3	15	1,27	M	8
	+	26	Ventuari	SC Venezuela	2	5	5	10	1	2	3	3	2	11	0,91	M	5
	(*)	27	Imeri	NW Brasil	2	10	7	17	2	4	4	4	3	17	1,00	M	4
	*	28	Manaus/Guiana (x2)	S Guyana/SW Surinam/NC Bra	5	14	24	38	4	5	4	3	3	19	2,00	S	6
	+	29	Oyapock	S FrGuy/N Amapá, Brasil	4	9	4	13	3	3	4	3	4	17	0,76	W	4
	*	30	Belém	SE Pará, SW Maranhão, Bra	4	9	18	27	5	4	5	1	3	18	1,50	M	6
AMAZÔNIA	(*)	31	Tapajós	SC Pará, Brasil	2	10	24	34	3	4	5	2	2	16	2,12	S	6
	*	32	Rondônia	NE Rondônia, Brasil	3	5	22	27	4	4	4	2	3	17	1,59	M	9
	(*)	33	Madeira	SC Amazonas, Brasil	2	1	8	9	2	3	4	1	3	13	0,69	W	4
	+	34	Tefé	WC Amazonas, Brasil	3	3	10	13	3	3	4	1	3	14	0,93	M	4
	*	35	Loreto	W Amazonas, Brasil/NE Peru	3	7	12	19	4	3	4	1	4	16	1,19	M	5
ESCUDO BRASILEIRO	*	36	Araguaia	CW Goiás, Brasil	3	4	5	9	2	3	5	3	2	15	0,60	W	7
	*	37	Bahia	E Brasil	2	6	11	17	3	3	4	3	2	15	1,13	M	8
	*	38	Rio de Janeiro	SE Brasil	3	7	14	21	5	3	4	4	2	18	1,17	M	8
	*	A,y	Pernambuco	NE Brasil	1	2	6	8	3	3	3	3	2	14	0,57	W	4
	*	x1-4	Ilhas modernas	Col/Trinidad/N Brasil	1	8	2	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	Outros centros	Colombia/Bolívia/Brasil	-	8	1	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL DE FORMAS ANALISADAS					351 554 905			MÉDIAS: 1,31 7,2									

- Haffer (1969, 1974); Vanzolini (1970); Müller (1972, 1973); Lamas M. (1973); Prance (1973).
- 1=mínimo, 5=máximo, escala relativa, só para Lepidoptera.
- Tamanho presumido mínimo em Km<sup>2</sup>: 1=menos que 5.000, 2=5.000 a 12.000, 3=12.000 a 30.000, 4=30.000 a 100.000, 5=mais de 100.000.
- Estimado como 5 menos o número de outros refúgios suficientemente próximos a permitir troca razoável de genes.
- 1=menos de 300 m., 2=até 700 m., 3=até 1.200 m., 4=até 1.800 m., 5=até 2.400 m. de altitude.
- Chuva anual em mm., 1=menor que 1200, 2=1200-2000, 3=2000-3000, 4=3000-5000, 5=mais que 5000.
- W (fraco)=0,20 a 0,89; M (média)=0,90 a 1,70; S (forte)=1,71 a 2,50.

seco), Catatumbo (Sierra Perijá no norte, e Andes de Colón e Ocaña no sul), Sucre/Trinidad (como no nome), Putumayo (pequenas a médias altitudes nos altos rios Caquetá e Putumayo, e maiores altitudes nas nascentes destes e do rio Magdalena), Napo (unidades ao norte e ao sul do rio Napo), Marañón (bastante fragmentado hoje, com divisões evidentes ao sul do Equador, ao norte e ao sul do rio Huancamayo, e a nordeste do rio Utcubamba), Huallaga (subdivisões a oeste do rio Mayo no norte, e no sul perto a Tingo Maria). Ucayali (ao longo do rio Pachitea a oeste do rio Ucayali, e nas vertentes da sierra de Contamana a leste), Chanchamayo (subunidades nas vertentes ao redor do rio Chanchamayo, do rio Satipo e do rio Urubamba), Inambari e Yungas (subdivisões altitudinais), Roraima (um subrefúgio ao sul de Bolívar, Venezuela, e outro ao redor dos altos rios Uraricoera e Orinoco, a oeste do Território de Roraima), Ventuari (diversas partes isoladas em diferentes "tepui" ao redor da bacia do rio Ventuari), Manaus/Guiana (como no nome), Araguaia (como Marañón, bastante fragmentado no presente), e Bahia e Rio de Janeiro (bastante fracionados para algumas espécies, com diferenciação evidente em pseudo-ilhas de vegetação mais rica, nos sopés das serras).

Muitos mini-refúgios atuais representam evidências de ligações contínuas de floresta através do nordeste e do planalto central do Brasil, no passado. A relativa continuidade das ilhas remanescentes de floresta úmida que atravessam as chapadas de Maranhão, Ceará e Pernambuco ("Y" na Fig. 10) e a pouca diferenciação das formas pernambucanas, indica que esta ligação existiu no ótimo do atual interglacial, há 6.000 anos. As ilhas muito esparsas no planalto central (z) e a grande diferenciação da fauna baiana da matogrossense sugerem uma continuidade mais antiga ou então nunca muito grande entre estas. A fragmentação dessas ligações, e de alguns dos refúgios também, no clima pós-ótimo de hoje, sugere que, mesmo os refúgios, durante os períodos de clima mais rigoroso, tiveram imperfeita integridade de floresta úmida, que talvez os levou a parecerem com muitas das regiões interrefugiais atuais: mosaicos de formações abertas, florestas pobres com domi-

nância de poucas espécies e muitas palmeiras nos estratos médios, e florestas ricas e estáveis. Esta hipótese, que é amplamente corroborada hoje por estudos de mosaicos de solo e floresta, é discutida mais abaixo.

**Varição no período de ação dos refúgios :** Análise de homologias nos padrões miméticos globais, que caracterizam as diferentes regiões, bem como observação de espécies vicariantes que ocupam um número limitado de refúgios, sugerem que ligações evidentes entre alguns refúgios existiram no passado distante, não evidentes na sua ação no período seco mais recente, nem em suas características atuais. Assim, há indicações abundantes nos Heliconiini e Ithomiinae de ligações antigas entre os refúgios Rancho Grande e Cauca, hoje isolados por uma ligação Nechí-Darién; entre Roraima-Ventuari-Imerí e os Andes do sul da Colômbia (veja *Eutresis hypereia imeriensis* e *Hypothyris lema*, descritas no Apêndice; muitas outras plantas e aves dos "tepui"; e Haffer, 1974: 12-15); entre Huallaga-Inambari e Guaporé-Rondônia, através das baixadas hoje bem pobres do Acre e o nordeste da Bolívia; entre Belém e Oyapock, através do delta do rio Amazonas; e entre Belém e Rondônia, através de Tapajós e das áreas mais pobres dos rios Tocantins, Xingu, Teles Pires e Juruena. Estas ligações e o estranho centro de evolução "Andes Geral", indicam que a disposição de refúgios em ciclos secos anteriores ao mais recente (13.000 — 20.000 anos a.p.) (e provavelmente no próximo ciclo seco também) teria sido muito diferente da constatada pelos padrões mais detalhados e majoritários observados hoje nos organismos. De fato, uma visão histórica em níveis múltiplos não confirma a "hipótese de ressonância" durante sucessivos ciclos secos do Quaternário (Vanzolini, 1973) (isto é, a volta dos refúgios sempre às mesmas regiões em cada ciclo, que produz diferenciação excessiva por deslocamento de caracteres entre populações ancestrais e derivadas), mas sugere que as áreas foram diferentes quantitativa e qualitativamente durante diversos períodos de clima severo. O efeito de ressonância teria ocorrido, sem dúvida, quando havia sobreposição de refúgios com os anteriores, mas parece que tal corres-

pondência não foi universal e possivelmente nem comum.

#### **Variação no modo de ação dos refúgios :**

A evolução envolve dois fenômenos distintos e igualmente importantes: pressão do ambiente e resposta da população. A diferenciação experimentada por uma população de um lepidóptero de floresta, em relação ao refúgio em que se encontrava, variou com muitos parâmetros ecológicos (especialmente interações bióticas, diferentes para cada refúgio devido a extinções desordenadas de outros organismos; Turner, 1976). Mas também variou muito segundo parâmetros intrínsecos das espécies e populações. Obviamente, espécies de ambientes ensolarados (inclusive da copa) ou abertos mostram muito menos diferenciação que espécies restritas a valas úmidas e escuras; algumas daquelas são bem diferenciadas em ilhas verdadeiras (como *Dryas iulia* nas Antilhas), mas não se diferenciaram em "ilhas" de floresta. Seria de esperar que espécies com poucas exigências de espaço, que podem sobreviver em matas pequenas ou ciliares, ou com grande poder de voo, sofreriam um isolamento menos eficiente nos refúgios, diferenciando-se assim em menor grau. Fenômenos biológicos, especialmente estrutura populacional, competição, predação e parasitismo, seriam determinantes para a persistência de populações isoladas em ambientes restritos, por tempo suficiente para responder às forças seletivas determinadas pelos diferentes ambientes.

Demonstrou-se que no caso da diferenciação de padrões miméticos em lepidópteros, as forças seletivas são bastante variáveis (Papa-georgis, 1975) em diferentes estratos de floresta madura. Levam, pela microdiversidade estrutural do habitat, à formação de três a seis (ou mais) complexos miméticos principais em cada região. A pequena variação em parâmetros ecológicos poderia levar uma espécie a associar-se com diferentes grupos miméticos em diferentes regiões, ou até a servir de foco para a formação centrípeta de um novo complexo (se for muito abundante ou bem protegida). A Tabela assinala que a variação em microdiversidade de habitats e número de sub-refúgios levou ao aparecimento de um máximo

de 12 (Nechí, Abitagua) e um mínimo de quatro (Guaporé, Imerí, Oyapock, Madeira, e Tefé) complexos miméticos em diferentes refúgios, nos dois grupos de lepidópteros estudados. Há até casos em que uma só espécie forma mais de uma raça diferenciada no mesmo refúgio, presumivelmente devido a gradientes adaptativos nas espécies e a barreiras ou heterogeneidade sutis no refúgio. Evidentemente, a tendência de ocorrência de refúgios em terreno ondulado, com a resultante multiplicação de microhabitats, aumentaria a diversidade do seu modo de ação em diferentes populações isoladas em cada parte dos refúgios.

A grande variação atual através de espaço dos modelos primários para complexos miméticos (Brown & Benson, 1974), bem como de organismos em geral, poderia ser em boa parte devido a fatores históricos, ligados à existência tanto de refúgios como de populações em mosaicos no passado, que produziu junto com fatores ecológicos e composições genéticas variáveis, e mutações e extinções aleatórias, uma complexidade de forças seletivas nas espécies nos refúgios.

Lepidópteros, como a maioria de insetos herbívoros, possuem uma arquitetura genética em parte propícia à especiação rápida e parapátrica (Bush, 1975). Os grupos examinados (Heliconiini e Ithomiinae), de fato, têm características populacionais e genéticas que sugerem que, tanto vicariância com especiação lenta (mais favorecida nos Heliconiini) como diferenciação parapátrica rápida ou até simpátrica (mais indicada pela arquitetura genética dos Ithomiinae) poderia ocorrer ao longo da história evolutiva. Assim, a flexibilidade genética contribui também para a variação em padrões de diferenciação observada em diferentes espécies e populações atuais. *Hypothyris fluonia* (Figura 5) consiste em exemplo de uma espécie superdiferenciada, com possibilidade de formação de raças múltiplas em um só refúgio, enquanto *Mechanitis polymnia* (Figura 16) serve de exemplo de uma espécie mal diferenciada, com muitos refúgios de pouco efeito evidente na sua divisão, presumivelmente, por uma combinação de capacidade de dispersão através de habitats desfa-

voráveis (Brown & Vasconcellos Neto, 1976; Brown, 1977) e auto-seleção estabilizante em virtude da sociabilidade das larvas (Brown, 1976a).

É especialmente interessante que o desenvolvimento de barreiras reprodutivas nestas espécies pareça ser muito lenta; raças de Heliconiini e Ithomiinae dos extremos da região neotropical não parecem mostrar incompatibilidade reprodutiva, apesar de longa separação e histórias evolutivas divergentes. Às vezes, mantêm até padrões semelhantes, que poderiam ser chamados de primários para as espécies, enquanto as raças centrais (da Bacia Amazônica) são muito mais divergentes. Porém, é aconselhável cautela ao formular hipóteses genéticas sem fundamento experimental, especialmente face às diferenças genéticas descobertas em fenótipos muito semelhantes de *Heliconius erato* do Panamá e do sul do Brasil (Sheppard, Turner, Brown & Benson, 1977).

Até a "simples" evolução de mimetismo por substituição de um só alelo poderia levar mais tempo que o disponível num ciclo seco como o último ocorrido. *Heliconius hermathena*, uma espécie adaptada a formações pobres ou abertas na Amazônia, tem padrão não-mimético em quase todas suas populações, desde Santarém até Manicoré e o sul da Venezuela (Brown & Benson, 1977). Porém, em apenas um dos muitos lugares onde é simpátrica com *H. erato hydara* e *H. m. melpomene* (raças venezuelanas invasoras na várzea do rio Amazonas), adquiriu um padrão mimético destas espécies, através do que parece ser uma única mutação (ou desinibição) dominante, de um tipo muito comum em outros Heliconiini (Brown & Benson, 1977); perda de manchas e faixas amarelas na asa posterior (Turner, 1968; Sheppard, Turner, Brown & Benson, 1977). O período em que se presume existir em simpatria com *erato hydara* e *m. melpomene* deve ser de mais ou menos 4.000 a 5.000 anos, após a invasão destas subespécies costeiras, de estratégia "r", ao longo da várzea. O aparecimento dessa mutação mimética apenas nos campos-brejos de terra firme na região de Faro, e não nas populações também microsimpátricas com os modelos em Santarém, Juruti, Maués, e provavelmente em muitas

outras localidades ao sul do rio Amazonas, é indicação de que houve alguma morosidade na evolução adaptativa de *Heliconius hermathena*, o que deve caracterizar também outras espécies dos dois grupos aqui analisados.

**Varição na distribuição e retenção dos caracteres diferenciados:** As capacidades de dispersão e de competição são também muito variáveis nas espécies de Heliconiini e Ithomiinae. Isto leva a padrões muito divergentes de distribuição atual. Espécies semimigratórias, mesmo quando ecologicamente restritas, como *Mechanitis* e *Hypothyris euclea* (Figs. 16 e 32), apresentam muitas populações polimórficas nas regiões centrais, com a supressão de boa parte da diferenciação, que deve ter ocorrido durante os períodos mais secos do passado. Ao contrário, espécies altamente sedentárias como *Hypothyris catilla* (Fig. 6) são encontradas em apenas setores de alguns refúgios, onde permanecem em populações esparsas. Essas espécies mostram pouca ou nenhuma influência de genes de populações de refúgios vizinhos. Entre estes dois extremos, há toda uma gama de mistura de patrimônios genéticos antigos nas regiões interrefúgiais ou em refúgios vizinhos aos principais para a evolução de cada caráter. Algumas espécies, como *Heliconius hecale* (Brown, 1976b, 1976c), mostram diferenciação exagerada em algumas partes da sua distribuição (como na região leste da Amazônia e nas Guianas), e mistura exagerada de subespécies em outras partes (como no leste do Peru), o que indica que pequenas diferenças em parâmetros ecológicos de populações e de condições de florestas poderiam surtir grandes efeitos no grau de conservação de caracteres associados com a ação dos refúgios.

Um padrão especialmente interessante de distribuição é o da ocorrência esparsa de raças-relíquias, obviamente ligadas, mimeticamente, com complexos nos refúgios, mas encontradas apenas em habitats marginais, nas periferias das regiões refúgiais. Isto é demonstrado mais claramente, nos Heliconiini, por *Heliconius demeter* (Brown & Benson, 1975a), e nos Ithomiinae, por *Melinae mnasias* (Brown, 1977). O fenômeno parece estar ligado à competição entre estas espécies

antigas e algo especializadas e outras mais novas, adaptáveis, agressivas, ou generalizadas, o que resulta em marginalização para os limites dos habitats ótimos em que originalmente evoluíram, com populações extremamente espalhadas e escassas; assim, há uma impressão de exagerada raridade dessas espécies. De fato, as regiões de microhabitats muito diversificados, que, freqüentemente, se encontram nas periferias dos refúgios (onde os complexos de solo e vegetação são mais heterogêneos, devido a maior fragmentação no passado das florestas) são famosas entre os naturalistas por sua alta diversidade de espécies e pela presença notável de formas muito raras. Essas duas características favoráveis das biotas das regiões "perirrefugiais" devem ter fundamento nas capacidades dispersivas e competitivas variáveis de diferentes espécies, que convergem nessas periferias, permitindo a coexistência de uma variedade maior de populações durante prazos médios (se, talvez, uma estabilidade menor em prazos curtos ou longos, amplamente verificável tanto nos ciclos refugiais como nas composições genéticas misturadas das populações).

#### DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Resumindo os resultados e os comentários sobre variabilidade dos refúgios e dos grupos examinados, leva-se a propor as seguintes conclusões a esta análise:

(1) Pode-se determinar centros de evolução na região da floresta neotropical — fenômenos biológicos dedutivos com fundamento geográfico — com relativa facilidade, através da análise dos padrões geográficos de diferenciação de um número suficiente de organismos relacionados e bem conhecidos, e pelo mapeamento dos dados individuais de distribuição;

(2) Refúgios florestais correspondentes ao último ciclo de clima frio e seco (13.000 — 20.000 anos a.p.), fenômenos biogeográficos indutivos, porém sustentáveis por dados geológicos, climatológicos e paleopalínológicos independentes entre si, são muito mais difíceis de se determinar, e englobam grandes variações em número, posição e modo de ação;

(3) A retração natural verificável em alguns refúgios nos tempos atuais, associada com a degradação climática, bem como os padrões divergentes de ligações antigas de biotas ("rastros generalizados" anteriores e contraditórios aos mais evidentes), indicam que mudanças fundamentais de padrões climáticos globais ocorreram a longo prazo na região neotropical. Isto, por sua vez, sugere diferentes padrões e posições dos refúgios para os diferentes ciclos secos do passado, bem como para o próximo ciclo esperado, seja ele provocado por mecanismos naturais ou pela interferência do homem;

(4) As capacidades de dispersão e de competição das espécies afetadas pelos refúgios, bem como suas arquiteturas genéticas diversas, introduzem grandes variações nos padrões atuais de diferenciação geográfica, que confundem os padrões generalizados utilizáveis para determinação dos centros de evolução de biotas na floresta neotropical;

(5) As características dos refúgios, previsíveis por considerações topográficas, constatáveis por estudos pedológicos e verificáveis por estudos de populações animais e vegetais e características de biotas, indicam que sua heterogeneidade foi alta, com manchas de floresta ótima alternando com formações menos favoráveis. Essa heterogeneidade promoveu grande diversidade de microhabitat nos refúgios, que ajudou nos processos de diferenciação mas prejudicou a preservação de populações de organismos maiores, mais sedentários, ou com amplitude ecológica mais restrita. A resultante distribuição irregular de populações silvícolas afetou muitas características biogeográficas das espécies, constatáveis hoje como um alto nível de ruído a perturbar os sinais claros dos padrões de diferenciação.

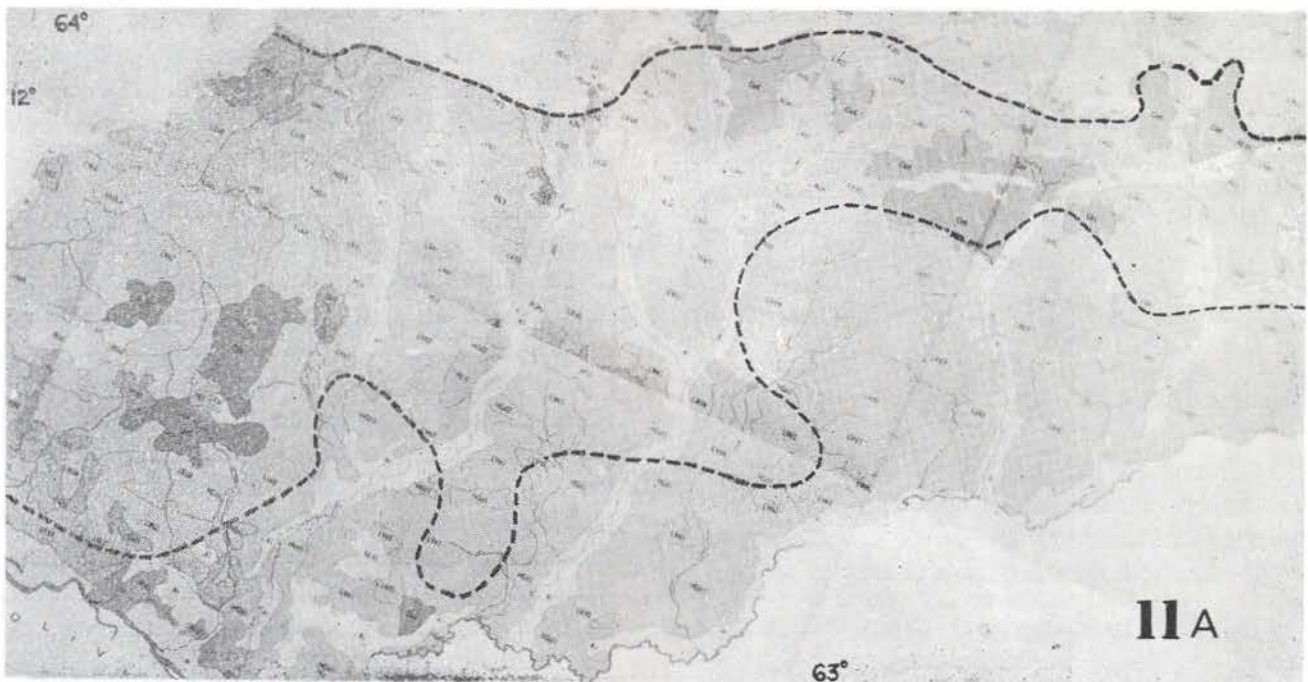
Como exemplo elucidativo da heterogeneidade dos refúgios, que, aparentemente, foram fenômenos mais quantitativos de que qualitativos, podem ser examinados um mapa de solos e outro de vegetação de uma região ao sul da Rondônia (Fundação João Pinheiro: Loureiro *et al.*, 1975). A foto à esquerda da Fig. 11 indica os tipos de solo para uma área que inclui campo, cerrado, mata seca, mata alta porém pobre e mata alta rica (indicados na

foto à direita), a sudoeste da Vila Rondônia, que se estende até o rio Guaporé. Características dos solos e formações vegetais codificados nos mapas são explicadas na legenda. A área dos dois mapas, que corresponde ao refúgio Guaporé, é indicada por inclusão entre duas linhas tracejadas.

