

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ESPECIAÇÃO EM CHRYSOBALANACEAE E OUTRAS FAMÍLIAS DE PLANTAS AMAZÔNICAS

Ghilleen T. Prance (1)

RESUMO – Neste trabalho são apresentados padrões de distribuição geográfica de espécies de Chrysobalanaceae, Caryocaraceae, Dichapetalaceae e Lecythydaceae. Seis padrões são discutidos: espécies amplamente distribuídas, polimórficas (ochlopecies) onde a variabilidade morfológica não conduzia a especiação; distribuição disjunta onde a diferenciação em espécie não ocorreu; especiação através de separação histórica tal como isolamento durante o Pleistoceno; generos com grupos de espécies muito relacionadas, que não podem ser subdivididos em subgeneros; utilizou-se diagramas de isolinhas de espécies para determinar o centro de diversidade dos gêneros; e, espécies de savanas que inicialmente tinham distribuição contínua e que atualmente são isoladas. A análise de talhada dos padrões de distribuição é essencial para estudos de evolução e especiação das plantas superiores.

ABSTRACT – A review of distribution patterns of species of Chrysobalanaceae, Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae and their relevance to studies of speciation is given. Six patterns are discussed: widespread polymorphic species (ochlopecies) where morphological variability has not led to speciation; disjunct distributions where species differentiation has not occurred; speciation through historic separation such as isolation into Pleistocene refugia; genera with groups of closely related species that have no logical subdivisions into subgenera; the use of isoline diagrams of species to determine the center of diversity of genera; and savanna species that formerly had continuous distribution and are now isolated into present day refugia. The detailed analysis of distribution patterns are essential for studies of evolution and speciation of higher plants.

Key-words: Distribution patterns, speciation, disjunct distribution, refugia.

Introdução

Em estudos sobre especiação e delimitação taxonômica de espécies, é de suma importância dispor de informações precisas sobre a distribuição geográfica dos taxa em estudo. Neste trabalho, apresentamos alguns exemplos da aplicação da distribuição geográfica em estudos de especiação para as famílias Chrysobalanaceae, Caryocaraceae, Dichapetalaceae e Lecythydaceae. Entretanto, na maioria dos casos, a distribuição das espécies em si é de pouco valor sem dados sobre sua ecologia, seus mecanismos de dispersão de diásporos, suas afinidades evolutivas (ou cladísticas) e a paleo-história de sua área de ocorrência. Os exemplos fornecidos a seguir reúnem estas fontes de informações, baseando-se num trabalho de campo extenso e, conseqüentemente, em estudos ecológicos, biológicos e evolutivos.

Material e Métodos

Os exemplos de padrões de distribuição abordados baseiam-se principalmente em monografias das famílias Chrysobalanaceae (Prance 1972, Prance no prelo) e Caryocaraceae (Prance & Silva 1973). Foram preparados mapas de distribuição mostrando a ocorrência de todas as espécies destas famílias, utilizando-se os mapas básicos da *Flora Neotropica*. Todos estes mapas estão disponíveis para consulta no Jardim Botânico de Nova York.

(1) The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458, USA

Resultados e Discussão

1. Espécies amplamente distribuídas: variação morfológica e diferenciação.

Hirtella racemosa Lam. var. *hexandra* é um exemplo típico de espécie com distribuição ampla, ocorrendo desde o México até o sul do Brasil (Fig. 1). Em todos os grupos de Angiospermas pesquisadas por nós, encontramos pelo menos algumas espécies com este tipo de distribuição, sem nenhuma variação morfológica de um local para outro. *Caryocar microcarpum* Ducke (Fig. 2) representa um outro exemplo deste tipo de distribuição ampla. Comparando sua distribuição com a de *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers. (Fig. 3), poderíamos concluir que as duas espécies, taxonomicamente muito próximas, são totalmente simpátricas. Existem, entretanto, duas diferenças importantes entre elas: 1) *C. microcarpum* é uma espécie da várzea, enquanto que *C. glabrum* se restringe à terra firme. Portanto, são ecologicamente separadas e o processo de especiação desde seu ancestral comum foi direcionado para ocupação de nichos diferentes; 2) *C. glabrum* engloba uma variabilidade morfológica bem maior, sendo dividida em três subespécies por Prance e Silva (1973). Seu maior potencial para diferenciação está provavelmente relacionado com restrições à manutenção do intercâmbio genético. Seus frutos são dispersados na terra firme, apenas pela força da gravidade, ou então, por pequenos mamíferos como cutias. Os frutos de *Caryocar microcarpum* são dispersados pelos rios, tornando-se, assim, muito mais vágil do que *C. glabrum*.

Numa espécie amplamente distribuída e com sementes difíceis de serem dispersadas em grandes distâncias, há maior probabilidade de diferenciação. Uma das subespécies, *C. glabrum* ssp. *album*, está adaptada ecologicamente para as áreas de areia branca nas Guianas.

"Subespécies geográficas" existem para a maioria das Angiospermas e este é o táxon infraespecífico do maior valor na atual conjuntura de nosso conhecimento sobre a flora amazônica. Dois outros exemplos são ilustrados para *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. e *Licania octandra* (Hoffm. ex R. & S.) Kuntze, (Fig. 4 e 5), onde a variação morfológica que define subespécies válidas está razoavelmente bem correlacionada com a geografia da região. As diferenciações entre as subespécies se manifestam em caracteres filogeneticamente menos importantes e que não justificam a separação a nível de espécie. Provavelmente, existe algum intercâmbio genético entre as subespécies onde suas distribuições geográficas se sobrepõem.

Uma outra categoria de espécie amplamente distribuída é representada por *Licania apetala* (E. Mey.) Fritsch, (Fig. 6). Neste caso, encontramos uma considerável variação na pilosidade e na forma da folha, da inflorescência e do fruto, mas sem correlações coerentes com os caracteres entre si ou entre os caracteres e a distribuição geográfica. É impossível separar esta espécie em subdivisões taxonômicas válidas. Este tipo de espécie foi chamada "ochloespécie" por White (1962) e Prance (1982a). Existe uma possível explicação paleo-histórica para a variabilidade infraespecífica em espécies amazônicas. Nos períodos dos refúgios (Haffer 1969, Prance 1982b), diversas populações de *L. apetala* foram isoladas umas das outras, iniciando-se a diferenciação morfológica. Durante a coalescência destas ilhas de mata, as populações ainda não tinham desenvolvido mecanismos de isolamento reprodutivo. Assim, houve uma redistribuição das diferenciações morfológicas, resultando num táxon melhor denominado por entidade polimórfica ou "ochloespécie".