Nota-se que a diferença entre a região refúgio e a parte extra-refúgio — nessa região ainda pouco tocada pelo homem — não é que todo o refúgio tenha solo e topografia ótimos e floresta pluvial rica, e todo o extra-refúgio solo ruim e vegetação rala. Há predominância de solos bons, topografia favorável e floresta boa na área do refúgio, e predominância de solos piores e florestas mais pobres (ou for-

mações abertas) nas áreas extra-refúgio. Nenhuma área é homogênea e ambas são mosaicos de solos e vegetação. Nos refúgios, a continuidade de complexos botânico-geológicos estáveis é maior do que fora deles, mas manchas de floresta ótima e provavelmente estável no passado também ocorrem fora deles, assim como eles contêm faixas de solos pobres e formações vegetais subótimas.

Por isso, é lícito considerar os refúgios apenas como áreas estatísticas, onde a probabilidade de preservação e diferenciação de populações silvícolas foi maior de que a probabilidade de extinção. Pela continuidade relativamente grande de solos e climas ótimos em



#### SOLOS FAVORÁVEIS

- LVe1 — Latossolo Vermelho/Amarelo Eutrófico textura média relevo plano e suave ondulado.  
 Ce1 = Cambissolo Eutrófico cascalhento textura argilosa, relevo suave ondulado e ondulado.  
 PE1 = Solo Podzólico Vermelho/Amarelo Equivalente Eutrófico cascalhento textura argilosa, relevo ondulado.  
 LVd4 = LVd1 + LVe1.  
 LVe2 = LVe1 + LVd1.  
 Ce3 = Ce1 + LVe1 + LVd1.  
 Ce4 = Ce1 + PE1.  
 Ce5 = Ce1 + LVe1.  
 Ce6 = Ce1 + LVe1 + PE1.  
 PE3 = PE1 + PE1 - textura média + PE1 - relevo montanhoso.  
 PE4 = PE1 + Ce1.  
 PE5 = PE1 + Ce1 + LVe1.  
 PE8 = PE1 + LVe1.

#### SOLOS DESFAVORÁVEIS

- LVd1 = Latossolo Vermelho/Amarelo Distrófico textura argilosa, relevo plano e suave ondulado.  
 HGd1 = Solos Gleyzados indiscriminados Distróficos textura média, relevo plano.  
 REd1 = Regossolo Distrófico cascalhento textura argilosa, relevo forte ondulado e montanhoso.  
 AQe1-5' = Areias Quartzosas Eutróficas.  
 A1 = Solos Aluviais Indiscriminados.  
 AR = Afloramento de Rocha.  
 LVd2 = LVd1 + HGd1.  
 LVd2 = LVd1 + HGd1.  
 LVd3 = LVd1 + PE1.  
 HGd2 = HGd1 + LVd1.  
 HGd3 = HGd1 + LVd1 + A1.  
 REd2 = REd1 - arenosa, relevo ondulado.  
 REd5 = REd2 + AR.  
 REe1 = REd1 - textura médio, relevo plano.  
 REe3 = REe1 + LVd1.  
 REe4 = REe1 + AR.

regiões extensas, houve maior permanência de florestas ótimas e relativamente contínuas, que por sua vez coevoluiram com os animais residentes, produzindo diferenciação de biotas inteiras. Estas regiões nós reconhecemos hoje como refúgios, áreas centrais aos centros de evolução ou de endemismo (Fig. 8). Pela pequena continuidade relativa de solos e climas ótimos em outras faixas, houve redução das florestas úmidas a manchas pequenas ou muito isoladas, insuficientes para evitar extinções em grande escala (Diamond *et al.*, 1976) das biotas adaptadas à alta umidade, luz esparsa, e pequena variação de temperatura. Embora estas espécies evoluíssem ou fossem substituídas por outras mais adaptadas à baixa umidade, luz forte e extremos de temperatura, alguns elementos sempre persistiram e se diferenciaram nas florestas pequenas das regiões interrefugiais; assim, surgiram muitas

espécies de plantas e animais da floresta, endêmicas a zonas de transição ou de ausência das biotas principais deste habitat. Em resumo, a conjugação de fatores climáticos, topográficos, pedológicos e históricos permitiu maior densidade de formações de florestas úmidas, durante períodos secos, em algumas áreas de que em outras. Evidentemente, não é em qualquer canto de um refúgio que haverá em abundância todos os organismos endêmicos ao centro de evolução correspondente; nem a análise paleopalínológica mostrará continuidade absoluta e homogênea da floresta alta e úmida no passado. Assim, estudos superficiais ou isolados de espécies ou biotas, ou sondagens esparsas em baixadas, não revelarão os limites e características dos refúgios. Por considerações análogas, a existência de áreas de comprovada longa estabilidade florestal, ou de formas endêmicas importantes

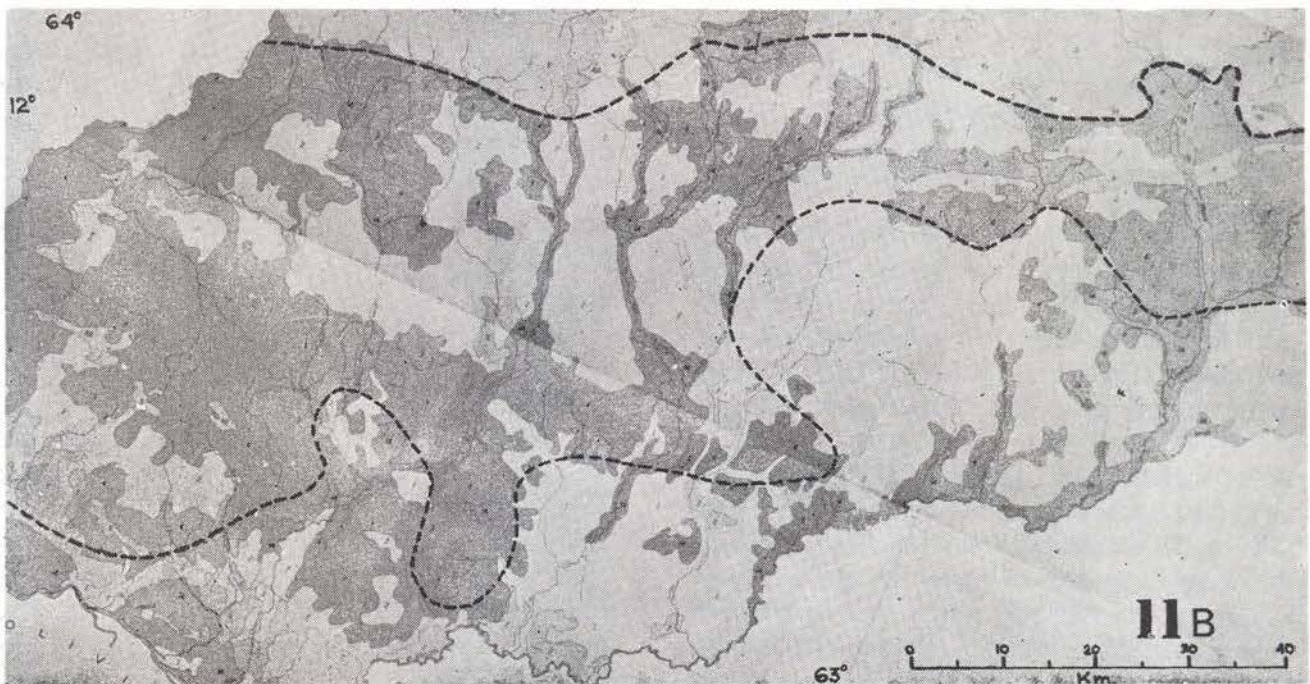


FIGURA 11. Mosaicos de solos (A) e formações vegetais (B) favoráveis e desfavoráveis à existência de refúgios florestais no passado, a sudoeste da Vila Rondônia, Rondônia, (Fundação João Pinheiro, 1975). Área suposta do refúgio Guaporé incluída entre linhas tracejadas.

#### FORMAÇÕES VEGETAIS FAVORÁVEIS

- 1A = Floresta de planície aluvial de porte alto, **somente quando adjacente a formação 4.**
- 3 = Floresta de porte alto, homogênea (menos de dez espécies de árvores grandes), **somente em região dominada por 4.**
- 4 = Floresta de porte alto, heterogênea (mais de trinta espécies de árvores grandes por hectare).

#### FORMAÇÕES VEGETAIS DESFAVORÁVEIS

- 1 = Floresta de planície aluvial de porte baixo a médio (também 1A quando não adjacente a 4).
- 2 = Floresta de porte médio
- 3 = Floresta homogênea, não junta a 4.
- 5 = Floresta de porte baixo a médio.
- 6 = Floresta de porte médio a alto em relevo montanhoso e solos pobres.
- 7 = Campo de várzea; AR = rocha.

restritas a regiões interrefugiais, tampouco invalida a existência e a localização dos refúgios.

Um mapa de refúgios (como a Fig. 10) não deve ser interpretado como uma fotografia de satélite, que mostre ilhas de floresta preservada e persistente num mar de campo ou cerrado; as áreas designadas como refúgios são apenas aquelas onde estatisticamente a probabilidade é maior de ter existido maior continuidade de formações mais úmidas e fechadas, com maior preservação e diferenciação de populações, comparado às regiões interrefugiais.

#### ESTRATÉGIA ÓTIMA PARA PRESERVAÇÃO DE PATRIMÔNIOS GENÉTICOS

Se, após essa discussão, a questão da localização, natureza, e operação dos refúgios parece bastante confusa, é porque ela realmente o é. O reconhecimento desse elemento de confusão, na base teórica de padrões de diferenciação neotropical, tem importantes implicações para a conservação, que hoje é um problema urgente, dos resultados muito diversificados dessa diferenciação de biotas no passado recente.

Há cinco ou dez anos, quando havia ainda muitas áreas neotropicais inacessíveis e informações mínimas sobre os padrões de diferentes biotas, era admissível o uso de hipóteses indutivas para determinar áreas mais merecedoras de conservação, para garantir a continuidade máxima de diversidade genética evoluída durante milhões de anos. Assim, na base de dados relativamente escassos de campo, foram propostos centros de evolução em número reduzido, que eram posteriormente transformados em refúgios florestais (eu mesmo sou culpado de ter lançado esta análise superficial em conferências e no primeiro trabalho desta série: Brown, Sheppard & Turner, 1974). Os refúgios foram em seguida defendidos como áreas que mereciam ser conservadas com primeira prioridade. Propostas neste sentido foram entregues a governos nacionais e órgãos internacionais, levando todo o peso da ciência moderna e indutiva, que se sobrepujou a dados e propostas de naturalistas

antigos, sobre áreas isoladas de maior ou menor endemismo ou riqueza biótica.

Pela análise aqui registrada, percebe-se que tal procedimento, mesmo que tenha as vantagens da simplicidade e unificação teórica, carece de base de dados para merecer o o respeito até agora recebido (um defeito de quase todos os modelos ecológicos atraentes). A definição de centros de evolução e de refúgios correspondentes está sujeita a variâncias de tal monta, que mesmo o modelo maior e mais completo, baseado em muitos milhões de dados de várias partes da natureza, não pode chegar sequer a ser considerado uma teoria digna. Como a maioria das hipóteses biogeográficas (Ball, 1976), a "teoria" dos refúgios é narrativa, indutiva e dificilmente retutável. Assim, foge às normas de teorias científicas aceitáveis. Como modelo, tem valor de previsão, que pode ser (e tem sido) muito útil para a descoberta de novas formas diferenciadas, localização de zonas de hibridização, e obtenção de estoque presumivelmente monomórfico de alta qualidade para experiências genéticas. Mas é muito imatura para ser cristalizada em forma de propostas de áreas específicas para reservas biológicas de última instância, criadas com uma previsão subentendida, que tudo que não for separado e preservado hoje será fatalmente objeto de especulação imobiliária desenfreada e eventual destruição predatória, deixando as regiões preservadas como refúgios artificiais do tipo da fotografia de satélite.

Adicionalmente, não é só a biota da floresta úmida, por mais frágil e diversificada que seja, que precisa ser conservada. De fato, o homem tipicamente escolhe para suas comunidades artificiais plantas e animais altamente produtivos, de estratégia "r", que na natureza ocorrem em forma mais primitiva e diversificada não nas florestas tropicais estáveis, mas em ambientes mais variáveis ou marginais — e nem por isso persistem em ambientes artificiais criados pelo homem. Mesmo para as biotas da floresta, demonstrou-se acima que muitas das espécies mais antigas, raras, e frágeis sofrem processos de marginalização aos refúgios onde se diferenciaram, e se encontram hoje, imprevisivelmente, em trechos restritos de periferias.



Levando em consideração as incertezas na definição dos refúgios, a necessidade de conservação de biotas de todos os tipos de habitats especializados e o fenômeno de diversidade periférica mencionado, resta uma impressão que a melhor determinação indutiva de áreas a serem conservadas deveria passar pelo fogo do pragmatismo empírico antes de ser efetivada. Este pragmatismo exige uma base muito ampla de dados biológicos, na maior parte ainda não disponíveis. Por isso, qualquer política de conservação atual deve inicialmente preservar o máximo possível do que resta no seu estado primitivo, por um período suficiente para estudos mais profundos sobre todas estas áreas, e sobre os efeitos a longo prazo das intervenções do homem. Na medida que estes estudos produzam dados e análises completas, certas áreas poderão então ser liberadas para ocupação e eventual destruição pelo homem, outras indicadas para uma ocupação mais lenta e racional, e outras fechadas permanentemente como refúgios biológicos e geológicos intocáveis. Para a atuação durante o período de estudo intensivo, sugiro o seguinte processo para a eventual determinação de áreas a preservar, para garantir a conservação ótima a longo prazo de patrimônios genéticos na região neotropical:

(1) Para ajudar a eficiência inicial da formulação, empregar-se modelos de refúgios propostos por diversos autores, que tenham trabalhado em setores diferentes das biotas, incluindo apenas análises amplas de espécies e formas e critérios independentes, não biológicos, para transformar centros de endemismo em áreas prováveis de refúgios. Eliminar análises superficiais ("os padrões desta espécie estão de acordo com..."), ou apenas biológicos ("a diferenciação indica a presença de refúgios em tais áreas"), ou sem inclusão de parâmetros ecológicos ("a espécie deveria habitar a floresta") e variação de pressões seletivas e respostas populacionais.

(2) Levar em consideração pontos de coleta e análise indicados por naturalistas como especialmente interessantes, independentemente de estarem incluídos nos refúgios florestais propostos.

(3) Usando-se mapas de clima, topografia, solos e cobertura vegetal, na medida dos existentes, projetar faixas de terra de área na ordem de 5.000 km<sup>2</sup> (mínima para garantir preservação de populações dispersas de grandes organismos; Diamond *et al.*, 1976), aproximadamente circulares na medida do possível (Wilson & Willis, 1975), que incluem um máximo dos seguintes elementos:

- (a) Pontos de coleta especialmente interessantes (ver (2));
- (b) Áreas de refúgio concordantes em várias análises profundas (ver (1));
- (c) Áreas perirrefugiais de topografia e solo favoráveis;
- (d) Habitats não de floresta, nem criados pelo homem, com plantas e animais endêmicos;
- (e) Bacias hidrográficas inteiras; e
- (f) Lagoas e trechos de várzea ou outras baixadas ricas.

(4) Estabelecidas várias áreas que satisfaçam os critérios em (3), declara todas elas de utilidade pública, congelando os valores da terra e impedindo novas transações ou derrubadas pelo prazo do estudo, de preferência tanto nas próprias áreas como em zonas de transição de 20 Km. de largura ao redor delas.

(5) Distribuir um mapa das áreas propostas para o maior número possível de cientistas (botânicos, zoólogos, ecólogos, geólogos, climatólogos etc.), pedindo comentários, informações maiores sobre as regiões, e colaboração na sua análise mais profunda.

(6) Com as áreas refinadas pelos comentários específicos de diferentes cientistas e outros interessados, visitar todas elas com uma equipe pequena de cientistas, que tivessem interesse expresso em problemas de biogeografia e conservação, para percorrer boa parte das regiões e avaliar no campo os níveis de diversidade e endemismo dos grupos que lhes sejam familiares (o que deveria ser repetido em intervalos de 4 a 6 meses). Levar também pessoas capacitadas para verificar parâmetros de solo, clima, topografia e hidrologia das áreas.

(7) Segundo os relatórios dos cientistas, declarar ou não as áreas como reservas biológicas, e fornecer verbas para sua integração, manutenção e fiscalização, como patrimônios valiosos e imprescindíveis ao futuro do país e, eventualmente, da humanidade.

Já que mesmo uma análise minuciosa e pragmática como a aqui sugerida errará por comissão e omissão, seria necessária uma política adicional para as áreas não preservadas, que evite sua destruição irreversível e total. Consistiria em um programa educativo com ênfases em cultivos mistos e nativos, controle biológico, e conservação de solos, que incentive e garanta a preservação permanente (independente de subdivisões ou alienações secundárias ou posteriores) de 50% de todos os habitats e de quaisquer mananciais de água e terras íngremes, como a lei atual rege (mas infelizmente não tem garantido) na Amazônia.

Pode ser considerado por fator de sorte, que as terras mais propícias à manutenção de refúgios florestais no passado e futuro sejam também as menos propícias à agricultura tradicional (apesar do solo excelente), devido a chuvas torrenciais, fortes inclinações e freqüente presença de rocha em decomposição no horizonte B do solo. Infelizmente, é justamente nessas áreas pouco propícias à agricultura, que estão sendo destruídos hoje mais rapidamente os solos e a vegetação (como verificamos em todas as partes da floresta Amazônica visitadas), por derrubada seguida de rápida erosão ou deslizamento. A educação e o cumprimento das leis diminuiriam sensivelmente esse ritmo de destruição irreversível e insensata dos patrimônios da nação.

#### SITUAÇÃO ATUAL DOS REFÚGIOS DO MODELO AQUI PROPOSTO

Considerando os estados atuais das áreas apontadas neste trabalho (Figs. 8 e 10) como mais importantes na evolução dos organismos neotropicais, pode-se notar que :

(1) Alguns refúgios estão bastante fragmentados por processos puramente naturais, que indicam mudanças climáticas a longo prazo; devem estar especialmente sujeitos à des-

truição total. Merecem atenção, por sua atual situação delicada (Marañón, Ventuari, e Araguaia);

(2) Outros refúgios mostram alta porcentagem de floresta subótima. Devem ser estudados com muito cuidado antes de se estabelecerem prioridades para áreas específicas a preservar (Magdalena, Catatumbo, Sucre/Trinidad, Apure, Villavicencio, Huallaga, Yungas, Guaporé, Imerí, Tapajós, Madeira, Bahia, e Rio de Janeiro);

(3) Já existem parques ou reservas efetivas, alguns recentemente estabelecidos, em vários refúgios, possivelmente adequados para a preservação, pelo menos em parte, das suas biotas, mas merecendo consolidação e fortalecimento de sua fiscalização (Chiriquí, Chocó, Rancho Grande, Apure, Marañón, Ucayali, Huallaga, Inambari, Imataca, Roraima, Ventuari, Manaus/Guiana, Rondônia, Bahia, e Rio de Janeiro);

(4) Alguns refúgios são tão pequenos, bem definidos e já mexidos, que mereceriam ação imediata para preservação total (Chiriquí, Darién, Magdalena, Catatumbo, Sucre, Villavicencio, e Imataca);

(5) Vários refúgios já foram bastante modificados pelo homem, com destruição de grande parte de suas biotas e extinção de muitas espécies, pelo menos localmente (Chiriquí, Chimborazo, Cauca, Magdalena, Villavicencio, Putumayo, Huallaga, Chanchamayo, Belém, Araguaia, Bahia, e Rio de Janeiro).

(6) A destruição intensiva continua nesses mesmos refúgios, e foi iniciada recentemente, em larga escala, em muitos outros (Darién, Catatumbo, Rancho Grande, Apure, Ucayali, Yungas, Imataca, Tapajós, e Rondônia);

(7) Um dos refúgios brasileiros, o menos conhecido de todos, visitado por meia dúzia de naturalistas e repleto de formas endêmicas ainda não descritas, ligadas a elementos andinos (Guaporé), hoje está condenado à destruição total em pouco tempo, a não ser que medidas de emergência sejam tomadas; deve representar a primeira grande biota sul-americana que desaparecerá completamente antes de ser minimamente conhecida.

O homem tropical, acostumado com uma natureza constante, luxuriante, e aparentemente infinita, é pouco previdente em relação ao patrimônio futuro que esta natureza representa. Evidências recentes, como as relatadas no presente trabalho, mostram que a floresta tropical é altamente diferenciada geograficamente, e assim, de fato, muito limitada em termos de comunidades locais. Historicamente é inconstante, e as maiores inconstâncias registradas no passado poderão tornar a ocorrer em futuro próximo, mesmo sem a ajuda do homem. É ainda muito enganadora na sua riqueza a longo prazo, frágil e pouco resistente ao manejo ou substituição dos seus elementos. A deterioração pós-ótima do clima e a progressiva e irreversível destruição de solos e de bacias hidrográficas, sugerem que a floresta pluvial hoje eliminada jamais será recuperada; se a sucessão levou milhares de anos em condições

climáticas ótimas, levará dezenas de milhares nas atuais condições, tempo muito maior que as dimensões e impaciência do planejamento e experiência do homem. A hora de pensar em preservação e previdência para gerações futuras está passando, e a perda total de patrimônios genéticos já se verifica em diversas regiões neotropicais em que este estudo foi realizado; no oeste de Mato Grosso (refúgio Guaporé), esta destruição freqüentemente ocorreu nos dias após a realização dos estudos, ou até em conjunto com eles, e não resta hoje nem um único sítio dos usados para obter as informações relatadas aqui sobre essa região. Espera-se, por isso, que as pessoas que tenham voz ativa para clamar, e poder garantir uma parcela do passado para usufruto do futuro, possam agir neste sentido, com a necessária urgência e sabedoria.

## APÊNDICE

Sistemática e Biologia dos Ithomiinae, com revisão dos gêneros *Roswellia* e *Tithorea*, descrição de quatro novas subespécies de *Tithorea* e *Eutresis* e de uma nova espécie de *Hypothyris*, sugestões para a revisão dos gêneros *Hypothyris* e *Napeogenes*, e dados biológicos sobre outros gêneros.

A parte da subfamília Ithomiinae já revisada por Fox (1956, 1960, 1965, 1967; Fox & Real, 1971) consiste das tribos Tithoreini (gêneros *Roswellia*(\*), *Athesis*\*, *Patricia*\*, *Eutresis*\*, *Olyras*\*, *Athyrtis*, *Elzunia*\*, e *Tithorea*(\*)), Melinaeini (gênero *Melinaea*), Mechanitini (gêneros *Thyridia*, *Sais*, *Forbestra*, *Mechanitis*, *Scada* e um novo gênero do Lamas), e Napeogenini [gêneros *Aremfoxia*\*, *Napeogenes*(\*), *Rhodussa*, *Placidula*, *Epityches*\*, *Garsauritis*, *Hypothyris* e *Hyalyris*(\*)]. Os gêneros assinalados com asterisco são preferencialmente subtropicais; o asterisco entre parênteses significa que alguns dos membros do gênero são subtropicais, outros tropicais. Todos estes gêneros foram revisados minuciosamente no decorrer da análise de padrões de diferenciação. Os grupos subtropicais foram re-

visados juntos com os tropicais das tribos, dentro dos limites do conhecimento atual. Adicionalmente, foram considerados o gênero *Methona* (revisado por Lamas, 1973, junto com *Thyridia*, o novo gênero, e o danaina *Ituna*) e três gêneros tropicais já revisados por este autor (*Ceraticada* — Brown & D'Almeida, 1970; *Prittwitzia* — Brown, Mielke & Ebert, 1970; e *Aeria* — Brown, Lamas M., Ebert & Dias F<sup>o</sup>, em preparação). Todos os outros gêneros tropicais da subfamília (Ithomiini: *Ithomia*(\*); Oleriini: *Oleria*(\*), *Hyposcada*; Dircennini: *Callithomia*, *Dircenna*, *Ceratinia*, *Episcada*(\*), e *Pteronymia*(\*); Godyridini:(1) *Godyris*(\*), *McClungia*, *Hypoleria*, *Pseudoscada*, e *Heterosais*), bem como os gêneros subtropicais (Ithomiini: *Pagyris*\* e *Miraleria*\*; Oleriini: dois gêneros novos; Dir-

(1) — A nomenclatura e a composição das tribos respeltam as desenvolvidas por Fox (1961) e confirmadas por d'Almeida (com. pessoal), não adotando as mudanças apresentadas no último trabalho do Fox (1968).

MELINAEA

FOX (1960, 1965)

REVISÃO - K. BROWN (1975)

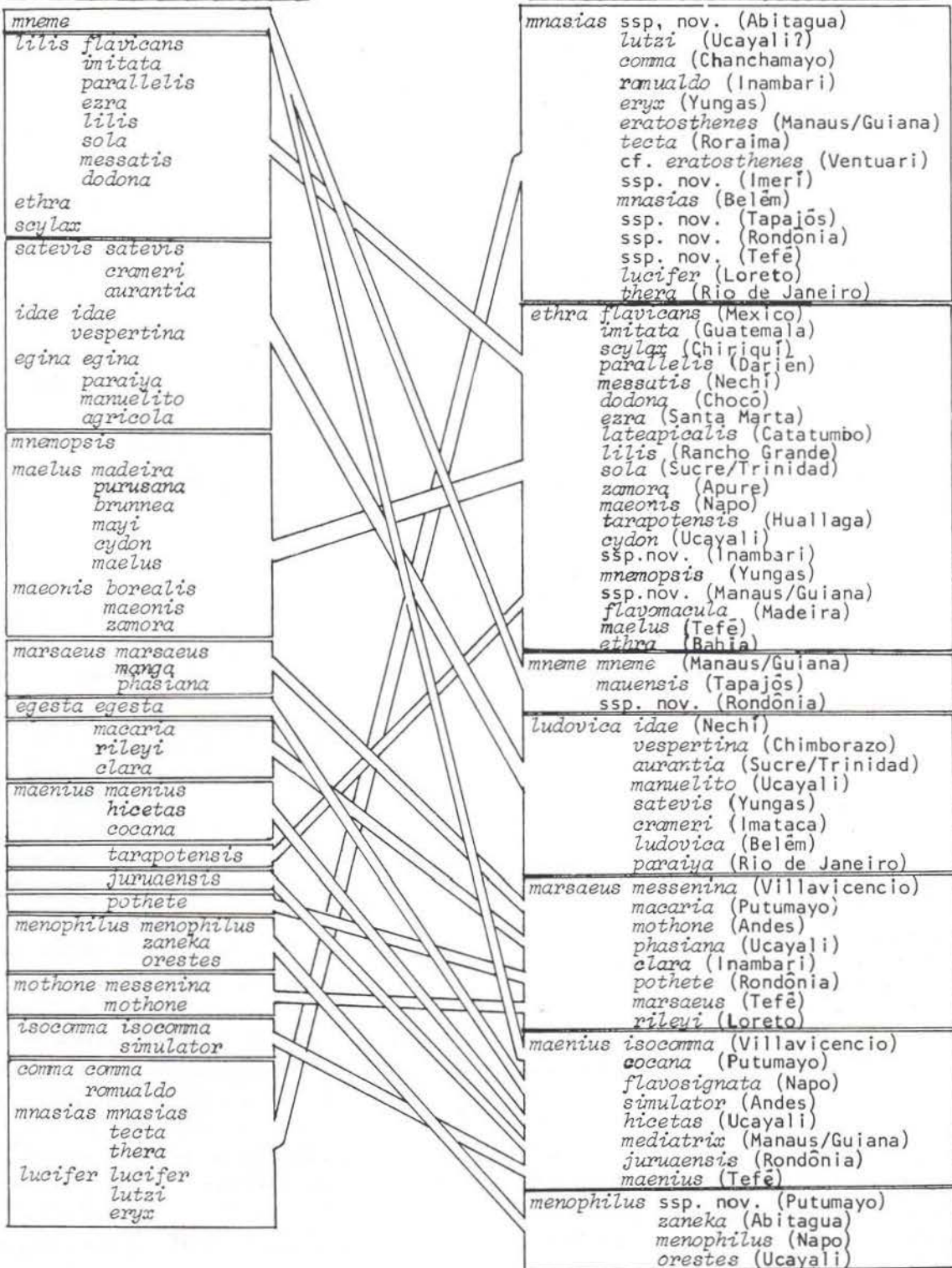


FIGURA 12. Revisão do gênero *Melinaea* (à direita; Brown, 1977) com relação à última revisão de Fox (1960, 1965; à esquerda). O grau de reorganização (G.R.) é representado pelo número de cruzamentos nas ligações no centro, entre entidades correspondentes, dividido pela média entre os números de espécies anterior e na revisão; neste caso, é equivalente a  $41/13 = 3,15$ .

MECHANITIS

FOX (1967)

REVISÃO - K. BROWN (1975)

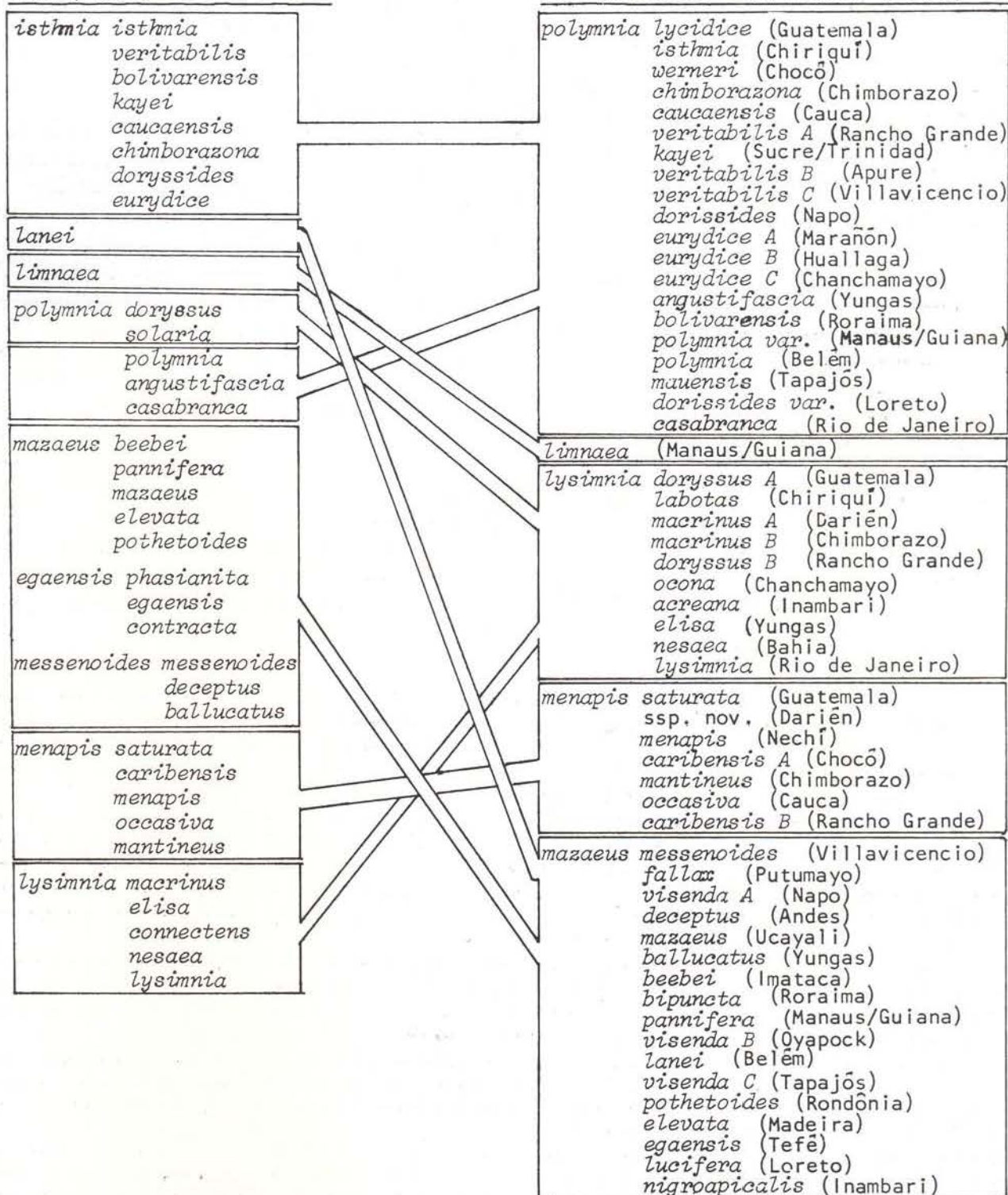


FIGURA 13. Revisão do gênero *Mechanitis* (à direita; Brown, 1977) com relação à última revisão de Fox (1967; à esquerda). G.R. = 10/7 = 1.43.

cennini: *Velamysta*\* e *Hyalenna*\*; Godyridini: *Dygoris*\*, *Hymenitis*\*, *Hypomenitis*\*, *Veldyris*\*, e um gênero novo), foram também estudados para verificar se seus padrões de diferenciação divergiam dos padrões apresentados pelos gêneros revisados. Uma vez que as únicas diferenças evidentes prendem-se às distribuições amplas de espécies subtropicais nos Andes — fenômeno também observado nos componentes subtropicais dos gêneros revisados e dos Heliconiini — o estudo concentrou-se nas tribos já razoavelmente definidas nas revisões de Fox.

**Melinaea e Mechanitis**: A análise biogeográfica, novos dados de coleções e trabalho de campo levaram a uma revisão sistemática destes dois gêneros, que resultou na redução do número de espécies de 19 e 9 para 7 e 5, respectivamente, e exigiu a descrição de 9 novas subespécies e o reconhecimento de 26 diferenciados de menor importância, não reconhecidos por Fox, nem merecendo descrição formal, mas que demonstraram forças seletivas divergentes em áreas adjacentes (Brown, 1977). As reorganizações que se tornaram necessárias nestes dois grupos, em virtude dos novos

dados sistemáticos e biológicos, são representadas graficamente nas Figuras 12 e 13. A Figura 14 mostra a inesperada transição verificada em diversas regiões de Panamá, Colômbia e Venezuela, entre *Mechanitis* "polymnia" *doryssus* (sensu Fox) e *M. lysimnia macrinus*, o que exigiu a união destas entidades na espécie *lysimnia*. Semelhantes transições indicaram as unidades apresentadas à direita da Fig. 13, para as espécies *polymnia* (que inclui *isthmia* da análise de Fox) e *mazaeus* (que inclui a *egaensis* e *messenoides* de Fox). Seria admissível que *menapis* e *mazaeus* sejam co-específicas, e que *limnaea* faça parte de *lysimnia* (ligada a *l. solaris* por *bipuncta*, colocada por enquanto com *mazaeus*), o que reduziria o número de espécies no gênero a apenas 3 (Brown, 1977). Entretanto, recentes trabalhos biológicos sugerem que *menapis saturata* e uma parte de *mazaeus* poderiam ser de fato boas espécies biológicas, o que implicaria em número maior de espécies do que indicado na Figura 13.

Alguns elementos da análise apresentada na Fig. 12 são algo dúbios; trabalhos biológicos futuros possivelmente modificarão o es-

FIGURA 14. Transição entre *Mechanitis lysimnia doryssus* (em cima, à esquerda) e *M. l. macrinus* (em baixo à direita), demonstrado por exemplares de El Tucuco, Sierra Perijá, no noroeste da Venezuela (primeiros dois na fileira de cima, face ventral; Facultad de Agronomia, Maracay); do rio Dagua, ao oeste de Cáli, Colômbia (em cima, à direita; Museu Britânico), e do Cerro Campana, Panamá (nas duas fileiras inferiores; coleção do Gordon B. Small). Todos 0,6x, cores preto, amarelo e alaranjado.

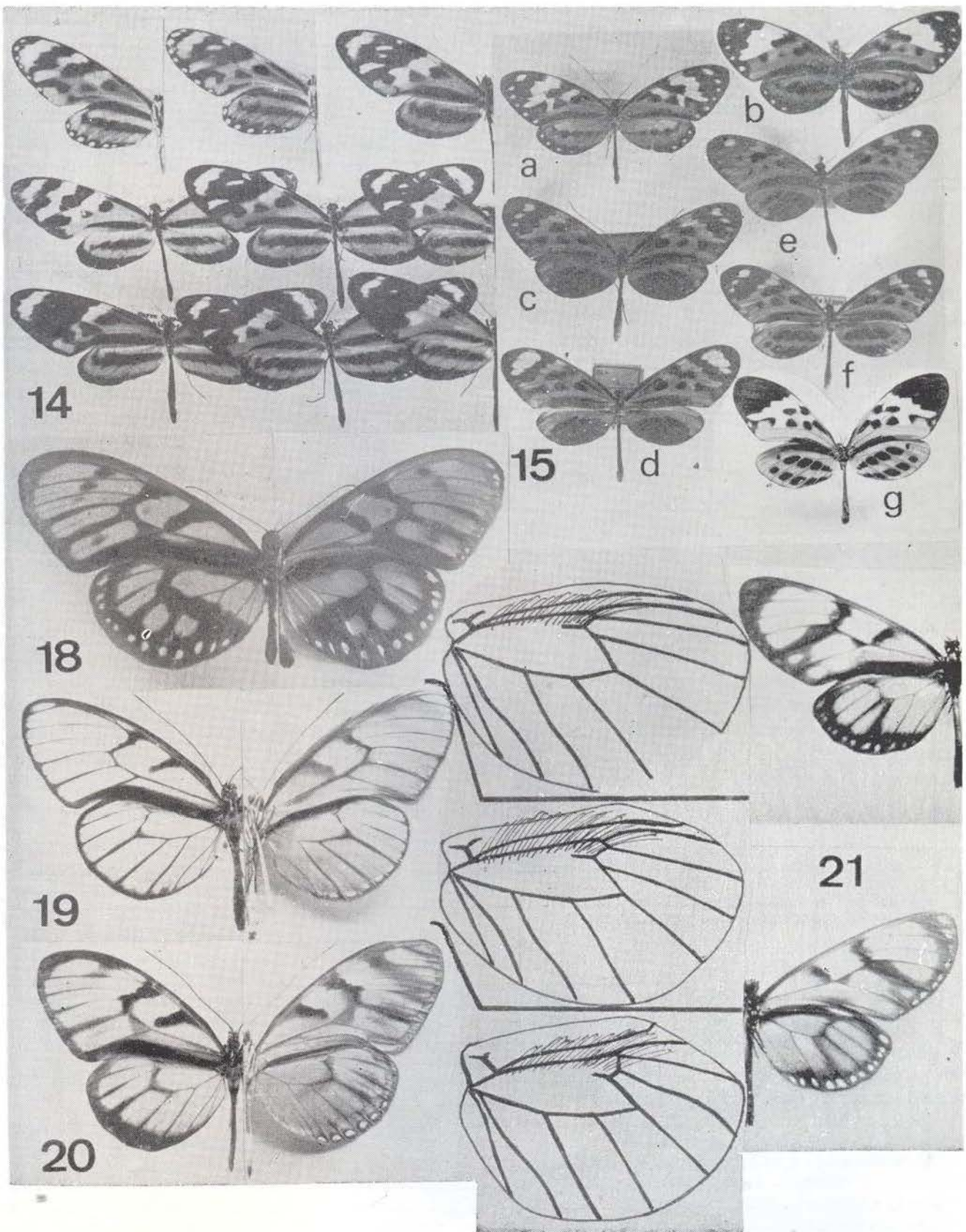
FIGURA 15. Raças de *Melinaea mnasias*, e transições entre os subgrupos de *mnasias*, *lucifer*, e *comma*: a, *m. mnasias* (Ourém, Pará); b, *m. ssp. nov.* (Itaituba, Tapajós); c, *m. transição mnasias/lucifer* (Tefé, Amazonas); d, *m. lucifer* (Benjamin Constant, Amazonas); e, *m. eryx* (?=*lucifer/romualdo*), holótipo, Alto Rio Juruá, Acre; f, *m. transição lucifer/comma* (Eirunepé, Amazonas); g, *m. comma* (Chanchamayo, Peru). Todos no Museu Nacional, Rio de Janeiro, exceto b (Ricardo Diringshofen, São Paulo) e g (coleção do autor). Todos 0,6x, cores preto, amarelo e alaranjado.

FIGURA 18. *Roswellia acrisione acrisione*, fêmea, dorsal (à esquerda) e ventral (no centro), Oberer Pastaza 1000 m., Ecuador, Niepelt Okt.-Dec. 1906, no Museu Nacional (Rio de Janeiro), n.º 16/516, tamanho natural, asas principalmente transparentes com nervuras e margens pretas, pontos brancos, ápice da asa anterior alaranjado; e venação da asa posterior do macho (à direita), 2x.

FIGURA 19. *Roswellia acrisione vitrala*, macho, dorsal (à esquerda) e ventral (no centro), Pucará, Cajamarca, Peru, 1800 m., 9-XII-75, coleção do autor, tamanho natural, asas principalmente transparentes com nervuras e margens pretas, pontos brancos, e costa da asa anterior e margem da asa posterior com coloração alaranjada; e venação da asa posterior (à direita), 2x.

FIGURA 20. *Athesis clearista colombiensis*, macho, dorsal (à esquerda) e ventral (no centro), Cali, Colômbia, coleção do autor, tamanho natural, asas principalmente transparente-amarelo-verdes com nervuras e margens pretas, pontos brancos, coloração alaranjada nas margens; e venação da asa posterior (à direita), 2x. Notar diferenças nas nervuras humeral e recorrente.

FIGURA 21. *Eutresis hypereia imeriensis* nov., holótipo macho, dorsal (superior) e ventral (inferior), Cerro Neblina, Norte Brasil, 900 m., 14-IX-64, Facultad de Agronomia, Maracay, tamanho natural, asas transparentes e ocres com nervuras e margens pretas e pontos brancos.



quema do gênero *Melinaea*, o qual, por enquanto, está baseado principalmente, em análise biogeográfica e morfológica, e às vezes em transições descobertas entre as "espécies" de Fox (Fig. 15).