2. Distribuições disjuntas

A ocorrência de padrões de distribuição disjunta é encontrada em espécies de muitas famílias, como a disjunção entre o Panamá e as Guianas (Fig. 7A; também veja Gentry 1975) ou a disjunção entre a Amazônia e a mata atlântica brasileira (Fig. 7B; veja também

Andrade-Lima 1966). Para as espécies ilustradas, é improvável que houve dispersão por distâncias grandes e a disjunção deve ter sido causada por alterações paleo-históricas na extensão da cobertura florestal. Nestas espécies, não há indícios de diferenciação morfológica entre as populações, foram obviamente, isoladas por muito tempo e podemos concluir que o isolamento não leva necessariamente à diferenciação, quando não há forças seletivas para a adaptação às novas condições ambientais.

A Figura 8 é um mapa da distribuição de *Chrysobalanus icaso* L., um dos mais primitivos membros da família Chrysobalanaceae. Sua disjunção entre a África e as Américas deve ser antiga, considerando sua ampla distribuição nos dois lados do Atlântico, principalmente no litoral. Não é possível separar as populações africanas das populações americanas com base na morfologia, embora exista ampla variação morfológica na espécie. Estas variações tendem a se repetir dentro de cada população. *Chrysobalanus icaso* é uma espécie vágil, litorânea e insular, que pode ter sido redispersada, várias vezes, pela água. Provavelmente, portanto, a falta de variação morfológica consistente entre as populações deve-se à ocorrência periódica de dispersão através de longas distâncias.

3. Especiação devido à separação paleo-histórica.

Tiramos o próximo exemplo do gênero *Hirtella* secção *Myrmecophila*, um grupo de sete espécies afins (uma espécie, *H. vesiculosa* Suesseng., não está incluída nesta abordagem por ser muito pouco conhecida). Neste caso, não há dúvida de que as espécies mais amplamente distribuídas da secção são mais próximas filogeneticamente entre si do que quaisquer outras espécies no gênero. As Figuras 9-12 mostram a ocorrência das quatro espécies mais amplamente distribuídas da secção, sendo todas árvores do sub-bosque na terra firme, ocupando assim, o mesmo habitat. A distribuição de *H. physophora* Mart. & Zucc. (Fig. 9) é a mais ampla e parcialmente simpátrica com as outras três espécies. Na Amazônia central, encontramos até três espécies juntas no mesmo local: *H. physophora*, *H. duckei* Hub. e *H. myrmecophila* Pilger. Tal simpatria de três espécies muito próximas taxonomicamente – embora cada uma com distribuição geral levemente diferente – é bem explicável no contexto de especiação em refúgios e posterior redistribuição quando a cobertura florestal ininterrupta voltou à Amazônia. Provavelmente, *H. duckei* (Fig. 10) se diferenciou do ancestral comum no refúgio de Manaus, *H. myrmecophila* (Fig. 11) num refúgio mais ocidental, como o de São Paulo de Olivença, e *H. guianiae* Spruce ex Hook f. (Fig. 12) num refúgio na região do Rio Napo. A distribuição de duas outras espécies no mesmo subgênero está ilustrada na Figura 13, sendo estas, *H. dorvalli* Prance e *H. revillae* Prance. A diferenciação destas duas espécies do ancestral comum pode ser explicada pela sua ecologia, sem recorrer à paleo-história do refúgio, considerando-se que elas ocupam habitats bem distintos. *H. dorvalli* é uma espécie comum numa pequena área de floresta semi-decídua semelhante à caatinga, com solos arenosos, perto de Caracaraí, em Roraima. *H. revillae* está restrita às matas de areia branca, numa região com muito mais chuva perto de Iquitos, Peru. Estas duas espécies fornecem excelentes exemplos de especiação direcionada para ocupação de nichos diferentes.

4. Superespécies no gênero *Couepia*.

As Figuras 14 e 15 mostram a distribuição e variabilidade morfológica de entidades taxonômicas denominadas de "superespécies" por Prance (1972), de acordo com a definição de White (1962). Estes grupos, embora sem nível taxonômico formalmente aceito, são compostos de algumas espécies muito próximas que não podem ser reconhecidas como subgêneros ou secções, devido à variabilidade geral encontrada no gênero. Para interpretar a filogenia destes complexos de espécies, é imprescindível o conhecimento de sua ecologia e distribuição geográfica. A superespécie *Couepia canomensis* (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f. inclui duas espécies de habitats de terra firme semelhantes: *C. cano-*

mensis, na Amazônia central, e *C. parillo* D.C., uma espécie com, distribuição disjunta nas Guianas e na Amazônia ocidental (Fig. 11). As outras duas espécies do grupo estão adaptadas a nichos diferentes: *C. steyermarkii*, nas margens dos rios, e *C. foveolata*, nos taludes de "tepuis" (chapadas de arenito). Uma outra superespécie é composta por *C. caryophylloides* R. Ben. e *C. excelsa* Ducke, duas espécies muito próximas, embora separáveis (Fig. 15) *Couepia caryophylloides* ocorre no escudo guianense e *C. excelsa*, na Bacia Amazônica entre os escudos graníticos. A diferenciação de espécies separadas por estas duas regiões geológicas é um fenômeno comum. Em ambos os casos de superespécies citadas acima, a interpretação taxonômica foi baseada em dados sobre a distribuição geográfica, ecologia e o estudo de relações evolutivas.

5. Estudos a nível de gênero.

As Figuras 6 e 17 mostram a distribuição de dois gêneros de plantas, *Tapura* (Dichapetalaceae) e *Gustavia* (Lecythidaceae). Aprendemos muito sobre especiação e afinidades dentro de um grupo quando desenhamos e delimitamos a distribuição de todas as suas espécies, sobrepondo-os num único mapa. Nos dois casos, a ocorrência de espécies primitivas coincide com a ocorrência de caracteres primitivos no gênero, levando à conclusão de que o gênero *Tapura* originou-se no sudoeste da Amazônia e que *Gustavia* originou-se no norte da Colômbia.

6. Refúgios atuais.

Finalmente, pretendemos destacar as possibilidades de estudos sobre a variabilidade atribuída aos eventos paleo-históricos nos exemplos anteriores, todos de espécies florestais. Há muito interesse no estudo da distribuição e variação de espécies campestres. Gentry (1982) observou a ocorrência de variação morfológica em espécies vegetais que ocorrem em ilhas de campo, hoje isoladas umas das outras, utilizando o termo "reverse refugia". A Figura 18 mostra a distribuição de *Hirtella glandulosa* Spreng., espécie encontrada em muitos campos isolados (Compare a Fig. 18 com o mapa de ocorrência de campos na Fig. 19). Existe uma pequena variação morfológica em *Hirtella glandulosa*, ainda não completamente analisada. Algumas espécies de plantas nos campos isolados devem estar num processo de diferenciação quando sujeitas a pressões evolutivas. Seria muito interessante fazer um estudo em evolução, da variação populacional entre diferentes campos, utilizando a morfologia, a citologia e técnicas de eletroforese. As espécies estudadas neste trabalho devem ser criteriosamente analisadas, considerando que, como foi notado anteriormente no caso de espécies disjuntas, o isolamento em si não leva necessariamente à diferenciação.