Três das seis espécies de *Melinaea* em Rondônia possuem larvas semelhantes às de *Danaus*, que alimentam em uma planta semi-decumbente, provavelmente do gênero *Forsteronia* (Apocynaceae: Echitoideae).

Nas Figuras 12 e 13, os nomes entre parênteses após os nomes das subespécies à direita, representam refúgios propostos como responsáveis pela diferenciação de cada entidade, com a nomenclatura proposta em trabalhos já publicados (Brown, 1976a, 1976b, 1977).

As Figuras 16 e 17 representam os padrões de diferenciação geográfica observados respectivamente em *Mechanitis polymnia* e em *Melinaea ethra*.

**Thyridia** (= *Xanthocleis auctorum* nec Boisduval) e o novo gênero de Lamas: Ao se estender a análise para outros grupos de Ithomiinae de grande porte e linhagem antiga, foram examinados os gêneros restantes dos Mechanitini e todos os dos Tithoreini. O gênero monotípico *Thyridia* já foi revisado, e um novo gênero proposto para uma espécie nova e primitiva, por Lamas (1973). A biogeografia e biologia desses gêneros foram adequadamente discutidas nessa tese. Recentemente, J. Vasconcellos Neto obteve *Thyridia psidii pallida* e *T.p. cetoides* do mesmo grupo de larvas cole-

tadas em Campinas, o que confirma a mistura de raças que caracteriza o interior de S. Paulo.

**Sais:** Este gênero monotípico já foi revisado duas vezes, por D'Almeida & Fox (1941) e Fox (1967); não surgiram novas perspectivas no material visto, mas houve indicação de ampla mescla de patrimônios genéticos em algumas partes da Bacia Amazônica. A espécie tem fortes preferências por áreas ribeirinhas, e ocorre em colônias muito esparsas e separadas entre si, mas seu poder de dispersão deve ser grande. A planta de alimentação da larva (no grupo "Echites"<sup>(2)</sup> da família Apocynaceae) e a morfologia larval (que parece um proto-*Mechanitis*, com "dentes" laterais quadradas ao invés de cônicos) indicam que o gênero é mais primitivo que *Mechanitis*, de acordo com sua restrição ao continente sulamericano; anteriormente, esta distribuição foi usada para argumentar uma origem mais recente, quando se supunha que os Ithomiinae tivessem invadido a América do Sul através do Estreito de Bering e da América do Norte, teoria agora amplamente desacreditada.

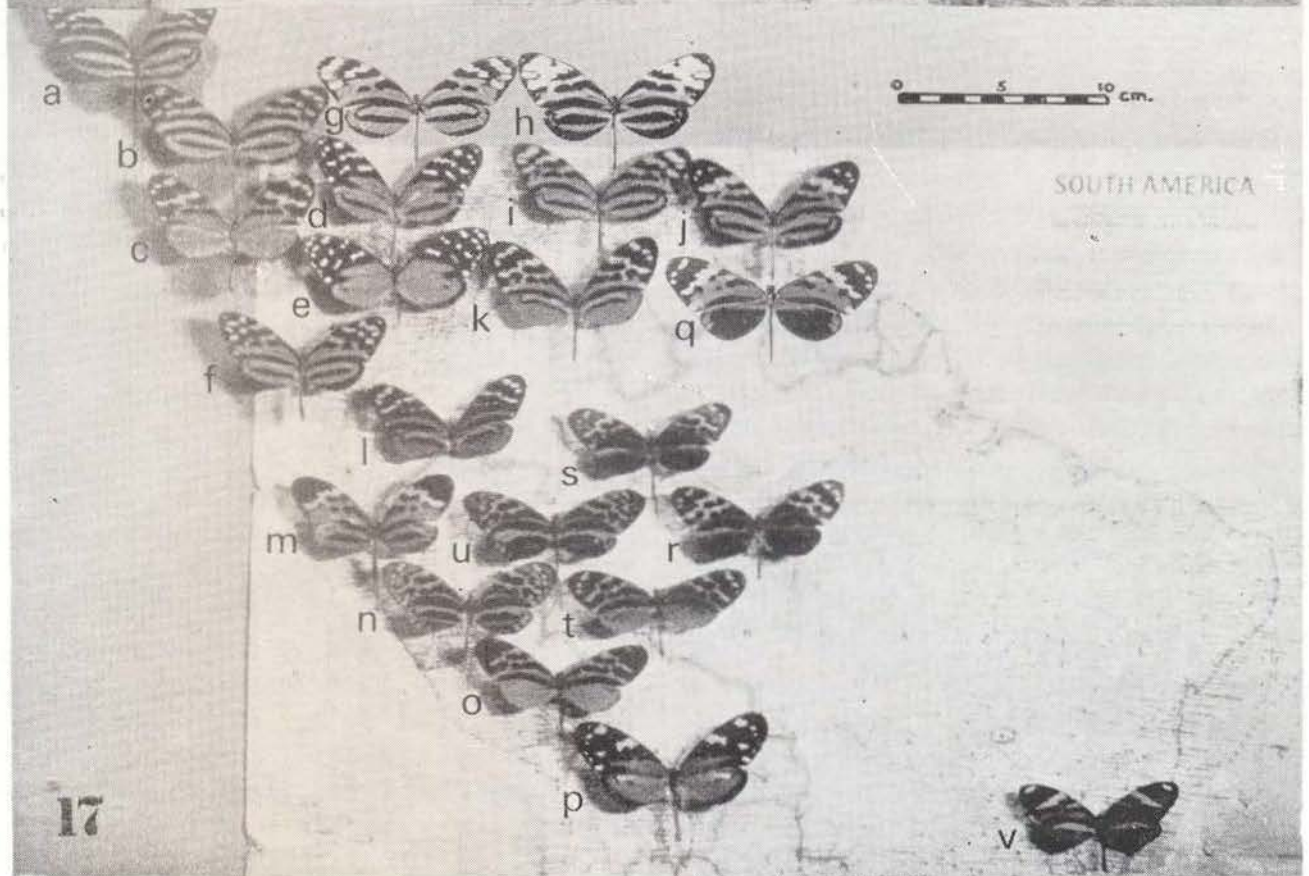
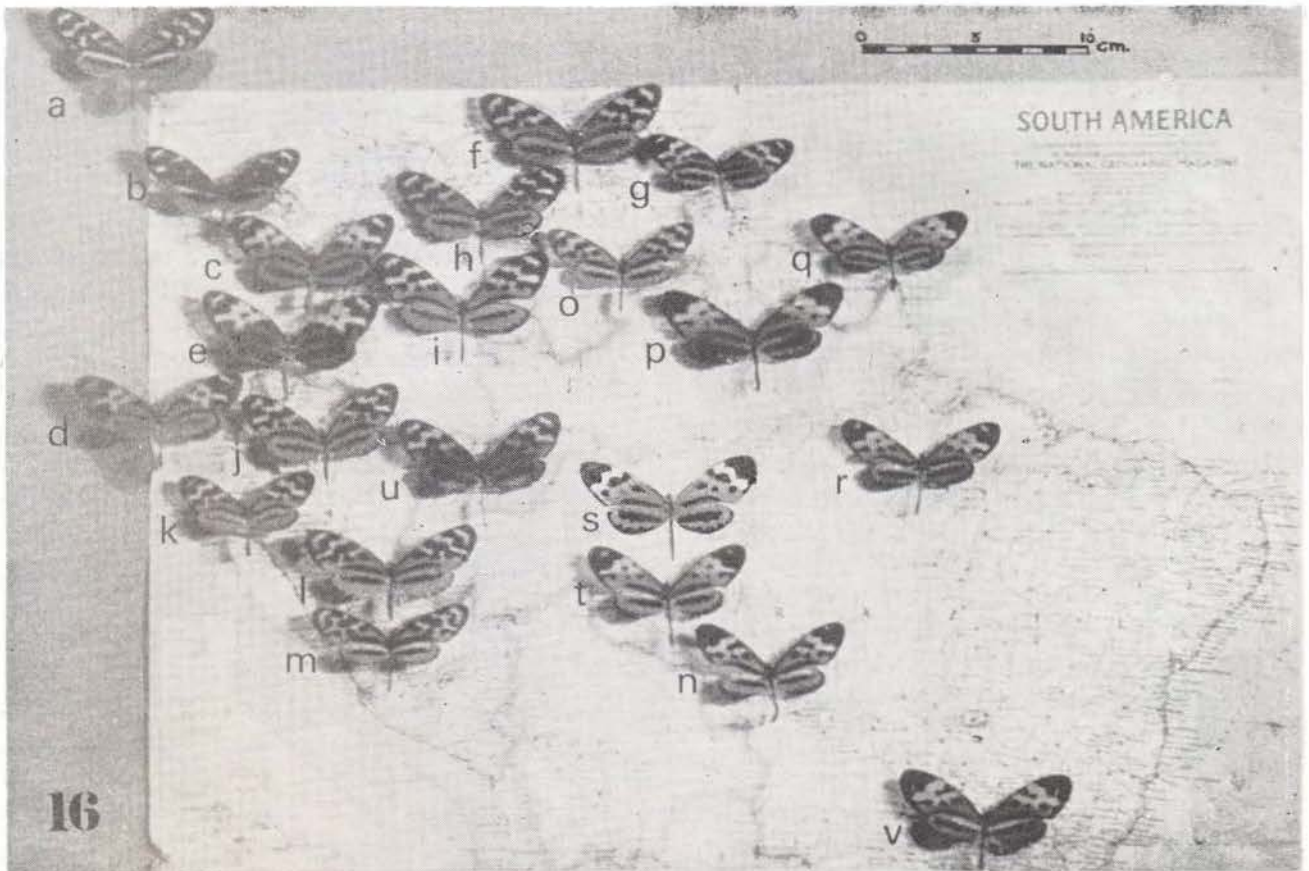
**Scada:** Segundo Fox (1967), este gênero tem 15 espécies, mas parece mais provável que de fato seja tritípico; pelo menos, pode ser dividido em três grupos morfológicamente aparentados, cada um composto de uma série de "espécies" alopátricas. Somente investigações biológicas extensas podem esclarecer se estas linhas vicariantes e, presumivelmente, monofiléticas já atingiram níveis de especia-

[2] — Gêneros diversos, inclusive *Prestonia*, *Fernadia*, *Mezechites*, *Forsteronia*, *Odontadenia*, *Allomarkgrafia*, *Temnadenia*, *Macrosiphonia*, *Galactophora*, *Secundatia*, de plantas pouco leitosas, quase todas trepadeiras (exceto em mudas pequenas) com folhas opostas em nós bem distanciados no galho delgado mas resistente, da subfamília Echitoideae (Woodson, 1933-36).

FIGURA 16. Diferenciação geográfica em *Mechanitis polymnia*. a, p. *lycidice*; b, p. *isthmia*; c, p. *wernerii*; d, p. *chimborazona*; e, p. *caucaensis*; f, p. *veritabilis* A; g, p. *kayei*; h, p. *veritabilis* B; i, p. *veritabilis* C; j, p. *dorissides*; k, p. *eurydice* A; l, p. *eurydice* B; m, p. *eurydice* C; n, p. *angustifascia*; o, p. *bolivarensis*; p, p. *polymnia* var. *escura*; q, p. *polymnia* var.; r, p. *polymnia*; s, p. *mauensis*; t, p. *angustifascia* var.; u, p. *dorissides* var.; v, p. *casabranca*. Coleção do autor, exceto p e q (W.W. Benson) e s (R.F. d'Almeida). Todos 0,30 x, cores preto, amarelo e alaranjado. Veja também Figura 13.

FIGURA 17. Diferenciação geográfica em *Melinaea ethra* (sensu latu). a, e. *flavicans*; b, e. *imitata*; c, e. *scylax*; d, e. *parallelis*; e, e. *messatis*; f, e. *dodona*; g, e. *ezra*; h, e. *lateapicalis*; i, e. *lilis*; j, e. *sola*; k, e. *zamorae* (= *borealis*); l, e. *maeonis*; m, e. *tarapotensis*; n, e. *cydon*; o, e. ssp. nov.; p, e. *mnemopsis*; q, e. ssp. nov.; r, e. *flavomaculata* (= *madeira*); s, e. *maelus*; t, e. "brunnea" = *cydon* x ssp. nov. (o); u, e. *maelus* x ssp. nov. (o); v, e. *ethra*. Coleção do autor, exceto e, o, r, s, t, u (Museu Nacional, Rio de Janeiro), e g, h e q (Museu Britânico). Todos 0,27 x, cores preto, amarelo e alaranjado até chocolate-marrom. Veja também figuras 3 e 12.





ção, ou se ainda representam raças interférteis; a questão possui pouca importância para a análise dos efeitos da vicariância. A espécie *echo* Fox, criada em 1967 para exemplares de *theaphia* sem coloração vermelha nas margens da asa posterior (lado ventral), não parece possuir suficiente diferenciação morfológica de *theaphia*, junto com a qual sempre ocorre em proporção reduzida, para merecer separação. Dois exemplares machos (além do casal de tipos, com procedência apenas "Brasil") de *S. delicata* foram descobertos: um no Museu Britânico (coleção Joicey) de "Pernambuco", e outro no Museu de Zoologia da USP (São Paulo), procedente de Água Azul, Vicência, Pernambuco. Parece que esta entidade representa uma raça nordestina de *S. karschina*.

**Forbestra:** Os componentes deste gênero parecem ser tão polimórficos e amplamente distribuídos na região amazônica quanto as espécies de *Mechanitis*, sendo porém muito mais raros e assim difíceis de se analisar; os processos de especiação no gênero ainda são obscuros. Na região de Benjamin Constant, no oeste do Brasil, parecem existir quatro espécies bem definidas, que entretanto não coincidem com as espécies indicadas por Fox. Os padrões de diferenciação, porém, são razoavelmente bem definidos, independentemente das decisões sobre associação das raças em 3, 4, ou 5 espécies biológicas.

**TITHOREINI: Athyrtis:** A maioria dos gêneros de Tithoreini é subtropical e habita maiores altitudes nos Andes (ocasionalmente até a América Central). Porém o gênero monotípico *Athyrtis* é restrito a pequenas altitudes, em floresta tropical sob forte influência climática dos Andes. Sua diferenciação, como a dos gêneros subtropicais, é mínima, e se distingue apenas três raças. A principal e mais variável delas, *A. mechanitis salvinii*, ocorre por todo o leste do Peru, norte da Bolívia e oeste do Brasil (até o noroeste de Mato Grosso e sudoeste de Amazonas).

**Roswellia e Athesis:** O gênero primitivo *Roswellia* tampouco prefere as regiões frias dos Andes; ocorre nos sopés entre 300 e 1000 m. de altitude. É tão raro e difícil de se coletar, que sua subespécie sulina (*R. acrisione*

*vitrata* Kaye, do alto rio Marañón no norte do Peru), não vista por Fox, foi colocada por ele no gênero *Athesis* (*A. clearista*) (Fox, 1950). Posso confirmar, de experiência própria, que a gigante *Roswellia a. acrisione* (Fig. 18), que ocorre muito escassamente em coínas no leste do Equador, frustra qualquer tentativa de coleta. Ao contrário, *R. a. vitrata* (Fig. 19) é fácil de se localizar e coletar; sua ausência em coleções seria apenas devida à distribuição irregular dos lepidopterologistas no norte do Peru. G. Lamas M., W. Benson, L. Gilbert e o autor não tiveram dificuldades em apanhar meia dúzia durante três dias, em quatro locais diferentes, em dezembro de 1975, assim multiplicando por 4 o número de exemplares conhecidos. A venação da asa posterior de *vitrata* mostra sua afinidade com *Roswellia* (Figs. 18-19), e não com *Athesis* (Fig. 20), mas a diferenciação etológica e tamanho menor sugerem que poderia já ter atingido o nível de espécie biológica; darei parabens, porém, à pessoa que consiga evidência sobre esta questão, dada a inacessibilidade e rápida destruição dos habitats, já muito restritos, de *vitrata*, e à falta total de cooperação e o vôo alto de *acrisione*. Assim, propõe-se incluir no gênero *Roswellia*, tido como o mais primitivo dos ithomiinae neotropicais, três raças de uma única espécie:

1. *Roswellia acrisione deflavata* (Niepelt, 1928). Altos Rios Caquetá e Putumayo, ao sul da Colômbia (refúgio Putumayo);
2. *Roswellia acrisione acrisione* (Hewitson, 1869). Sopé dos Andes a leste do Equador, em florestas densas e úmidas em terreno undulado (refúgio Abitagua);
3. *Roswellia acrisione vitrata* (Kaye, 1918). Médio-alto Rio Marañón, no extremo sul de Equador e noroeste do Peru, em florestas remanescentes a médias altitudes (refúgio Marañón).

Estes três refúgios (Putumayo, Abitagua, e Marañón) produziram diferenciação em muitas outras espécies de Heliconiini e Ithomiinae (Brown, 1976a, 1976b, 1977); a maioria deles se encontra, hoje, em elevações maiores que as faixas ocupadas por *R. acrisione* (exceto *vitrata*). É possível que *Roswellia*, como ou-

tras espécies muito antigas e hoje extremamente raras (Brown, 1972b, 1977; Brown & Benson, 1975a, 1977), tenha sido marginalizada do seu habitat ótimo pela competição com outros parentes mais novos, como *Athesis*, *Eutresis*, *Olyras*, *Patricia*, e *Elzunia*. Estão de acordo com esta hipótese o menor tamanho, a maior abundância, e a ocupação de maiores altitudes (até 1800 m.), de *vitrala* no alto Rio Marañón, onde somente *Patricia deryllidas demylus* e *Elzunia pavonii* aparecem como competidores em potencial; a primeira é muito rara e geralmente restrita a grandes altitudes (> 1800 m.), enquanto a segunda é adaptada a habitats mais abertos e secundários em altitudes menores.

W. Benson (com. pessoal) também sugere que fatores climáticos poderiam influenciar as diferenças entre *R. a. acrisione* e *R. a. vitrala*: o alto rio Marañón recebe apenas um quarto da precipitação anual em relação às colinas de Abitagua; esse fato poderia determinar a seleção contra indivíduos grandes ou de voo alto.

**Eutresis, Olyras e Patricia:** O gênero ditípico *Eutresis*, como suas irmãs *Olyras* e *Patricia*, está restrito a florestas subtropicais, de altitudes médias nos Andes, chegando até a Venezuela e o sul da América Central (no caso de *O. crathis theon*, considerada como boa espécie por Fox (1956), até o sul de México). Por isso, foi uma surpresa muito grande a descoberta de uma nova subespécie de *Eutresis hypereia* no norte do Brasil, nas vertentes cálidas do Pico da Neblina. De fato, essa região, sob influência do refúgio Imerí, é uma das menos conhecidas em todo o Brasil, apesar de o alto rio Negro ter sido visitado por vários naturalistas neste século — alguns dos quais, como Abraham Roman, José Cândido do Mello Carvalho, e J.F. Zikán, coletaram lepidópteros. Entretanto, as únicas borboletas provenientes do Pico da Neblina que eu conheço foram coletadas por J. e B. Bechyne e depositadas na Facultad de Agronomía em Maracay, Venezuela. Entre elas, encontra-se um único exemplar da espécie andina *Eutresis hypereia*, a quase 1000 km. das populações mais próximas conhecidas dessa espécie, e bastante diferenciada das outras raças; é descrita a seguir.

***Eutresis hypereia imeriensis* ssp. n.**  
(Fig. 21)

**Holótipo macho:** Comprimento da asa anterior 40 mm. Face dorsal combinando caracteres de outras subespécies de *hypereia*, diferindo de todas elas pela grande extensão da coloração ocre (cobrindo toda a asa posterior com exceção da margem e faixa transversal, e o terço basal da asa anterior), pela boa definição da faixa transversal negra sobre as nervuras discocelulares e Cul da asa posterior, e pela falta de qualquer faixa ou mancha negra subapical na asa anterior. Todas as nervuras pretas; asa anterior transparente nos dois terços distais, com mancha celular, desenhos submarginais nos espaços Cul-Cu2 e Cu2-2A, e faixa transversal sobre as discocelulares e Cul negros; margens negras com pontos claros e semiditulos submarginais, em pares entre as nervuras. Face ventral muito semelhante à dorsal, com os pares de pontos brancos submarginais melhor definidos, e uma listra branca mediocostal (acima da extremidade da célula discal) na asa posterior. Corpo negro, patáguas (dorsais) e listras estreitas laterais abdominais amarelas, pontos brancos dorsais na cabeça e ventrais no tórax. Antenas cinzas na metade distal, alaranjadas na metade apical.

**BRASIL:** Amazonas, "Cerro Neblina, Norte Brasil" (provavelmente 0°43' N., 66°07' W., num tributário do alto Rio Cauaburi), 900 m.. 14-IX-64, J. & B. Bechyne leg., na Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. Segundo Mila Bechyne, o exemplar foi coletado no lugar onde o grupo começou a caminhada para o Pico da Neblina, após viagem por canoa no lado brasileiro.

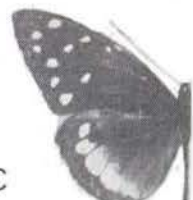
A outra única subespécie que às vezes pode apresentar faixa transversal negra bem definida na asa posterior e falta dos elementos escuros subapicais na asa anterior é *E. h. imitatrix*, onde esses elementos não são observados em combinação com coloração ocre extensa. Ocorre nas vertentes orientais dos Andes no Equador, Peru e Bolívia. *E. h. hypereia* de Colômbia e o norte da Venezuela possui muita coloração ocre (de tom mais quente de que em *imeriensis*), mas faltam os outros caracteres mencionados.