Uma outra área que oferece condições para um estudo deste tipo são os brejos do nordeste do país (Fig. 20). Estes refúgios atuais abrigam várias populações isoladas de espécies da floresta amazônica (veja Andrade Lima 1982).

Conclusões

Padrões de distribuição geográfica são uma parte essencial do estudo de relações evolutivas e especiação em plantas superiores. Os exemplos citados acima demonstram a necessidade de correlacionar indícios derivados de padrões de distribuição, biologia de dispersão, paleo-história e relações cladísticas, para que possamos entender, mesmo de maneira preliminar, os diversos caminhos que levam à especiação e, conseqüentemente, à enorme diversidade de espécies na Amazônia.

Agradecimentos

Agradeço a Bruce W. Nelson pela versão em Português e a Lucia Kawasaki pelas correções. Trabalho baseado em pesquisas subvencionadas em parte pela National Science Foundation (NSF), em colaboração com o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Referências Bibliográficas

- ANDRADE-LIMA, D. 1966. Contribuição ao estudo do paralelismo da flora amazônico-nordestina. *Bol. Tech. Inst. Pesq. Agron. Pernambuco* n. Ser. 19: 1-30.
- ANDRADE-LIMA. 1982. Present day forest refugia in Northeastern Brazil. In: Prance, G.T. (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York. p. 245-254.
- GENTRY, A.H. 1975. Additions to Panamanian Myristicaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 474-479.
- GENTRY, A.H. 1982. Phylogeographic patterns as evidence for a Chocó refugium. In: Prance, G.T. (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York, p 112-136.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- HUBER, O. 1974. *The neotropical savannas*. Rome: Istituto Italo-Latinoamericano. Serie Técnico-científica 3.
- PRANCE, G.T. 1972. Monograph of Chrysobalanaceae. *Flora Neotropica* 9: 1-406. Hafner, New York.
- PRANCE, G.T. 1982a. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: Prance, G.T. (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York. p 137-158.
- PRANCE, G.T. (ed.) 1982b. *Biological diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PRANCE, G.T. Supplement to Flora Neotropica Monograph 9: Chrysobalanaceae. *Flora Neotropica Suppl.* 9. (no prelo).
- PRANCE, G.T. & SILVA, M.F. da. 1973. Monograph of Caryocaraceae. *Flora Neotropica* 12: 1-75. Hafner, New York.
- WHITE, F. 1962. Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyros*. *Syst. Assoc. Publ.* 4: 71-103.

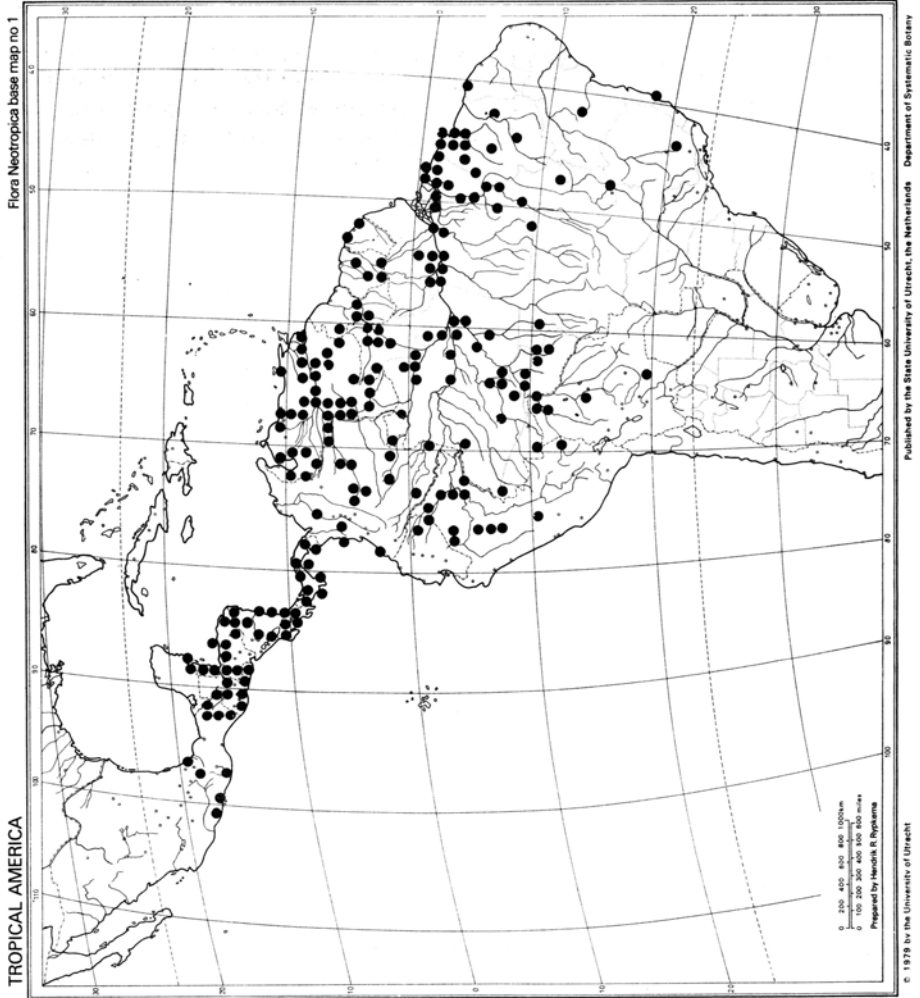
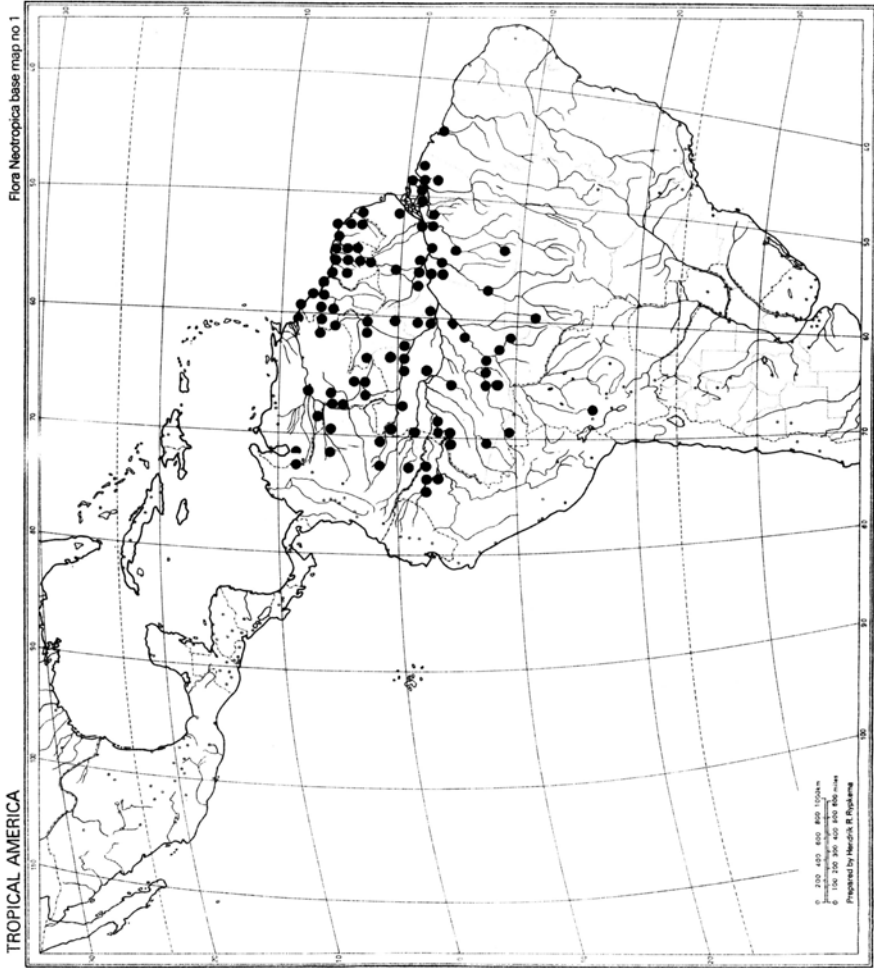


Fig. 1. Distribuição geográfica de *Hirtella racemosa* Lam. var. *hexandra* (Willd., ex Roem. et Schult.) Prance (Chrysobalanaceae), uma espécie com distribuição ampla.



Published by the State University of Utrecht, the Netherlands - Department of Systematic Botany

Fig. 2. Distribuição geográfica de *Caryocar microcarpum* Ducke (Caryocaraceae) uma espécie tipicamente amazônica.

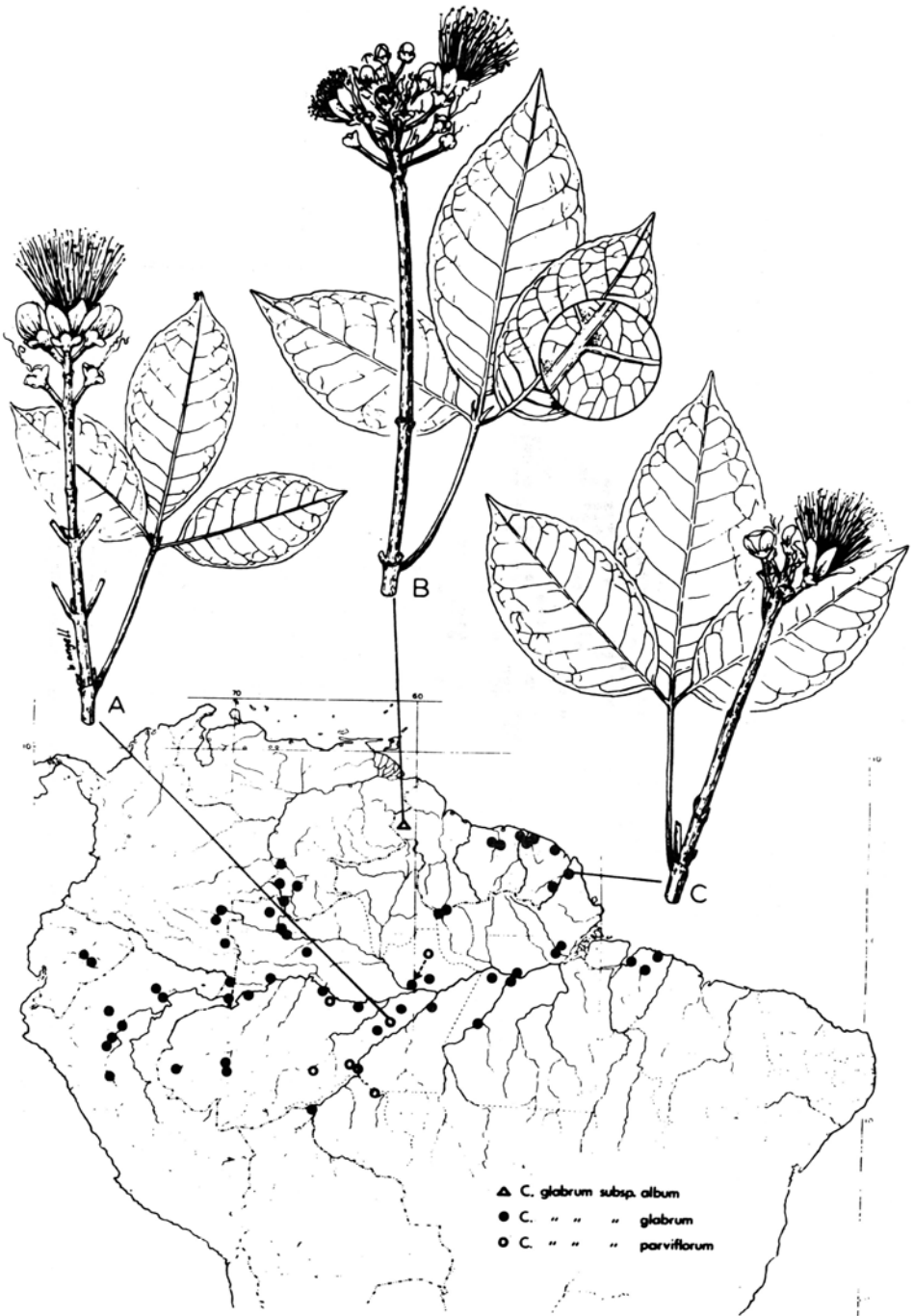


Fig. 3. Distribuição geográfica e variação morfológica de *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae).