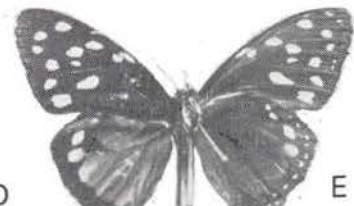
**A**  
*T. tarricina duenna* ♂ KB  
Candelaria, Oaxaca, Mex.



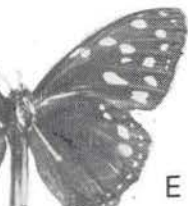
**B**  
*T. tarricina pinthias* ♂ KB  
Potrerillos, Chiriquí



**C**  
*T. tarricina hecalesina* ♂ MN  
Colômbia



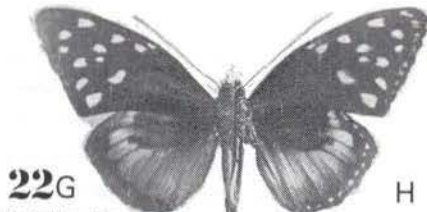
**D**  
*T. tarricina parola* ♂ KB  
Pance, Cali, Colômbia



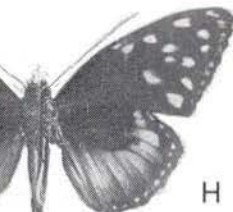
**E**  
*T. tarricina parola* ♀ KB  
Pance, Cali, Colômbia



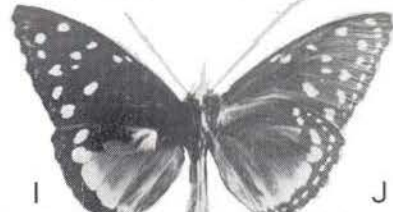
**F**  
*T. tarricina tarricina* ♂ KB  
Rio Negro, Meta, Colômbia



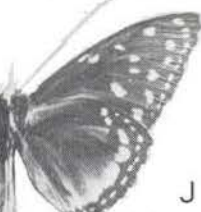
**22G**  
*T. tarricina tagarma* ♂ MN  
Chanchamayo, Peru



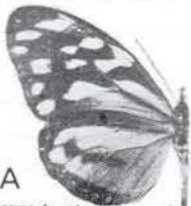
**H**  
*T. tarricina tagarma* ♀ MN  
Chanchamayo, Peru



**I**  
*T. tarricina franciscoi* ♂ KB  
San Juan de Colón, Ven.



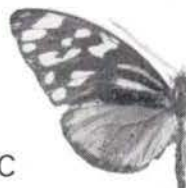
**J**  
*T. tarricina franciscoi* ♀ KB  
San Juan de Colón, Ven.



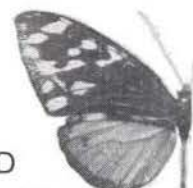
**A**  
*T. harmonia salvadoris* ♂ KB  
Candelaria, Oaxaca, Mex.



**B**  
*T. harmonia hippothous* ♂ KB  
Catemaco, Veracruz, Mex.



**C**  
*T. harmonia helicaea* ♂ WB  
Rincón, Osa, Costa Rica



**D**  
*T. harmonia irene* ♂ KB  
Farfan, Canal Zone, Pan.



**E**  
*T. harmonia furina* ♂ KB  
Boquerón, Colômbia



**F**  
*T. harmonia manabiana* ♂ KB  
Tinalandia, W. Ecuador



**G**  
*T. harmonia furia* ♂ KB  
San Esteban, Venezuela



**H**  
*T. harmonia megara* ♂ KB  
Simla, Arima, Trinidad



**I**  
*T. harmonia napona* ♂ KB  
Leste do Equador



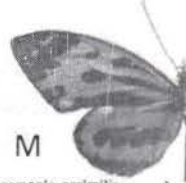
**J**  
*T. harmonia hermias* ♂ KB  
Leste do Equador



**K**  
*T. harmonia assimilis* ♀ MN  
Alto Jurua, Acre, Brasil



**L**  
*T. harmonia martina* ♂ KB  
Tingo Maria, Peru



**M**  
*T. harmonia assimilis* ♂ MN  
C. Samuel, RO, Brasil



**N**  
*T. harmonia neitha* ♂ KB  
Vitoc, Chanchamayo, Peru



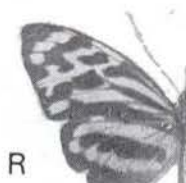
**O**  
*T. harmonia melanina* ♂ KB  
Xapuri, Acre, Brasil



**P**  
*T. harmonia pseudonyma* ♂ KB  
Buriil, Mato Grosso, Bra.



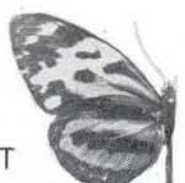
**Q**  
*T. harmonia deltana* ♂ KB  
Caripito, Venezuela



**R**  
*T. harmonia sulphurata* HT 10C  
S. Gabriel, R. Negro, Bras.



**S**  
*T. harmonia harmonia* ♂ RFA  
Obidos, Pará, Brasil



**T**  
*T. harmonia mop-a* ♂ KB  
Belém, Pará, Brasil



**U**  
*T. harmonia cuparina* ♂ KB  
Vila Rondônia, Brasil



**23V**  
*T. harmonia lateflava* ♂ KB  
Pimenta Bueno, RO, Bra.



**W**  
*T. harmonia egaensis* ♀ MN  
Tefé, Amazonas, Brasil



**X**  
*T. harmonia pseudethra* ♂ KB  
Paraopeba, MG, Brasil



**Y**  
*T. harmonia caissara* ♂ MN  
Amparo, São Paulo, Bra.

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 cm.

**Elzunia:** Este gênero certamente tem menos espécies que as sete assinaladas por Fox (1956). Poderia bem ser bitípico ou (mais provavelmente) tritípico, mas esta decisão só poderá ser feita com trabalhos biológicos na Colômbia, em floresta pluvial temperada (1500 — 3000 m.), onde o sol raramente interrompe a chuva fina e fria. Ali ocorrem todas as formas conhecidas (três delas ainda se estendem ao sul até o Equador e o norte do Peru). O gênero é extremamente próximo de *Tithorea*, e possui larvas e pupas quase idênticas; essas, como as de *Tithorea*, alimentam-se em trepadeiras apocináceas do grupo "Echites" (observações de Gerardo Lamas M. e do autor no norte do Peru em 1975-76).

**Tithorea:** O gênero *Tithorea* inclu duas espécies, ambas importantes em complexos miméticos neotropicais. Uma (*tarricina*) ocorre em elevações médias ou altas (raramente baixas, em faldas de serras frias) desde o México até a Bolívia (? — talvez só o sul do Peru), sempre em terra bem inclinada, tipicamente em floresta úmida ao lado de pequenos rios em vales íngremes. Na América Central e Colômbia, entra em associação mimética com *Heliconius hecalesia* (Brown & Benson, 1975b) e Ithomiinae menores, enquanto nas encostas orientais dos Andes é mais associada com *Olyras crathis*. É muito difícil encontrá-la em simpatria com *T. harmonia*, que prefere altitudes menores, inclusivamente mata de várzea, tipicamente associando-se com valas úmidas e água corrente e terreno relativamente plano. *T. harmonia* parece acompanhar *Lycorea ceres* e, freqüentemente, *Heliconius numata/ismenius* (Brown & Benson, 1974; Brown, 1976c) em associação mimética, e em geral é comum onde ocorre.

As duas espécies demonstram um polimorfismo razoável em muitas das suas populações, o qual deve estar relacionado com sua mobilidade; ambas são excelentes voadoras e assim, até certo ponto poderiam anular, por fluxo gênico à longa distância, os efeitos de diferenciações locais devidas a pressões seletivas divergentes.

As larvas de ambas as espécies parecem-se com larvas de Danainae, e se alimentam de trepadeiras apocináceas do grupo "Echites"

(Guppy, 1904; Gilbert & Ehrlich, 1970; Edgar, Culvenor & Pliske, 1974) o que indica uma colocação na parte mais primitiva da árvore filogenética dos Ithomiinae.

A espécie *tarricina* é bem diferenciada na América Central (Figs. 22a, 22b) mas, ainda assim, apresenta indivíduos de linhagem misturada entre o leste de Guatemala e o norte de Costa Rica; na Colômbia, a mistura é também apreciável, só havendo novamente populações mais uniformes no Equador e Peru (Figs. 22g, 22h). Há evidência de predominância de diferentes formas em cada região da Colômbia: *hecalesina* (Fig. 22c) no vale do Magdalena, *parola* (Figs. 22d, 22e) no vale do Cauca, e *tarricina* (Fig. 22f) nas encostas orientais dos Andes. As populações são algo misturadas, mas é possível destacar estes nomes como subespécies geográficas adequadas, com as designações indicadas. Uma série de populações no extremo oeste da Venezuela, que deve aparecer também na parte adjacente da Colômbia, assemelha-se algo à *parola* e *hecalesina*, e representa ainda outra subespécie, descrita a seguir.

***Tithorea tarricina franciscoi*, ssp. n.**

(Fig. 22i, 22j)

**Macho:** Comprimento da asa anterior 42-45 mm. Muito semelhante a *t. tarricina* na asa anterior, divergindo desta subespécie pela distribuição dos desenhos na asa posterior, que consistem de manchas amarelas submarginais estreitas e quase fundidas sobre as nervuras; na região anal estas manchas são reduzidas ou vestigiais, devido a uma grande extensão discoanal alaranjada, que deixa apenas uma listra costal e as margens de cor negra. Lado ventral (Fig. 22j) semelhante, com as manchas amarelas na asa posterior difusas e unidas para uma faixa, e com uma listra vermelho-marrom costal na asa posterior e pontos brancos submarginais em pares entre as nervuras.

**Fêmea:** Muito semelhante ao macho, com asa anterior menos alongada, e faltando a mancha costal de pelos na asa posterior.

**Holótipo macho, VENEZUELA:** Zulia, Kusari, 700 m. (~ 9°57' N., 72°42' W.), Sierra Perijá, 3-I-51 na coleção da Facultad de Agronomía, Maracay, F. Fernández Yépez leg.;

*Parátipos:* Cinco fêmeas de El Tucuco, 420 m, (9°42' N., 72°46' W.), Sierra Perijá, 21 a 27-V-71, na mesma coleção que o holótipo, C.J. Rosales, J. Salcedo & A. Ramirez leg.; um macho de San Juan de Colón, Táchira, 10 km N., 200 m (8°05' N., 72°15' W.) 18-I-76, na mesma coleção, K. Brown leg.; um macho de San Juan de Colón, 4 km N. (Quebrada La Chacona, 700 m. 8°03' N.), 11-I-77, na mesma coleção, L.J. Joly T., J. Salcedo & S. Ciarijo leg., e outros machos da mesma localidade, 18-I-76, na coleção do autor.

A subespécie não era rara na região de San Juan de Colón, mas sua captura era muito dificultada pelo seu hábito de voo alto.

Os problemas de polimorfismo e "subespécies tracas" manifestam-se muito em *T. harmonia*, desde o limite norte da sua distribuição no México, onde as raças *salvadoris* (Fig. 23a) e *hippotherus* (Fig. 23b), ambas reconhecidas por Fox, misturam-se amplamente, até o limite sul, onde uma raça-reliquia (*caissara*, Fig. 23y) consegue apenas manter-se em poucas populações, resistindo a inundações pelos genes da raça *pseudethra*, de maior distribuição (Fig. 23x). Ao longo dos Andes e no norte do Brasil, muitas subespécies, que mostram evidente associação mimética com complexos substancialmente restritos a diversos centros de evolução, têm-se espalhado, originando populações polimórficas em quase todas as localidades examinadas. Por essa razão, Fox (1956) sinonimizou *tlacilla* do Vale do Cauca com *furina* (Fig. 23e) do Magdalena e oriente da Colômbia (são semelhantes, mas aquela, que não foi localizada no Brasil para fotografar mas existe em boas séries em alguns museus, tem

asa anterior mais levemente imprimida de negra, e três manchas amarelas subapicais na asa posterior), *napona* (Fig. 23i) de elevações maiores no leste do Equador com *hermias* (Fig. 23j) de elevações mais baixas, *sulphurata* (Fig. 23r, holótipo) do alto rio Negro e *moppa* (Fig. 23t) do leste e centro-norte da Bacia Amazônica com *harmonia* (Fig. 23s) das Guianas até Obidos e sudoeste da Venezuela, *assimilis* (Fig. 23k, 23m) do médio Ucayali e *melanina* (Fig. 23o) do sul de Peru com *neitha* (Fig. 23n) da região de Chanchamayo, e *lateflava* (Fig. 23v) de Rondônia com *pseudonyma* (Fig. 23p) de Mato Grosso até Bolívia, por desconhecer as estruturas verdadeiras das populações mais puras dessas várias subespécies. Estas populações são mal representadas em coleções de museu, pela propensão dos coletores a apanhar seletivamente as formas mais variantes das populações encontradas.

Durante o trabalho de campo e nos museus, consegui ver populações grandes de *T. harmonia*, as quais representavam muitas partes da região neotropical, e assim apreciar a integridade de muitas das subespécies sinonimizadas por Fox. Também encontrei duas subespécies ainda não descritas, ambas excepcionalmente amareladas, que são formalmente batizadas a seguir.

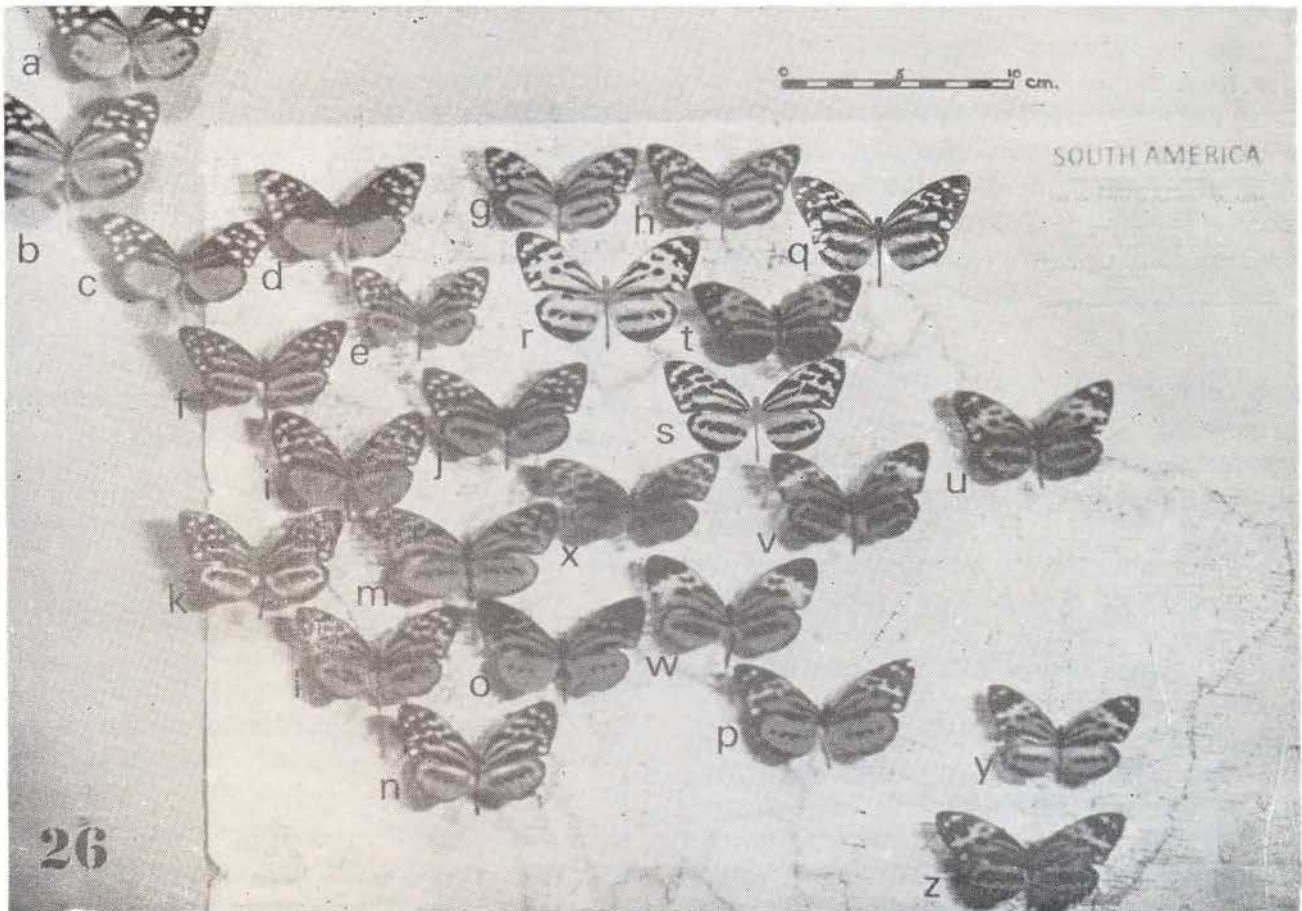
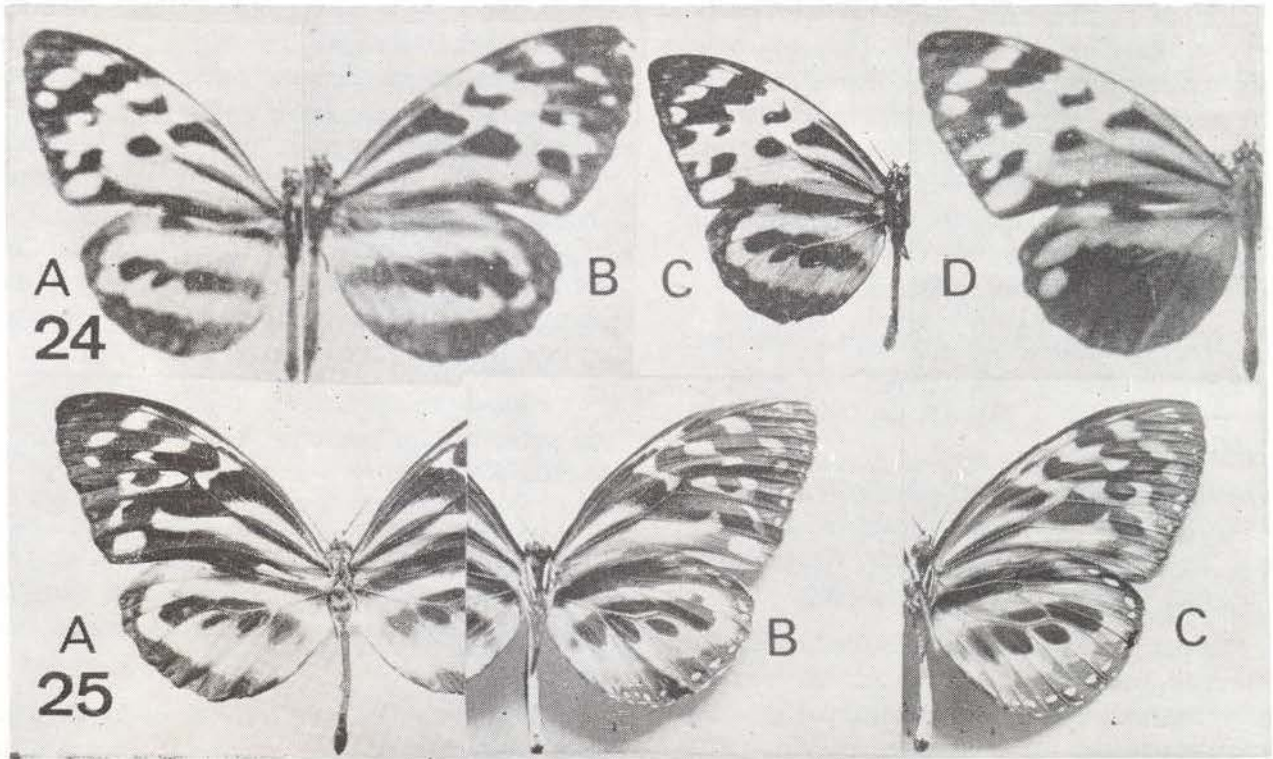
***Tithorea harmonia dorada* ssp. n.**  
(Fig. 24A, 24B)

*Macho:* Comprimento da asa anterior 37-40 mm. Preta e amarela, com um vestígio mínimo de alaranjado na asa posterior, e com um padrão de manchas, faixas e margens negras

FIGURA 24. *Tithorea harmonia dorada* nov., (A) parátipo macho, dorsal, La Esperanza, Rio Aro, Bolívar, Venezuela, Facultad de Agronomia, Maracay; (B) parátipo fêmea, dorsal, Km. 85 El Dorado - Santa Elena, Bolívar, 1-67, Facultad de Agronomia; (C) *T. h. (dorada x moppa)*, macho, dorsal, Boa Vista, Roraima, 3-I-71, coleção do autor; (D) *T. h. harmonia*, macho, dorsal, Ocamo, T.F. Amazonas, Venezuela, 16-IV-65, Facultad de Agronomia. Tamanho natural; cores preto, amarelo e alaranjado.

FIGURA 25. *Tithorea harmonia gilberti* nov., holótipo macho, (A) dorsal e (B) ventral, Jaen, Cajamarca, Peru, 10-XII-75, doado ao Museu Nacional (Rio de Janeiro); (C) *T. h. neitha*, macho, ventral, Vitoc, Chanchamayo, Peru, 6-XII-69, coleção do autor. Tamanho natural; cores preto e amarelo com pouco alaranjado.

FIGURA 26. Diferenciação geográfica em *Tithorea harmonia*. a, *h. hippotherus*; b, *h. salvadoris*; c, *h. helicaon*; d, *h. irene*; e, *h. furina* (transição a *hermias*); f, *h. manabiana*; g, *h. turia*; h, *h. megara*; i, *h. napona*; j, *h. hermias*; k, *h. gilberti* (holótipo); l, *h. martina*; m, *h. assimilis*; n, *h. neitha*; o, *h. melanina*; p, *h. pseudonyma*; q, *h. deltana*; r, *h. dorada*; s, *h. sulphurata*; t, *h. harmonia*; u, *h. moppa*; v, *h. cuparina*; w, *h. lateflava*; x, *h. egaensis*; y, *h. pseudethra*; z, *h. caissara*. Coleção do autor, exceto k, m, o, e x (Museu Nacional, Rio), r (Facultad de Agronomia), e s (Instituto Oswaldo Cruz). Todos 0,30 x, cores preto, amarelo, e alaranjado até marrom.



idêntico ao apresentado por *h. moppa* (Figs. 23t, 24C, esta uma transição a *dorada*); manchas na asa anterior também semelhante às de *h. harmonia* (Fig. 24D, de uma localidade na Venezuela onde *dorada* também ocorre), mas com desenhos negros menos desenvolvidos do que em *h. megara* (Fig. 23h) de Trinidad e em *h. sulphurata* (Fig. 23r) do alto Rio Negro, outras subespécies muito amarelas.

**Fêmea:** asa anterior 38-41 mm. Semelhante ao macho, mas com a asa anterior mais arredondada, e sem a mancha de pelos na asa posterior.

**Holótipo macho,** VENEZUELA: Bolívar, Uruyén (5°41' N., 62°25' W., 500 m.), 27-IV-56, na coleção da Facultad de Agronomía, Maracay, F. Fernández Yépez e C.J. Rosales leg.

**Parátipos,** todos do estado de Bolívar e na mesma coleção: quatro machos e duas fêmeas, mesmos dados que o holótipo; um macho e uma fêmea, La Esperanza, Rio Aro (7°32' N., 63°59' W.), A. & M. Gadou leg.; uma fêmea, carretera El Dorado a Santa Elena, km 85 (6°13' N., 61°19' W.), 160 m, I-1967, A & M. Gadou leg.; uma fêmea, El Hormigueiro, Meseta de Nuria (7°32' N., 61°23' W.), 500 m, 13 a 17-XII-74, expedição F.A./U.C.V.; um macho, Rio El Retumbo, Caruachi (8°07' N., 62°52' W.), II-65, A. & M. Gadou leg. Também ocorre em Cusime (5°50' N., 64°35' W.), 300 m, junto com *T. h. harmonia* (Fig. 24D), populações da região do Ventuari.

***Tithorea harmonia gilberti* ssp. n.**  
(Fig. 25A, 25B)

**Macho:** Comprimento da asa anterior 37-40 mm. Face dorsal com caracteres de *T. h. hermiás* (Fig. 23k) e *T. h. neitha* (Fig. 23n, 25C), com a cor amarela ainda mais exagerada do que nesta última, a qual chega à base das asas. Face ventral extensamente amarela (porém com os padrões negros idênticos aos da face dorsal), e com pares de pontos submarginais intervenais como nas outras subespécies; a cor alaranjada é restrita a poucas escamas na área basoanal da asa anterior, na extremidade anal da faixa mediana da asa posterior, e na região submarginal da asa posterior. Corpo negro, patáguas e faixas laterais no abdômen

alaranjadas, lado ventral com muito amarelo, antenas amarelas nos 4/5 apicais. Melhor separada de *neitha* por uma combinação de procedência (estando isolada desta subespécie por populações muito alaranjadas de *T. h. martina*, Fig. 23l, no vale do Rio Huallaga); excesso de cor amarela nas faces dorsal e ventral; união das manchas negras no espaço Cul-Cu2 da asa anterior, formando uma barra (como em *hermiás*); e faixa mediana da asa posterior geralmente forte e contínua.

**Fêmea:** semelhante ao macho, sem pincel de pelos na asa posterior, e com asa anterior menos alongada.

**Holótipo macho,** Peru: Cajamarca, Jaen (5°43' S., 78°52' W.), 500 m., 10-XII-65, K. Brown leg., doado ao Museu Nacional (Rio de Janeiro). Cafezal antigo a leste da cidade, comum.

**Parátipos:** Do mesmo lugar e da mesma data, seis machos e duas fêmeas na coleção do autor; um macho doado ao Museu Nacional, outro ao Museu Britânico (Londres), e outro à coleção do INPA (Manaus); seis, nas coleções de G. Lamas M. e do Museu Javier Prado, em Lima, Peru; um macho e três fêmeas na coleção de W. W. Benson (Campinas); e duas fêmeas na coleção do L. E. Gilbert (Austin, Texas), quem acompanhou o autor na ocasião da descoberta da subespécie e a quem ela é dedicada.

A planta de alimentação (Apocynaceae, grupo "Echites") e os estágios juvenis de *gilberti* são iguais, na localidade da série típica, aos das outras subespécies de *harmonia* em diversas partes da região neotropical.

Com as novas subespécies e as subespécies reabilitadas, o gênero *Tithorea* possui agora a seguinte composição:

1. *Tithorea tarricina* Hewitson, 1957.

Fig. 22a. *t. duenna* Bates, 1864. Sul do México até El Salvador e Nicaragua, ocasionalmente Costa Rica (refúgio Guatemala).

b. *t. pinthias* Godman & Salvin, 1878. Guatemala e Honduras até Panamá (refúgio Chiriquí).



- c. *t. hecalesina* Felder & Felder, 1865. Vale do Magdalena, Colômbia (refúgio Nechí ou Magdalena).
- d,e. *t. parola* Godman & Salvin, 1898. Vale do Cauca, Colômbia (refúgio Cauca).
- f. *t. tarricina*. Cordillera oriental, especialmente vertente leste, Colômbia (refúgio Villavicencio).
- *t. bonita* Haensch, 1903. Leste do Equador ao norte do Peru, nas vertentes dos Andes (refúgios Abitagua, Marañón, e Huallaga).
- g,h. *t. tagarma* Hewitson, 1874. Vertentes a leste dos Andes desde o Peru central até o norte da Bolívia (refúgios Chanchamayo, Inambari, e possivelmente Yungas).
- i,j. *franciscoi* nov. Extremo oeste da Venezuela em Zulia (Sierra Perijá) até Táchira (Colón), ao norte da Cordillera de Mérida; provavelmente na Colômbia adjacente (refúgio Catatumbo).

## 2. *Tithorea harmonia* (Cramer, 1777).

- Fig. 23a. *h. salvadoris* Staudinger, 1885. Leste do México até Guatemala, Belize, e Honduras (subrefúgio mexicano do refúgio Guatemala).
- b. *h. hippothous* Godman & Salvin, 1879. México e Guatemala até Nicaraguá, ocasionalmente Costa Rica (subrefúgios guatemaltecos do refúgio Guatemala).
- c. *h. helicaon* Godman & Salvin, 1879. Sudeste da Costa Rica e sudoeste de Panamá (refúgio Chiriquí).
- d. *h. irene* (Drury, 1782). Parte central de Panamá e Darién (refúgio Darién).
- e. *h. furina* Godman & Salvin, 1898. Colômbia, no vale do Magdalena e vertentes lestes dos Andes (refúgios Nechí, e Villavicencio).
- *h. flacilla* Godman & Salvin, 1898. Vale do Cauca, Colômbia até vertentes ocidentais (refúgio Cauca).
- f. *h. manabiana* Fox, 1956. Oeste do Equador (refúgio Chimborazo).
- g. *h. furia* Staudinger, 1884. Parte norte e oeste da Venezuela, de Sucre até Zulia e Táchira (refúgio Rancho Grande).
- h. *h. megara* (Godart, 1819). Trinidad (refúgio Sucre/Trinidad, parte leste somente).
- i. *h. napona* Haensch, 1909. Leste do Equador em altitudes maiores (refúgio Abitagua).
- j. *h. hermiás* Godman & Salvin, 1898. Sul da Colômbia até o norte do Peru (refúgio Napo).
- Fig. 25A,B. *h. gilberti* nov. Alto Rio Marañón, no norte do Peru (Refúgio Marañón).
- Fig. 23l. *h. martina* Fox, 1956. Vale do Huallaga, na parte central do Peru (refúgio Huallaga).
- k,m. *h. assimilis* Haensch, 1905. Parte centro-leste do Peru até Bolívia e o oeste do Brasil (refúgio Ucayali).
- n. *h. neitha* Hopffer, 1874. Vale do Chanchamayo até Satipo, parte centro-sul do Peru (refúgio Chanchamayo).
- o. *h. melanina* Haensch, 1905. Parte central de Peru, até o norte da Bolívia e o oeste do Brasil (refúgio Inambari).
- p. *h. pseudonyma* Staudinger, 1894. Parte sul do Peru, leste da Bolívia, e norte da Argentina, até São Paulo e Mato Grosso, Brasil (refúgio Yungas).
- q. *h. deltana* Fox, 1956. Delta do Rio Orinoco, no leste da Venezuela (provavelmente refúgio Imataca).
- Fig. 24A,B. *h. dorada* nov. Leste do estado de Bolívar, Venezuela (refúgio Roraima).
- Fig. 23r. *h. sulphurata* Zikán, 1941. Alto Rio Negro, noroeste do Brasil (refúgio Imerí).
- s. *h. harmonia*. Das Guianas até o baixo-médio Rio Amazonas, Brasil; também oeste de Bolívar e norte de Amazonas, Venezuela (Fig. 24D) (refúgios Ventuari e Manaus/Guiana).

- t. *h. moppa* Bryk, 1937 (substituto para *mopsa* Fabricius, preocupado por *mopsa* Linné). Leste das Guianas até Belém, também em Roraima, norte do Brasil (refúgios Oyapock e Belém).
- u. *h. cuparina* Bates, 1862. Rio Tapajós até Rondônia, Brasil (refúgio Tapajós).
- v. *h. lateflava* Haensch, 1909. Rondônia, Brasil, até o norte da Bolívia (refúgio Rondônia).
- w. *h. egaensis* Butler, 1873. Oeste do Brasil e nordeste do Peru (refúgios Tefé e Loreto).
- x. *h. pseudethra* Butler, 1873. Partes nordeste e centro-sul do Brasil até Paraguai e norte da Argentina (refúgios Bahia e Araguaia).
- y. *h. caissara* Zikán, 1941. Bolsas isoladas no sul do Espírito Santo e leste de São Paulo, Brasil (refúgio Rio de Janeiro).

As regiões neotropicais ocupadas pelas subespécies de *T. harmonia* são ilustradas na Figura 26.

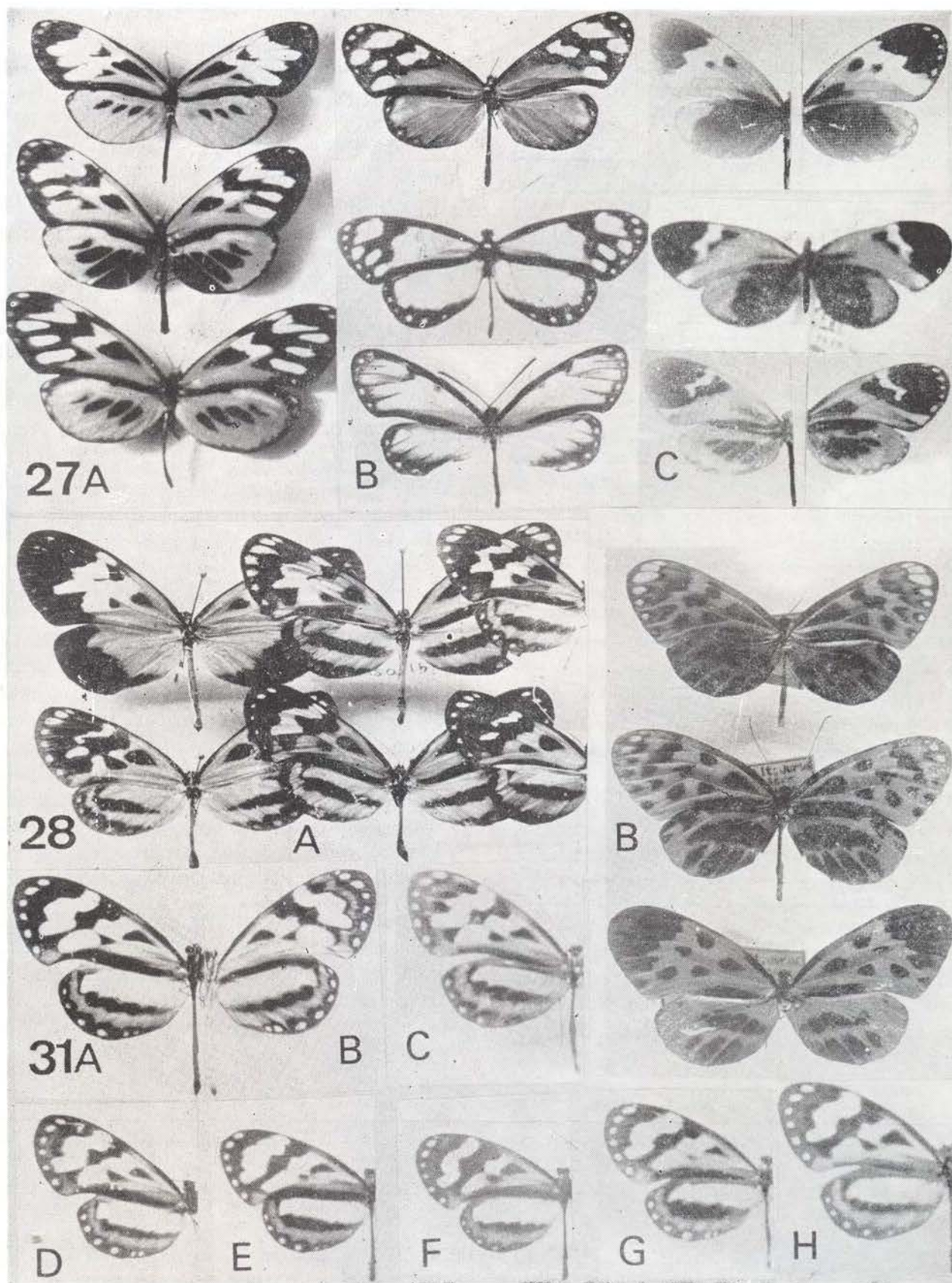
TRIBO NAPEOGENINI: A revisão desta tribo por Fox & Real (1971) sofreu das condições adversas em que teve que ser terminada, após a morte do Fox. Dados novos obtidos subse-

qüentemente sugerem muitas modificações; além disto, pelo menos 16 subespécies novas de *Napeogenes* e *Hypothyris*, e uma espécie nova deste gênero e outra de *Hyalyris*, aguardam descrição. Uma revisão formal do gênero *Hypothyris* vem sendo desenvolvida em colaboração com Gerardo Lamas M. e o próprio Real, mas ainda precisa de muitas informações adicionais; assim, restrinjo-me neste trabalho à descrição da espécie nova de *Hypothyris*, constatando também populações transicionais entre "espécies" reconhecidas por Fox & Real (Figs. 27 e 28; ver também Brown, 1975). Dezenove subespécies novas brasileiras de *Hypothyris* *ninonia*, *H. gemella*, *H. daphnis*, *H. catilla*, *H. manercus*, *H. euclea*, *H. thea* e *Napeogenes cyananassa*, *N. pheranthos* e *N. inachia*, serão descritas em trabalho à parte. Um esboço esquemático das revisões preliminares dos gêneros *Napeogenes* e *Hypothyris*, sujeitas ainda a muitas modificações, se encontra nas Figuras 29 e 30; formas já estudadas no campo levam um asterisco (\*); estudadas mortologicamente, uma cruz (+). O gênero *Hyalyris*, principalmente andino, é ainda um enigma, com muitas formas à espera de descrição, e bastante dúvida quanto às combinações de raças em espécies politípicas; das duas espécies brasileiras, tenho encontrado apenas *H. tenella*, muito escassamente em uma única região (baixo Guandu, Espírito Santo); nunca vi *H.*

FIGURA 27. (A) *Napeogenes tolosa* (apobsoleta x *aethra* x *iquitensis*), machos, dorsais, Serrania La Macarena, Meta, Colombia, E.W. Schmidt-Mumm. (B) (de cima para baixo) *Napeogenes tolosa tolosa*, macho, dorsal, Catemaco, Veracruz, México, coleção do autor; *N. t. diaphanosa*, macho, dorsal, Valdivia, Colombia, Museu Britânico (de Fox & Real, 1971); e *N. t. crispina*, macho, dorsal, Ecuador, Saruman Museum (de P. Smart, "The International Butterfly Book", (1975)). (C) (de cima para baixo) *Napeogenes achaea nicolayi*, alótipo fêmea, dorsal (à esquerda) e ventral (à direita), Ricaurte, Nariño, Colombia, Carnegie Museum (de Fox & Real, 1971); *N. a. achaea*, holótipo macho, dorsal, Ecuador, Museu Britânico; e *N. a. quadriis*, macho, dorsal (à esquerda) e ventral (à direita), Marcapata, Madre de Dios, Peru, Cornell University (de Fox & Real, 1971). Tamanho natural, cores preto, amarelo, e alaranjado.

FIGURA 28. (A) *Hypothyris euclea* (*philetaera* x *caldasensis*), inclusive "nemea" e "micheneri" (fileira superior), dorsal, La Elsa, Rio Anchicayá, ao oeste de Cali, Colômbia (exceto *philetaera*, em cima à esquerda, de Victoria, Caldas), coleção do autor. (B) *Hypothyris lycaste* (*anastasina*, em cima, x *acreana*, em baixo; no centro, próximo a "zeros"), dorsal, Alto Rio Juruá, Acre, no Museu Nacional. Tamanho natural, cores preto, amarelo, e alaranjado até castanho.

FIGURA 31. *Hypothyris lema* nov., holótipo macho, (A) dorsal e (B) ventral, Km. 125 El Dorado — Santa Elena, Bolívar, Venezuela, 21-IX-67, Facultad de Agronomía, Maracay, (C) parátipo fêmea, dorsal, mesma localidade, 25-IX-67; (D) *H. euclea forbesi* var., macho, dorsal, La Vuelta, Rio Caura, Museu Britânico; e *H. pellucida* vars. (E) Suapure, III-99, Museu Britânico; (F) Suapure, 23-II-99, Museu Britânico; (G) El Bochinche, Bolívar, 6 a 13-XII-75, Facultad de Agronomía; (H) Guayaraca, Auyantepuí, Bolívar, 25-IV-56, Facultad de Agronomía. Tamanho natural, cores preto, amarelo claro, e alaranjado.



*fiametta* nas localidades de São Paulo e Espírito Santo, onde alguns espécimes foram coletados no início deste século.

O grande número de espécies de *Hypothyris*, que participam do complexo mimético do sudeste da Venezuela (*H. ninonia mutilla*, *H. pellucida pellucida*, *vallina* e *colosseros*, *H. gemella*, *H. vallonina glycon*, e *H. euclea forbesi*) tornou bastante surpreendente a descoberta de mais uma espécie de *Hypothyris* no complexo nesta região, estritamente relacionada com as primeiras duas mencionadas. Destacando-se pela qualidade difusa dos desenhos nas suas asas, a espécie nova parece ter afinidades com *H. meterus* e *H. diphes* dos Andes.

#### ***Hypothyris lema* sp. n.**

(Fig. 31A, 31B, 31C)

*Macho*: Comprimento da asa anterior 32 mm. Muito semelhante a *H. pellucida* (Fig. 31E, 31F, 31G, 31H), diferindo desta pelo tamanho ligeiramente maior, pela transparência mais acentuada das regiões amarelas e alaranjadas nas asas, pela quase ou total interrupção da faixa preta transversal na asa anterior na base da nervura Cu2, e pela forma ondulada ou denteada da faixa preta pós-mediana na asa posterior. Alguns exemplares (Fig. 31C) têm uma coloração anteapical na face dorsal da asa anterior; a maioria possui este caráter na face ventral. Esses caracteres também separam *lema* das outras espécies simpátricas, nenhuma das quais, entretanto, que se lhe assemelha tanto quanto *pellucida*; *H. euclea forbesi*, às vezes muito parecido (Fig. 31D), possui genitália muito diferente. A genitália de *lema* é parecida com a de *H. ninonia* ou *H. pellucida*, com pênis e saco igualmente prolongados e de diâmetros iguais, mas com o ápice da válvula armado com três dentes exteriores bem salientes, como em nenhuma outra espécie no gênero.

*Fêmea*: idêntica ao macho, menos a ausência do pincel de pelos na costa da asa posterior.

*Holótipo macho*: VENEZUELA: Bolívar, Carretera El Dorado a Santa Elena, Km. 125 (5°58' N., 61°28' W., 1100 m.), 21-IX-67, na Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela, C.J. Rosales, M. Gelbez e L. Rodrigues V. leg.

*Parátipos*: Mais sete da mesma procedência e na mesma coleção: um macho, 22-IX; um macho, 24-IX; um macho e uma fêmea, 25-IX; um macho, 26-IX; e dois machos, 27-IX-67.

As áreas neotropicais ocupadas pelas raças de *Hypothyris euclea* e *H. lycaste* são ilustradas nas figuras 32 a 33.

**TRIBO OLERIINI: Aeria**: O gênero *Aeria*, possivelmente o mais primitivo de todos os gêneros das tribos não revisados por Fox (Ithomiini, Oleriini, Dircennini e Godyridini), em função da sua larva danaiforme, que se alimenta de apocináceas (Guppy, 1904; Brown, Lamas M., Ebert & Dias F<sup>o</sup>, em preparação), deveria ser bitípico, e tem várias novas subespécies a serem descritas. Sua biologia e ecologia são discutidas no mencionado trabalho em preparação. As espécies demonstram boa diferenciação geográfica, mas parecem sofrer o fenômeno de marginalização bastante conhecido, e já mencionado aqui, de entidades mais antigas e primitivas; são muito raras em habitats ideais para Ithomiinae nas florestas tropicais. Aparecem em números maiores em regiões mais secas, ou marginais aos refúgios.