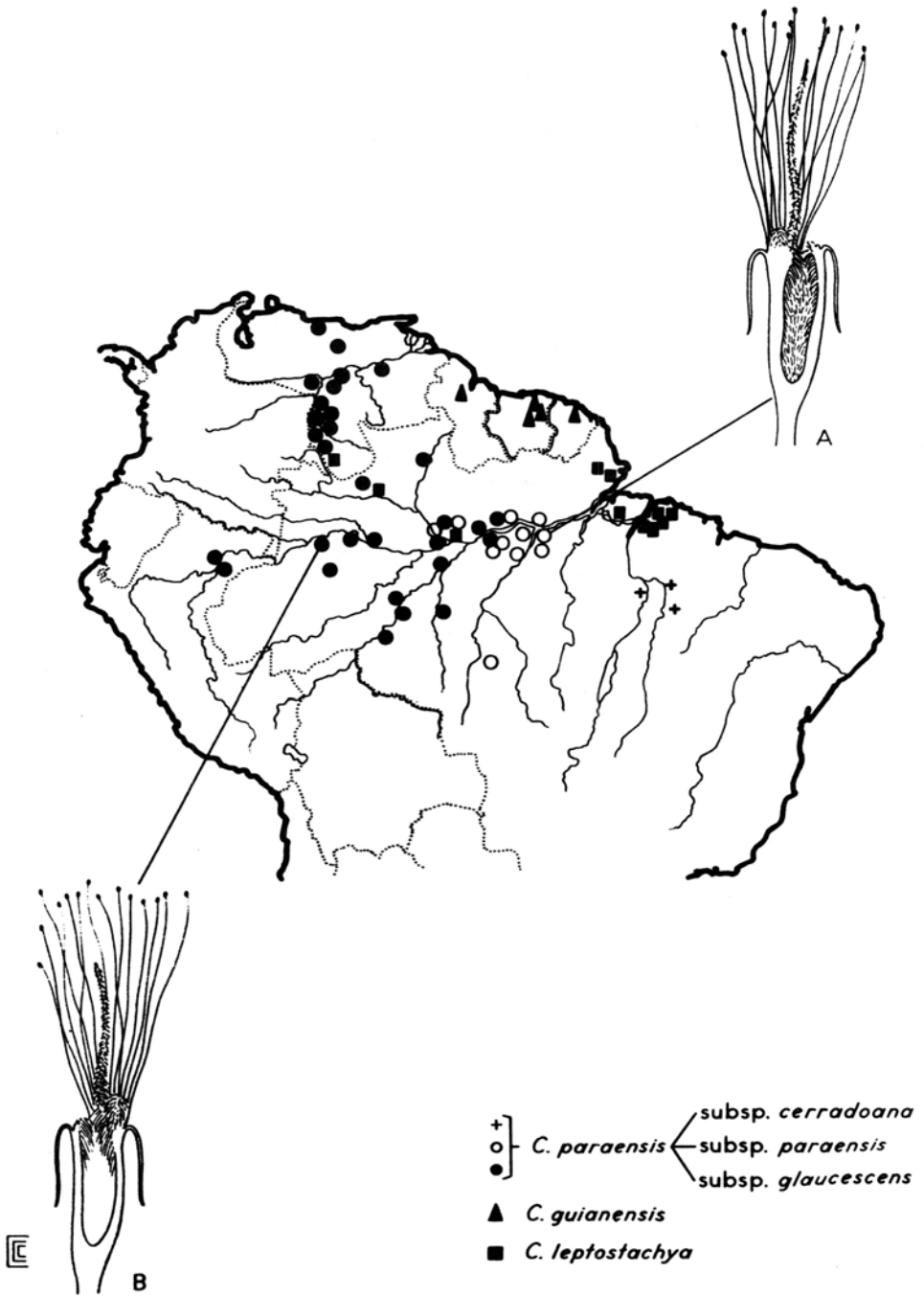


Fig. 4. Distribuição geográfica e variação morfológica de *Couepia paraensis* (Mart. et Zucc.) Benth. (Chrysobalanaceae).

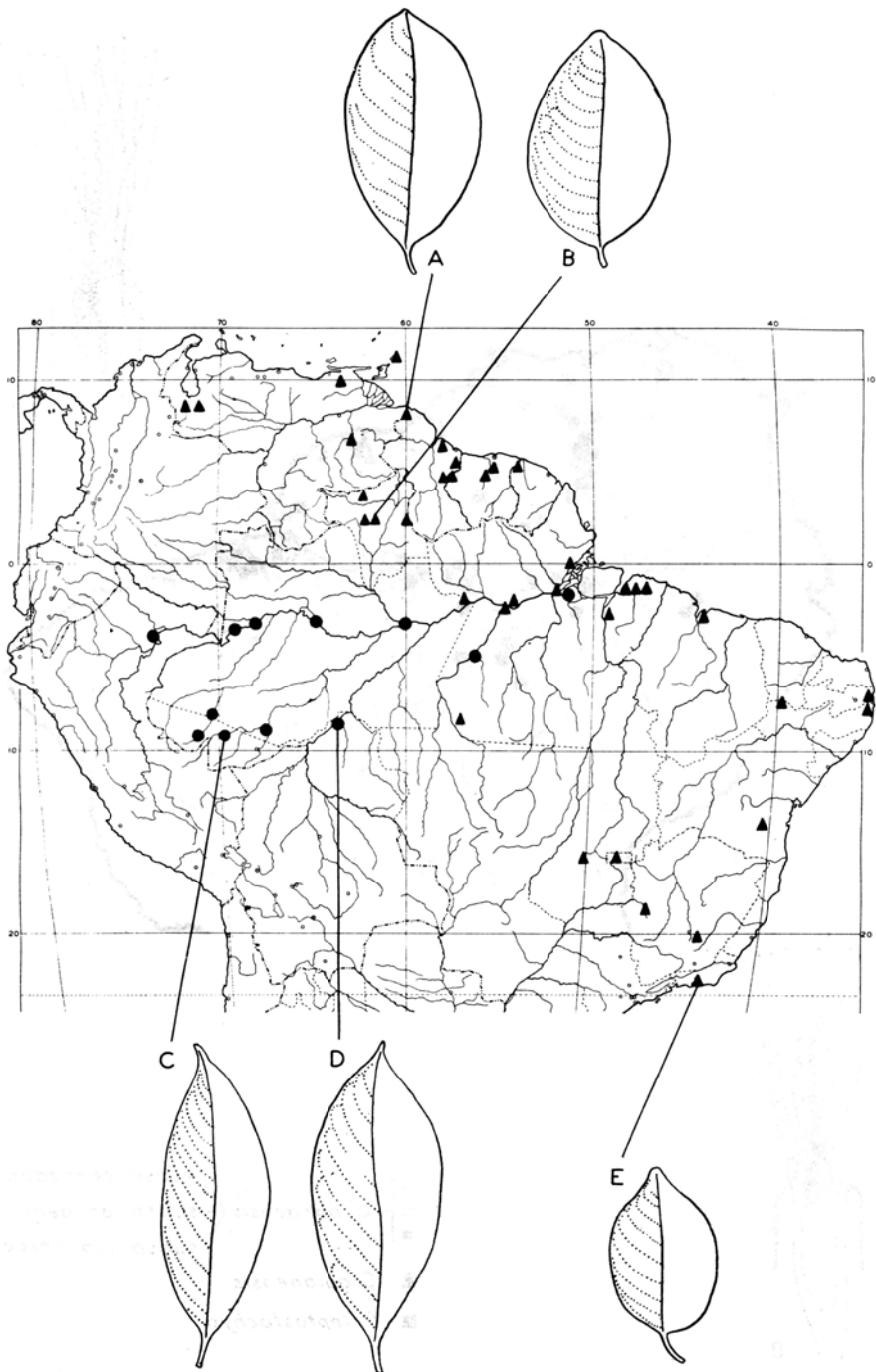


Fig. 5. Distribuição geográfica e variação morfológica de *Licania octandra* (Hoffm. ex Roem. et Schult.) Kuntze (Chrysobalanaceae): triângulos = *var. octandra*, círculos = *var. pallida* (Hook. f.) Prance.

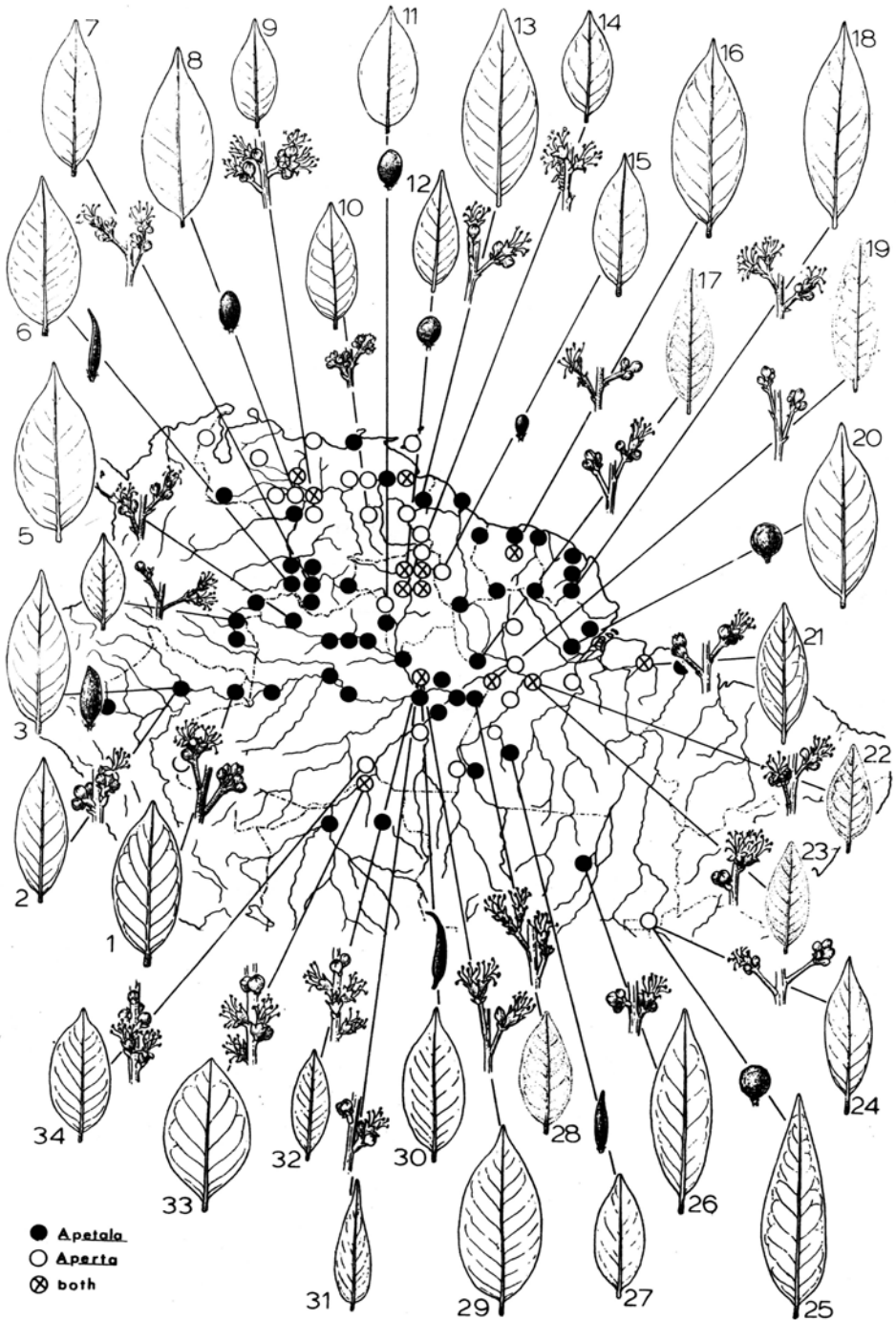


Fig. 6. Distribuição geográfica e variação morfológica de *Licania apetala* (E. Mey.) Fritsch (Chrysobalanaceae), exemplo de uma "ochloespécie".