**TRIBO DIRCENNINI**: Para discussão da diferenciação geográfica nos gêneros *Ceraticada* e *Prittwitzia*, e comentários sobre biologia destes e outros gêneros na tribo, veja Brown & D'Almeida (1970) e Brown, Mielke & Ebert (1970).

---

FIGURA 29. Revisão proposta do gênero *Napeogenes* (à direita) com relação à última revisão de Fox & Real (1971; à esquerda). G.R. = 84/32 = 2.63.

FIGURA 30. Revisão proposta do gênero *Hypothyris* (à direita) com relação à última revisão de Fox & Real (1971; à esquerda). G.R. = 68/25 = 2,73.

N.B. A espécie indicada na revisão de *Napeogenes* como *Nithra* deve levar o nome específico de *N. sylphis*, a subespécie descrita primeiro; e a espécie indicada como *Hypothyris aemilia* deve levar o nome *fulminans*, com a subespécie *H. f. aemilia* sensu Fox & Real.

---



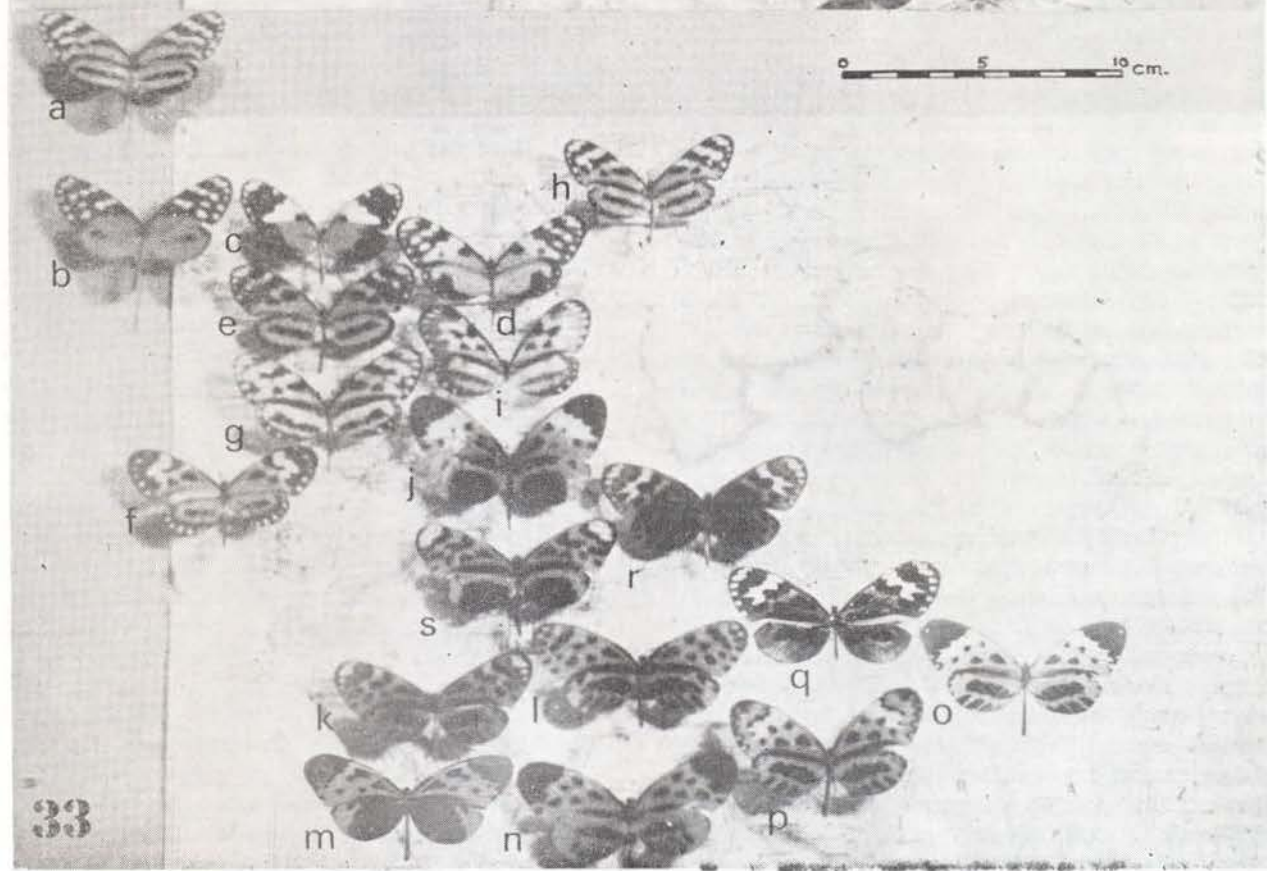
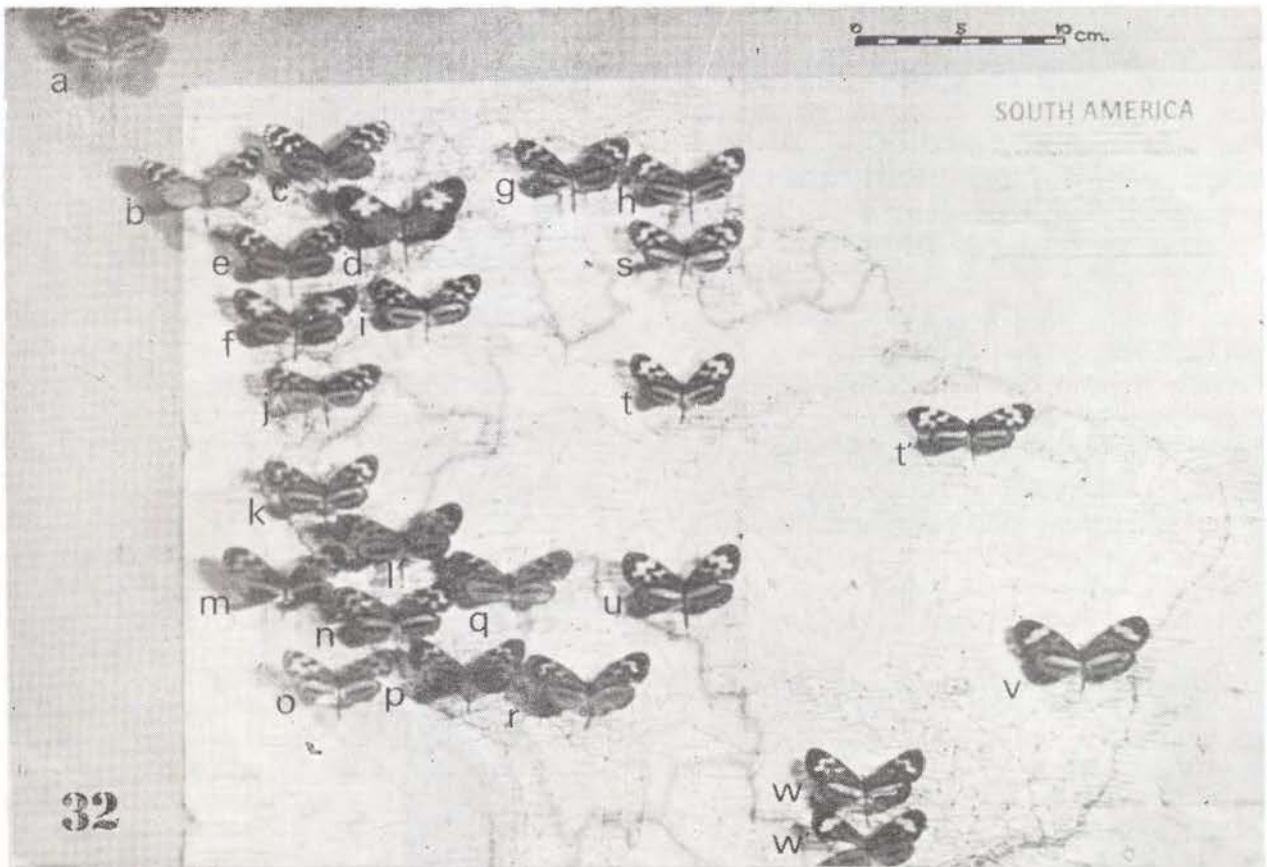
## AGRADECIMENTOS

Este trabalho somente foi possível devido à colaboração altruísta e entusiasmada de muitos colegas, que permitiram acesso livre a coleções, deram informações abundantes e inéditas sobre regiões e lepidópteros em várias partes dos Neotrópicos, e acompanharam sem reclamar os roteiros cansativos de viagens intensivas de coleta e observação em áreas primitivas. Agradecimentos especiais são devidos a certos amigos que fizeram contribuições tão importantes e em tantas ocasiões ao trabalho e ao manuscrito que merecem destaque aqui: P.M. Sheppard, F.R.S. (Liverpool; falecido) e J.R.G. Turner (Stony Brook, N.Y.) pelo incentivo inicial do trabalho e contínua discussão e orientação durante os cinco anos do seu desenvolvimento; R.F. d'Almeida, R.M. Fox, H. G. Real e especialmente G. Lamas M. por orientação e informações abundantes sobre sistemática de Ithomiinae e seus processos de evolução e diferenciação; W.W. Benson por companhia incansável no campo e estímulo contínuo em discussões sobre interpretação de dados e teorias ecológicas; P.E. Vanzolini e A. Ab'Saber por informações valiosíssimas sobre relações entre geomorfologia, clima, vegetação e evolução de animais; T.M. Lewinsohn, P.F. Bührnheim e Ivan Sazima pela revisão paciente e minuciosa do manuscrito em português; M.G. Emsley e O. H.H. Mielke por ter estimulado meus interesses em estudos amplos de sistemática, biogeografia, bionomia, genética, evolução e ecologia de lepidópteros neotropicais; e R.I. Vane-Wright, P.R. Ackery e R.L. Smiles e os Trustees do British Museum (Natural History), L.

D. e J.Y. Miller do Allyn Museum, A.R. do Rêgo Barros do Museu Nacional (Rio de Janeiro) e F. Fernández Yépez da Facultad de Agronomía (Maracay), pelo auxílio no trabalho nas coleções sob seus cuidados. Informações sobre, e acesso a outras coleções importantes também foram proporcionados por J. Jurberg (Instituto Oswaldo Cruz), R. Arlé (Museu Goeldi), U.R. Martins (Museu de Zoologia da USP), H. Ebert (Rio Claro, São Paulo), R. Diringshofen (S. Paulo), Manoel Dias Filho (São Carlos, S. Paulo), F.H. Rindge (American Museum of Natural History), P. Viette e H. de Lesse (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), W.D. Fields (National Museum, Washington), Boyce A. Drummond III (Gainesville, Florida), T. Escalante (México), H. Hannemann (Zoologisches Museum, Berlim), W. Forster (Munique) e H. e R. Holzinger (Viena); e G. B. Small (Panamá), E. W. Schmidt-Mumm (Bogotá) e K. Negishi (Caracas). Os últimos três também facilitaram trabalhos de campos nas respectivas partes dos Neotrópicos, como também me ajudaram L.E. Gilbert (Texas), S.S. Nicolay (Virginia), J. Salcedo (Maracay), S. Velástegui B. (Baños, Ecuador), S.S. Tillett (Caracas), L.W. e G. Harris (Lima), Madre Raymunda Maureen (Santa Cruz, Bolívia), K. Ebert (Rio Claro), C. e P.C. Elias (Espírito Santo), e J. Kesselring (João Pessoa). A revisão da literatura foi feita em grande parte na biblioteca do H. Ebert, com referências adicionais encontradas no Museu de Zoologia da USP e no Museu Nacional. O INPA (Manaus), a COMISA (Belém, Santarém), a FAB, a CEM (Boa Vista), e o Instituto Lingüístico del Verano (Ecuador) contribuíram importantes auxílios logísticos ao trabalho na região amazô-

FIGURA 32. Diferenciação geográfica em *Hypothyris euclea*. a, e. *valora*; b, e. ssp. nov.; c, e. *leucania*; d, e. *philetaera*; e, e. *caldasensis*; f, e. *philetaera/caldasensis* = "nemea"; g, e. *euclea*; h, e. *euclea/forbesi*; i, e. *intermedia*; j, e. *napona*; k, e. ssp. nov.; l, e. *callanga*; m, e. "hemimelas"; n, e. *peruviana*; o, e. *peruviana* var.; p, e. "pachiteae"; q, e. ssp. nov.; r, e. *nina*; s, e. *forbesi*; t, t', e. *barii*; u, e. ssp. nov.; v, e. *laphria*; w, w' e *laphria/nina*. Coleção do autor, exceto b (W.W. Benson) e q (Museu Nacional, Rio de Janeiro). Todos 0,27 x, cores preto, amarelo e alaranjado.

FIGURA 33. Diferenciação geográfica em *Hypothyris lycaste* (sensu lato). a, l. *dionaea*; b, l. *callispila*; c, l. *lycaste*; d, l. *mergelena*; e, l. *limosa*; f, l. *antonia*; g, l. *limpida*; h, l. *fraterna*; i, l. *glabra*; j, l. *honesta*; k, l. *anastasina*; l, l. *anastasina/acreana* = "zeros"; m, l. *bicolora*; n, l. *acreana*; o, l. *arpi*; p, l. *niphias*; q, l. *medea*; r, l. *anastasia*; s, l. *porsenna*. Coleção do autor, exceto i (E.W. Schmidt-Mumm), k, l, n, r, e s (Museu Nacional, Rio de Janeiro), m (Museu Americano, de Fox & Real, 1971), o (holótipo, coleção d'Almeida), e q (holótipo, no Museu Britânico). Todos 0,36 x, cores preto, amarelo, e alaranjado até chocolate-marrom.



nica. Idéias centrais do manuscrito foram discutidos com J. Haffer (Teerā), D. Gifford (Brasília), G. Wetterberg (Brasília), E. Willis (Campinas) e G. Prance (Nova Iorque). Os mapas reproduzidos em parte na Figura 11 foram fornecidos por C.G.C. Loureiro da Fundação João Pinheiro. São reconhecidos com gratidão, auxílios financeiros do Conselho Nacional de Pesquisas, da Royal Society (Londres), da Fundação Rockefeller, da National Science Foundation (Grants GB 5389X e XI), do CPEG/UFRJ e do CPPN/UFRJ, do BNDE (FUNTEC 47 101), do Ministério do Planejamento (FINEP/FNDCT, contrato 140/CT), da Allyn Foundation, da Fapesp, e dos meus pais, em prol de trabalho com muitas viagens a várias partes das Américas, no período 1966-1976.

#### SUMMARY

By examination of 162 species of Neotropical Heliconiini and Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae), representing 905 differentiated entities, an analysis was developed of their geographical patterns of evolution and differentiation, under selective pressure of Müllerian mimicry. The results of this analysis were used to expand and revise concepts derived from recent work on a variety of Neotropical animals and plants, which have indicated that entire biotas evolved in selected localities of tropical forest which, though contiguous today, were isolated as refuges during past dry climatic cycles. Approximately one million distributional data from 2,832 different localities in all regions of Central and South America were used to prepare maps of polytypic species and species-groups, which indicated the existence, in these organisms, of 50 principal forest centers of evolution and endemism (which are defined as empirical and deductive, present-day biological phenomena). Climatological, palynological, topographical, pedological (especially useful) and botanical criteria, as well as considerations from theoretical ecology and population genetics (especially characteristics expected from *r* and *K* selection on the populations and the reflections of these on the community level) were applied to these centers of evolution. This led to the proposal of corresponding but smaller areas, recognizable as forest refuges (inductive biogeographical phenomena with a climatological, geological, and historical basis). These presumably acted during the last major dry, cold spell in the Quaternary, between 20,000 and 13,000 years b.p. There were discovered 38 such refuges (plus at least 20 additional subrefuges), as well as a medium-elevation

area on the eastern slopes of the Andes, which apparently acted in the preservation and differentiation of forest populations during this period of unfavorable climate. Five present-day islands and various remnant forests could also be identified; they showed biotas less differentiated than those of the proposed refuges, suggesting that their evolution is more recent. The remnant forests show the disruption of links between the Atlantic forest island in Pernambuco and the Belém refuge area (probably after the climatic optimum of 6,000-7,000 years b.p.) and between the Bahia, Araguaia and Guaporé/Rondonia refuges (probably in the more distant past). The variations observed in the presumed number, position, and period of action of the refuges, in the relations among species and biotas in the different refuge areas, in the mode of action of the refuges on differentiating organisms with different population characteristics, in the responses of the forest populations of these organisms, in the presently observable patterns of differentiation conserved in species with different competitive and dispersal characteristics, and in the past and present integrity of the refugial areas, suggest the following conclusions:

(1) The determination of centers of evolution for vicariant organisms is relatively easy, provided that there exist sufficient geographical data and an adequate systematic organization to permit identification of monophyletic lines. To the extent that the number of organisms analyzed increases, the number of recognizable centers of evolution also increases, reaching a stable limit only when the areas begin to overlap, and appear as subunits of a single generalizable center. This point was reached in the present work, as the 50 centers are observed in a number of subunits of the two taxonomic groups analyzed. Ecological parameters vary appreciable among the species, as do the genetic architectures of the populations; this results in very diverse present-day differentiation patterns, all however understandable in terms of the centers of evolution proposed.

(2) The determination of forest refuges for the same organisms is much more difficult. They are evidently not constant for different past dry cycles; the present patterns of topography, soils, and climate, as well as biotic relationships, show primarily the effects of the most recent forest retraction, but other relationships are indicated which can only be understood by assuming different refuge patterns in previous cycles. The refuges appear to have been quantitative and statistical, not qualitative phenomena. Pedological and botanical studies indicate that they differed from interrefugial regions only in their greater continuity of optimal forest habitat. Thus, refuges were regions where ecological conditions determined that the probability for the conservation and differentiation of the majority of forest populations would be greater



than that for their extinction. During dry periods, the mosaic of favorable (closed) and unfavorable (open) forest habitats was biased towards the former in the refuges and towards the latter between them, but smaller and more scattered forest enclaves existed in non-refuge regions just as non-forest habitat existed within refuges. The resulting irregular distribution of forest species, and non-homogeneity of the coevolving forest biotas, led to variable biogeographical patterns observable today, introducing considerable "noise" into the analysis of the differentiation patterns of restricted groups or individual species.

For best preservation of the widest range of gene pools which would represent the unique and incomparable diversity of the Neotropical forest flora and fauna developed over many millions of years, both theoretical and pragmatic criteria should be adopted. The data-base for determination of forest refuges is probably still too narrow to permit the exclusive use of the resulting models for assigning of priorities for habitat conservation. Furthermore, many important, restricted endemic species, especially "r-selected" populations with the high productivity usually sought by man, are not forest denizens, but evolved in more variable or marginal habitats. Even in the typical deep-forest biota, it may be shown that many of the rarest and most primitive species occur in marginal areas of heterogeneous and suboptimal habitat, where they can presumably still compete with their younger and more vigorous relatives. Such perirefugial regions of widely variable topography, soils, and plant formations are well known to contain the richest and most diverse flora and fauna in the Neotropics.

Thus, until more complete data can be gathered on a wide sample of Neotropical biotas, the best strategy would seem to be preservation of as much as possible of what primary habitats still remain. As intensive scientific studies reveal the characteristics of different regions, some could be unconditionally liberated for human occupation, others opened for limited and rational colonization, and others permanently closed to penetration by man, constituting biotic and geological reserves. These reserves should correspond to broadly based models of forest refuges indicated in diverse groups of plants and animals, but should also be confirmed as exceptionally rich areas of high endemism, and include specialized non-forest habitats and complete river headwater basins. And, as even such refuges will not guarantee preservation of all the genetic variability present, a policy of restricted occupation should be enforced in other regions, within the present law which prohibits destruction of headwater basins and cutting on steep slopes, and requires permanent preservation of 50% of the original vegetation in all areas.

Of the 38 refuges proposed in this paper, three (Marañón, Ventuari and Araguaia) are already greatly fragmented by the presentday deteriorating climate conditions, and another thirteen show high percentages of suboptimal forest. This indicates that the next dry cycle will probably follow the past pattern in showing refuges in differing positions, determined by different continental climate patterns, in relation to those operative before the present interglacial; this should lead to widespread extinction of extant biotas already greatly reduced today. Effective biological reserves exist in only 15 of the 38 refuge areas, though plans already exist for preservation of some others. Among the possible protected biotas appear only one of the seven known in Colombia, five of the seven in Venezuela, four of the seven in Peru (with two more proposed or underway), and five of the fourteen known in Brazil. Seven refuges are so small in size, that their total destruction could occur very easily; only two of these (Chiriquí, Imataca) have protected areas today, but both these are already heavily cut over. Twenty-two of the refuge areas, including six of the smallest ones, have already been greatly modified by the intervention of man; one of these (Guaporé), in southwestern Brazil, still almost unknown to scientists and including many unique Andean elements in its biota, is in the last stages of total destruction by ranching interests; it should constitute the first large South American biota to disappear before being minimally studied by biologists.