Flora Neotropica base map no 1

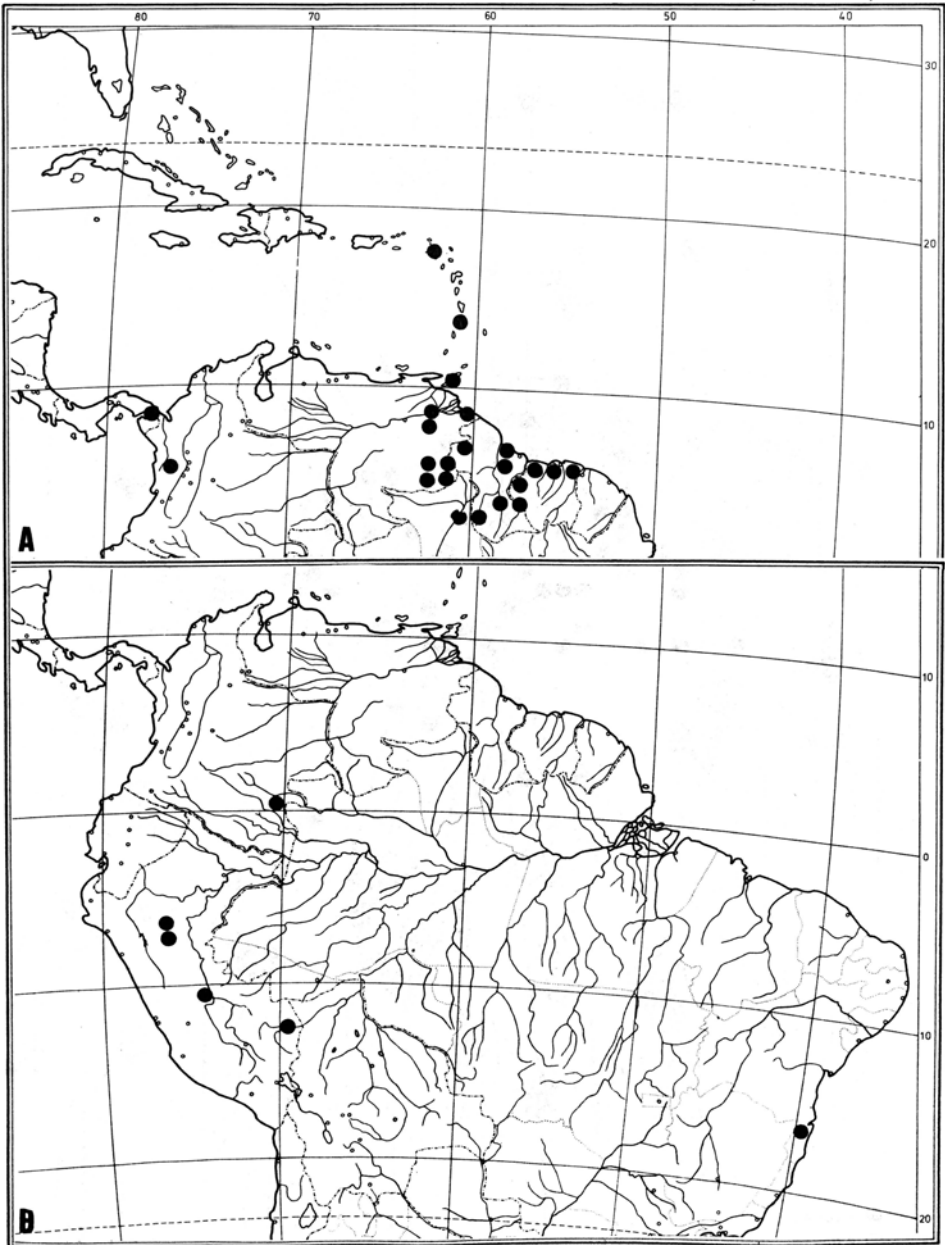


Fig. 7. Distribuição geográfica de duas espécies de Caryocaraceae com padrões de distribuição disjunta: A, *Caryocar nuciferum* L.; B, *Anthodiscus amazonicus* Gleason.

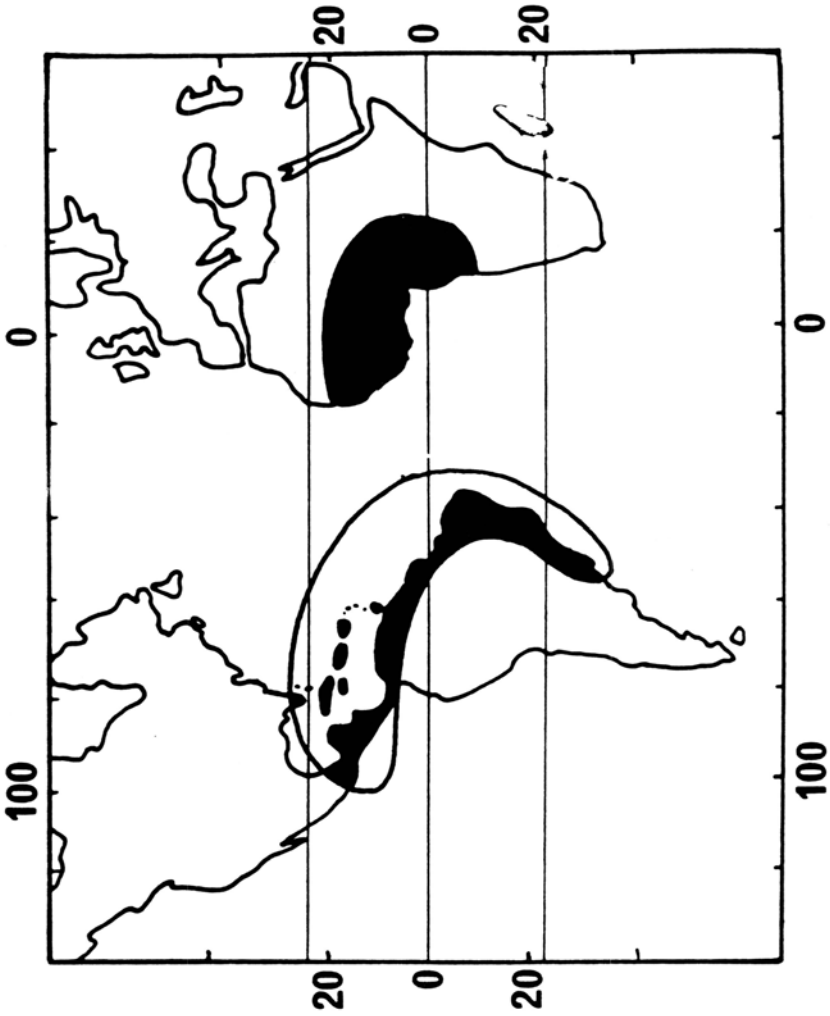


Fig. 8. Distribuição geográfica de *Chrysobalanus icaco* L. (Chrysobalanaceae).