A revision of the first four tribes of the Ithomiinae (Tithoreini, Melinaeini, Mechanitini and Napeogenini) was undertaken, to supplement those published without adequate biological data, in 1956-71 by Fox and Fox and Real. All the genera in the subfamily were classified biologically, with habitat and foodplants specified for most of the genera revised. Complete revisions of *Roswellia* and *Tithorea* included the correct placement of "*Athesis clearista*" *vitrala* Kaye sensu Fox as a subspecies of *Roswellia acrisione*, with morphological and biological data based on six specimens captured in December 1975 in northwestern Peru (multiplying by four the number known); and resuscitation of a number of good geographical subspecies of *Tithorea tarri-cina* and *T. harmonia* synonymized by Fox, with description of the new subspecies *T.t. franciscoi* (Sierra Perijá and San Juan de Colón, northwestern Venezuela), *T.h. dorada* (Bolívar, southeastern Venezuela), and *T.h. gilberti* (Jaén, on the upper rio Marañón in northwestern Peru). A new subspecies of the Andean *Eutresis hypereia* (*E.h. imeriensis*) was described from the Pico da Neblina in northwestern Brazil. Complete revisions of *Melinaea* and *Mechanitis*, already in publication, reduced the number of species from 19 and 9 to 7 and 5, respectively. *Scada echo* Fox was synonymized

with *S. theaphia*, and the distribution of *S. karschi-na delicata*, known only from the pair of types labelled "Brazil", was fixed in Pernambuco, through the discovery of two more males in public collections. Preliminary revisions of *Hypothyris* and *Napeogenes* reduced the number of species in these two genera from 33 and 45 to 16 and 19, respectively, with indication of 25 new subspecies and two new species; one of these (*Hypothyris lema*, from higher elevations in Bolívar, in extreme southeastern Venezuela) was described.

#### BIBLIOGRAFIA CITADA

- AB'SABER, A.  
 1958 — Conhecimentos sobre as flutuações climáticas do Quaternário no Brasil. *Notícia Geomorfológica*, 1: 24-30.  
 1971 — A organização natural das paisagens inter e subtropicais brasileiras. In M.G. Ferri (ed.), *III Simpósio sobre o Cerrado*. E. Blücher/Editora USP, São Paulo, pp. 1-14.
- ABSY, M.L. & VAN DER HAMMEN, T.  
 1976 — Palaeoecological studies of Rondônia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amazonica*, 6(3): 293-299.
- D'ALMEIDA, R. FERREIRA  
 1922 — *Mélanges Lépidoptérologiques*. I. Études sur les Lépidoptères du Brésil. R. Friedland & Sonn, Berlin. ix + 226 pp.  
 1938 — Estudo sobre três gêneros da sub-família Ithomiinae. (Lepid. Rhop.). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* (Rio de Janeiro), 33: 381-394.  
 1944 — Estudos biológicos sobre alguns Lepidópteros do Brasil. *Arq. Zool.* (São Paulo), 4: 33-72.
- D'ALMEIDA, R. FERREIRA & FOX, R.M.  
 1941 — A revision of the genus *Sais* Hübner. *Sci. Publ. Reading Public Museum*, 3: 1-5.
- BALL, I.R.  
 1976 — Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- BENSON, W.W.; BROWN JR., K.S. & GILBERT, L.E.  
 1976 — Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-680.
- BIGARELLA, J.J.  
 1971 — Variações climáticas no Quaternário superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método de carbono 14. *Instituto Geográfico (São Paulo), Paleoclimas*, 1: 1-22.
- BROWN, F.M.  
 1941 — A gazetteer of entomological stations in Ecuador. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 34: 809-851.  
 1975 — An annotated entomological bibliography of Romauldo Ferreira d'Almeida (1891-1969). *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 29: 40-51.
- BROWN, JR., K.S.  
 1972a — Maximizing daily butterfly counts. *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 26: 183-196.  
 1972b — 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*. *Zoologica* (New York), 57: 41-69.  
 1973 — The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part V. Three new subspecies from Mato Grosso and Rondônia. *Bull. Amer. Museum*, 19: 1-14.  
 1975 — The Ithomiines of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). III. Rediscovery and systematic position of *Napeogenes xanthone*. *Entomological News* (Philadelphia), 85: 265-274.  
 1976a — Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconini (Nymphalidae: Nymphalinae). *J. Entom.* 15 (London), 44: 201-242.  
 1976b — Geographical patterns of evolution in Neotropical forest Lepidoptera (Nymphalidae: Ithomiinae and Nymphalinae — Heliconini). In H. Descimon (ed.), *Biogéographie et Evolution en Amérique tropicale*. Publ. Lab. Zool. Ecole Normale Sup., 9: 118-160.  
 1976c — An illustrated key to the silvaniform *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae), with description of new subspecies. *Trans. Amer. ent. Soc.*, 102: 373-484.  
 1977 — Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Part III. Differentiation of the species of *Melinnaea* and *Mechanitis* (Nymphalidae, Ithomiinae). *Syst. Entom.*, 2: (no prelo).
- BROWN, JR., K.S. & D'ALMEIDA, R. FERREIRA  
 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. & BENSON, W.W.  
 1974 — Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in *Helico-*

- nus 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 Museum* (Sarasota), 26 : 1-19.
- 1975b — West Colombian biogeography. Notes on *Heliconius hecalesia* and *H. sapho* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 29 : 199-212.
- 1977 — Evolution in modern Amazonian non-forest islands: *Heliconius hermathena* (The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part VII). *Biotropica*, 9 : (no prelo).
- BROWN, JR., K.S. & FERNÁNDEZ YÉPEZ, F.  
1977 — Los Heliconiini de Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae). *Rev. Fac. Agr. Maracay*, 18 : (no prelo).
- BROWN, JR., K.S. & HOLZINGER, H.  
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. Arbeitsgem. Öst. Entomologen*, 24 : 44-65.
- BROWN, JR., K.S.; LAMAS M., G.; EBERT, H. & DIAS FILHO, M.M.  
1977 — The Ithomiinae of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part V. Systematics and biology of the primitive genus *Aeria*. Em preparação.
- BROWN, JR., K.S. & MIELKE, O.H.H.  
1972 — The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. *Zoologica* (New York), 57 : 1-40.
- BROWN, JR., K.S.; MIELKE, O.H.H. & EBERT, H.  
1970 — Os Ithomiinae do Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae). I. *Prittwitzia* G.N. para *Ithomyia hymenaea* Prittwitz, e suas subspécies. *Rev. Bras. Biol.*, 30:269-273.
- BROWN, JR., K.S.; SHEPPARD, P.M. & TURNER, J.R.G.  
1974 — Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Royal Soc. B* (London), 187 : 369-378.
- BROWN, JR., K.S. & VASCONCELLOS NETO, J.  
1976 — Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanonota*). *Biotropica*, 8 : 136-141.
- BUSH, G.L.  
1975 — Modes of Animal Speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6 : 339-364.
- COLLENETTE, C.L. & TALBOT, G.  
1928 — Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brazil. *Trans. R. ent. Soc. London*, 76 : 391-414.
- CROIZAT, L.  
1958 — *Panbiogeography*. Publicado pelo autor, Caracas.  
1964 — *Space, Time, Form: the Biological Synthesis*. Publicado pelo autor, Caracas; comprável de Wheldon & Wesley, Codicote, Hitchin, Herts., Inglaterra. 881 pp.
- CROIZAT, L.; NELSON, G. & ROSEN, D.E.  
1974 — Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23 : 265-287.
- DAMUTH, J.E. & FAIRBRIDGE, R.W.  
1970 — Equatorial Atlantic deep-sea arkosic sands and ice-age aridity in tropical South America. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 81 : 189-206.
- DIAMOND, J.M.; TERBORGH, J.; WHITCOMB, R.F.; LYNCH, J.F.; OPLER, P.A. & ROBBINS, C.S.  
1976 — Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science*, 193: 1027-1032.
- DIETZ, R.S. & HOLDEN, J.C.  
1970 — The breakup of Pangaea. *Sci. Amer.*, 223 : 30-41.
- DOBZHANSKY, T.  
1950 — Evolution in the tropics. *Amer. Scientist*, 38 : 209-221.
- EDGAR, J.A.; CULVENOR, C.C.J. & PLISKE, T.E.  
1974 — Co-evolution of danaid butterflies and their host-plants. *Nature* (London), 250 : 646-648.  
1976 — Isolation of a lactone, structurally related to the esterifying acids of pyrrolizidine alkaloids, from the costal fringes of male Ithomiinae. *J. Chem. Ecol.*, 2 : 263-270.
- EHRlich, P.R. & GILBERT, L.E.  
1973 — Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*, 5 : 69-82.
- EMSLEY, M.G.  
1963 — A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. *Zoologica* (New York), 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* (New York), 49 : 245-286.

- 1965 — Speciation in *Heliconius* (Lep.: Nymphalidae): morphology and geographic distribution. *Zoologica* (New York), 50 : 191-254.
- 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. R. ent. Soc. London*, 75 : 269-278.
- FITTKAU, E.J.  
1969 — The fauna of South America. In E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G.H. Schwabe & H. Sioli (eds.), *Biogeography and Ecology in South America*, vol. 2. Junk, The Hague, pp. 624-658.
- FORBES, W.T.M.  
1924 — The genus *Mechanitis* Fabr., (Lepidoptera, Ithomiinae). *J.N.Y. Entomol. Soc.*, 32 : 146-158.  
1927 — The genus *Melinaea* Hübner, with a description of a new species. *J.N.Y. Entomol. Soc.*, 35 : 23-36.  
1948 — A second review of *Melinaea* and *Mechanitis* (Lepidoptera, Ithomiinae). *J.N.Y. Entomol. Soc.*, 56 : 1-24.
- FOX, R.M.  
1940 — A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Trans. Amer. ent. Soc.*, 66 : 161-207, Pl. V-VIII.  
1949 — The evolution and systematics of the Ithomiidae (Lepidoptera). *Univ. Pittsburgh Bull.*, 45 : 36-47.  
1956 — A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part I. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 111 : 1-76, Pl. 1-9.  
1960 — A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part II. The tribe Melinaeini Clark. *Trans. Amer. ent. Soc.*, 86 : 109-171.  
1961 — A check-list of the Ithomiidae, I. Tribes Tithoreini and Melinaeini. *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 15 : 25-33.  
1965 — Additional notes on *Melinaea* Hübner (Lepidoptera: Ithomiidae). *Proc. R. ent. Soc. London (B)*, 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: Nymphaloidae) of Central America. *Trans. Amer. ent. Soc.*, 94 : 155-208.
- FOX, R.M. & REAL, H.G.  
1971 — A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera). Part IV. The tribe Napeogeniini Fox. *Mem. Amer. entomol. Inst.*, 15 : 1-368.
- FUNDAÇÃO JOÃO PINHEIRO  
1975 — *Levantamento de Reconhecimento de Solos, da Aptidão Agropastoril, das Formações Vegetais e do Uso da Terra em Área do Território Federal de Rondônia* (preparado por Carlos Gilberto Cid Loureiro et al., da divisão do Centro de Recursos Naturais). Belo Horizonte. 171 pp. + 4 mapas separados.
- GATES, W.L.  
1976 — Modeling the ice-age climate. *Science*, 191 : 1138-1144.
- VAN GEEL, B. & VAN DER HAMMEN, T.  
1973 — Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 14 : 9-92.
- GILBERT, L.E.  
1969 — Some aspects of the ecology and community structure of ithomid butterflies in Costa Rica. Organization for Tropical Studies, Advanced Population Biology, individual research reports, July-August, Ciudad Universitaria, San José, Costa Rica. Pp. 69-93 (mimeografado).
- GILBERT, L.E. & EHRLICH, P.R.  
1970 — The affinities of the Ithomiinae and the Satyrinae (Nymphalidae). *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 24 : 297-300.
- GUIMARÃES, A.P. (ed.)  
1975 — *Atlas Mundial*. Encyclopaedia Britannica do Brasil Publ. Ltda. Tradução e adaptação do inglês, "The Atlas of the Earth". George Philip & Son Ltda., 1971. Pp. 1-396.
- GUPPY, J.  
1904 — Notes on the habits and early stages of some Trinidad butterflies. *Trans. R. ent. Soc. London*, 52 : 225-228.
- HÄFFER, 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.  
1974 — *Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the Toucans (Rhamphastidae) and Jacamars (Galbulidae)*. Cambridge, Mass.: Publ. Nuttall Orn. Club, 14 : i-viii, 1-390 pp.
- VAN DER HAMMEN, T.  
1974 — Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeography*, 1 : 3-26.

- 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.
- HUECK, K.  
 1966 — *Die Wälder Südamerikas*. Fischer Verlag, Stuttgart.
- HUECK, K. & SIEBERT, P.  
 1972 — *Vegetationskarte von Südamerika*. Fischer Verlag, Stuttgart (mapa).
- JANZEN, D.H.  
 1967 — Why mountain passes are higher in the tropics. *Amer. Natur.* 101: 233-249.  
 1975 — *Ecology of Plants in the Tropics*. Edward Arnold, London. 66 pp. (Studies in Biology, n.º 58).
- JOURNAUX, A.  
 1975 — Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. *Bull. Centre Geomorph. Caen (CNRS)*, 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.
- KLOPFER, P.H. & MACARTHUR, R.H.  
 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.
- KUKLA, G.J. & MATTHEWS, R.K.  
 1972 — When will the present interglacial end? *Science*, 178: 190-191.
- LAMAS M., G.  
 1973 — *Taxonomia e evolução dos gêneros ITUNA Doubleday (Danainae) e PAITITIA, gen. n., THYRIDIA Hübner e METHONA Doubleday (Ithomiinae) (Lepidoptera, Nymphalidae)*. São Paulo: Dept.º Zoologia, Inst. Biociências, Universidade de São Paulo, tese de doutoramento, vii + 225 pp.
- 1976a — Notes on Peruvian butterflies (Lepidoptera). II. New *Heliconius* (Nymphalidae) from Cusco and Madre de Dios. *Rev. Peruana Entomol.*, 19: 1-7.  
 1976b — A gazetteer of Peruvian entomological stations (based on Lepidoptera). *Rev. Peruana Entomol.*, 19: 17-25.  
 1977 — Algunas reflexiones e sugerencias sobre la creación de Parques Nacionales en el Perú. *Rev. Forestal Peru*, (no prelo).
- DE LATTIN, G.  
 1957 — Die ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. *Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg*.
- MACARTHUR, R.H.  
 1964 — Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Natur.*, 98: 387-396.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O.  
 1967 — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press: Monographs in population biology, N.º 1. 215 pp.
- MARGALEF, D.R.  
 1968 — *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. Chicago Press, Chicago. 111 pp.
- MASTERS, J.H.  
 1973 — *Heliconius cydno* (Nymphalidae) in Venezuela, with descriptions of two new subspecies. *Journ. Res. Lepidop.*, 10: 267-272.
- MAYR, E.  
 1969 — *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York. xi + 428 pp.  
 1970 — *Populations, Species, and Evolution*. Belknap, Harvard, Cambridge, Massachusetts. 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. & EVANS, C.  
 1973 — A reconstrução de pré-história amazônica: algumas considerações teóricas. *Publ. Avulsas Museu Paraense Emílio Goeldi*, Belém, 20: 51-69.
- MILLER, D.B. & FEDDES, R.G.  
 1971 — *Global Atlas of Relative Cloud Cover, 1967-70, based on data from Meteorological Satellites*. U.S. Department of Commerce /U.S. Air Force, Washington, D.C. iv + 237 pp.
- MÜLLER, P.  
 1972 — Centres of dispersal and evolution in the Neotropical region. *Studies on the Neotropical Fauna*, 7: 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 + 244 pp.
- NEGISHI, K.  
1971 — Butterflies collecting tour across Venezuela. II. Attracting Ithomiinae with a herb "Rabo de Alacrán" in the vicinity of Caracas. *Yadoriga*, 68 : 17-26.
- NELSON, G.  
1973 — Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 22 : 312-320.
- PAPAGEORGIS, C.  
1975 — Mimicry in Neotropical butterflies. *Amer. Scientist*, 63 : 522-532.
- PIANKA, E.R.  
1966 — Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Natur.*, 100 : 33-46.
- PLISKE, T.E.  
1975a — Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Environ. Entomol.*, 4 : 455-473.  
1975b — Pollination of pyrrolizidine alkaloid-containing plants by male Lepidoptera. *Environ. Entomol.*, 4 : 474-479.  
1975c — Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Lepidoptera). *Ann. ent. Soc. Amer.*, 68 : 935-942.
- PRANCE, 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.
- RICKLEFS, R.E. & COX, G.W.  
1972 — Taxon cycles in the West Indian avifauna. *Amer. Natur.*, 106 : 195-219.
- SEVASTOPOULO, D.G.  
1974 — (Comments on J.H. Masters') A proposal for the uniform treatment of infrasubspecific variation by lepidopterists. *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 28 : 289-290.
- SHEPPARD, P.M.  
1958 — **Natural Selection and Heredity**, Hutchinson, London. 209 pp.
- 1963 — Some genetic studies of Müllerian mimics in butterflies of the genus **Heliconius**. *Zoologica* (New York), 48 : 145-154.
- SHEPPARD, P.M.; TURNER, J.R.G.; BROWN JR., K.S. & BENSON, W.W.  
1977 — Genetics and the evolution of Müllerian mimicry in **Heliconius** butterflies. *Phil. Trans. R. Soc. London*, (no prelo).
- SICK, H.  
1967 — Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. *Atas Simp. Biota Amazônica*, 5 (Zoologia) : 495-520.
- SPASSKY, B.; RICHMOND, R.C.; PEREZ-SALAS, S.; PAVLOVSKY, O.; MOURÃO, C.A.; HUNTER, A.S.; HOENIGSBERG, H.; DOBZHANSKY, T. & AYALA, F.J.  
1971 — Geography of the sibling species related to **Drosophila willistoni**, and of the semispecies of the **Drosophila paulistorum** complex. *Evolution*, 25 : 129-143.
- TURNER, J.R.G.  
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* (B), 35 : 128-132.  
1967 — A little-recognized species of **Heliconius** butterfly (Nymphalidae). *Journ. Res. Lepidop.*, 5 : 97-112.  
1968 — Natural selection for and against a polymorphism which interacts with sex. *Evolution*, 22 : 481-495.  
1971 — Two thousand generations of hybridization in a **Heliconius** butterfly. *Evolution*, 25 : 471-482.  
1972a — 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* (New York), 56 : 125-157.  
1972b — Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home-range behaviour in **Heliconius erato**. *Biotropica*, 3 : 21-31.  
1976 — Forest refuges as ecological islands: disorderly extinction and the adaptive radiation of Müllerian mimics. In H. Descimon (ed.), *Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale*. Publ. Lab. Zool. École Normale Sup., 9: — .

- TURNER, J.R.G. & CRANE, J.  
1962 — The genetics of some polymorphic forms of the butterflies *Heliconius melpomene* Linnaeus and *H. erato* Linnaeus. I. Major genes. *Zoologica* (New York), 47 : 141-152.
- VANE-WRIGHT, R.I.; ACKERY, P.R. & SMILES, R.L.  
1975 — The distribution, polymorphism & mimicry of *Heliconius telesiphe* (Doubleday) and the species of *Podotricha* Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). *Trans. R. ent. Soc. London*, 126:611-636.
- VANZOLINI, P.E.  
1970 — Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. *Inst. Geográfico, São Paulo, Série teses e monografias*, 3 : 1-56.  
1973 — Paleoclimates, relief, and species multiplication in equatorial forest. In B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.), *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 255-258.
- VANZOLINI, P.E. & PAPAVERO, N.  
1968 — *Índice dos Topônimos Contidos na Carta do Brasil 1:1 000 000 do IBGE*. FAPESP, São Paulo. 201 pp.
- VANZOLINI, P.E. & WILLIAMS, E.E.  
1970 — South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, São Paulo, 19 : 1-298.
- WILSON, E.O. & WILLIS, E.O.  
1975 — Applied Biogeography. In M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap, Harvard, Cambridge, Mass., pp. 522-534.
- WINGE, H.  
1973 — Races of *Drosophila willistoni* sibling species: probable origin in quaternary forest refuges of South America. *Genetics*, 74 (suplemento) : 297-298.
- WOODSON, R.E.  
1933-1936 — The American genera of Echioideae. *Ann. Miss. Bot. Garden*, 20 : 605-790; 22 : 153-306; 23 : 169-438.
- YOUNG, A.M.  
1972 — On the life cycle and natural history of *Hymenitis nero* (Lepidoptera: Ithomiinae) in Costa Rica. *Psyche*, 79 : 284-294.  
1973 — The life cycle of *Dircenna relata* (Ithomiidae) in Costa Rica. *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 27 : 258-267.  
1974a — Notes on the biology of *Pteronymia notilla* (Ithomiidae) in a Costa Rican mountain forest. *Journ. Lepidopterists' Soc.*, 28 : 257-268.  
1974b — A natural historical account of *Oleria zelica pagasa* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) in a Costa Rican mountain rain forest. *Studies on the Neotropical Fauna*, 9 : 123-140.  
1974c — On the biology of *Godyrus zavaleta caesiopicta* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Entomological News* (Philadelphia), 85 : 227-238.

NOTA ACRESCENTADA ENQUANTO NO PRELO:

Apareceu em fevereiro 1977 um trabalho importantíssimo sobre o mesmo assunto deste trabalho, usando metodologia semelhante à sugerida aqui para preservação de patrimônios genéticos, incorporando os resultados deste e de muitos outros trabalhos sobre padrões de evolução neotropical, resumindo todos os dados conhecidos sobre áreas atualmente preservadas ou em vias de preservação, e sugerindo prioridades para conservação da natureza em toda a região amazônica. Produto de vários anos de pesquisa e tendo um cunho altamente prático, é leitura obrigatória para qualquer pessoa interessada no tópico abordado aqui:

- WETTERBERG, G.B.; JORGE PÁDUA, M.T.; CASTRO, C.S. DE & VASCONCELLOS, J.M.C. DE.  
1976 — Uma análise de prioridades em conservação da natureza na Amazônia. PNUD/FAO/IBDF/BRA, Série Técnica N.º 8, Ministério da Agricultura, Brasília. iv + 62 pp.