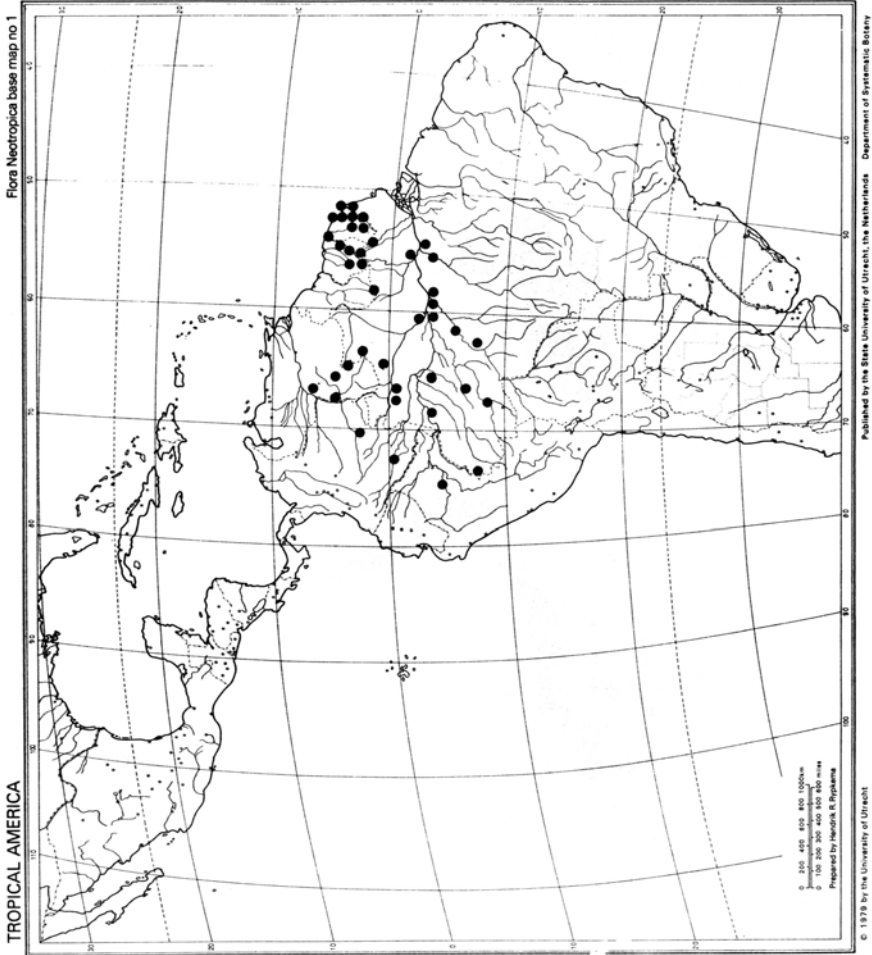


Fig. 9. Distribuição de *Hirella physophora* Mart. et Zucc.

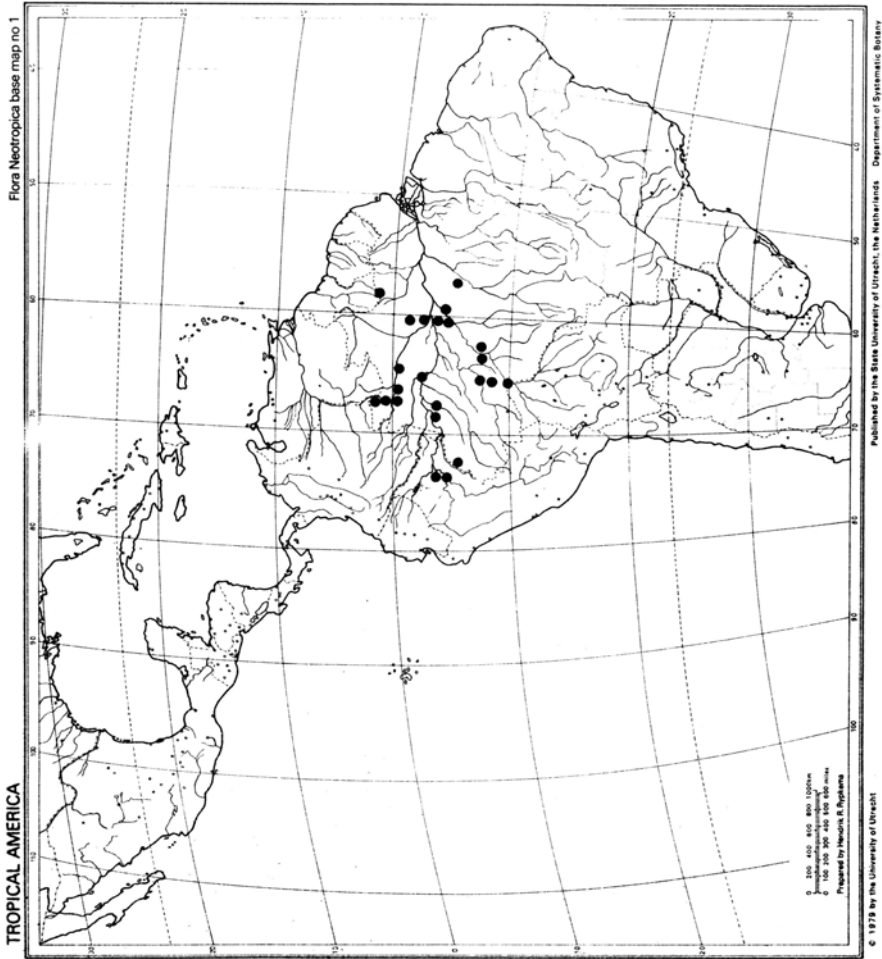


Fig. 10. Distribuição de *Hirtella duckertii* Hub.

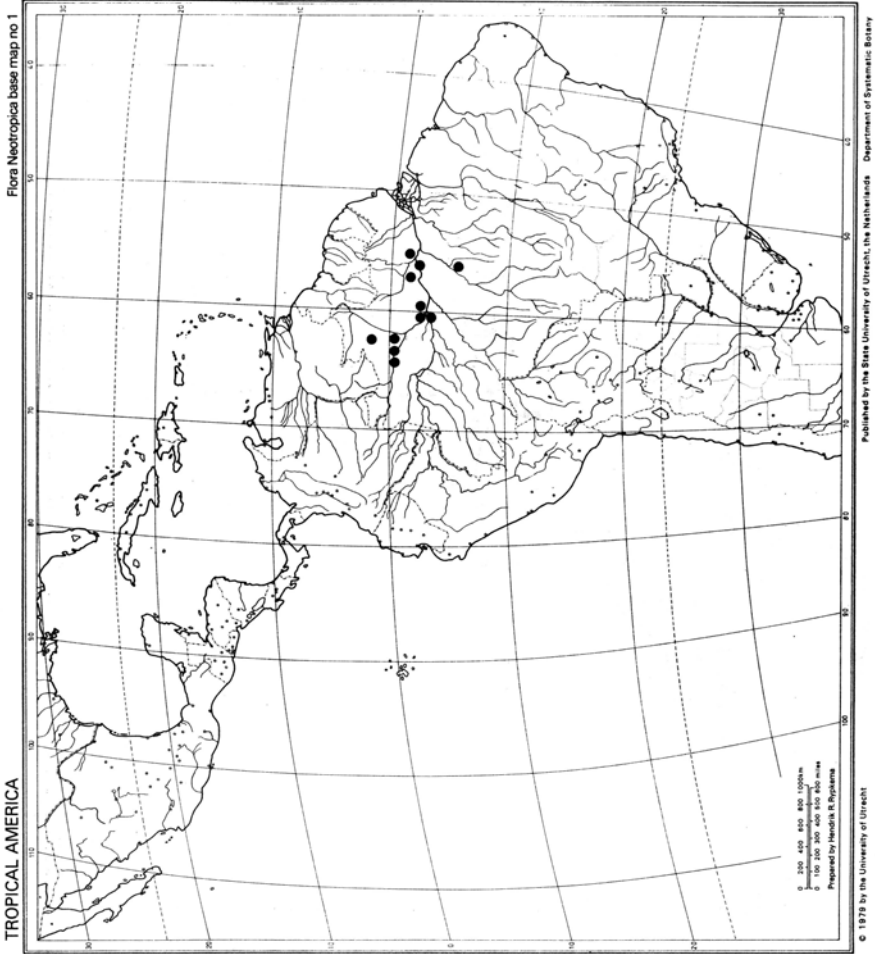


Fig. 11. Distribuição de *Hirteila myrmecophila* Pilg.

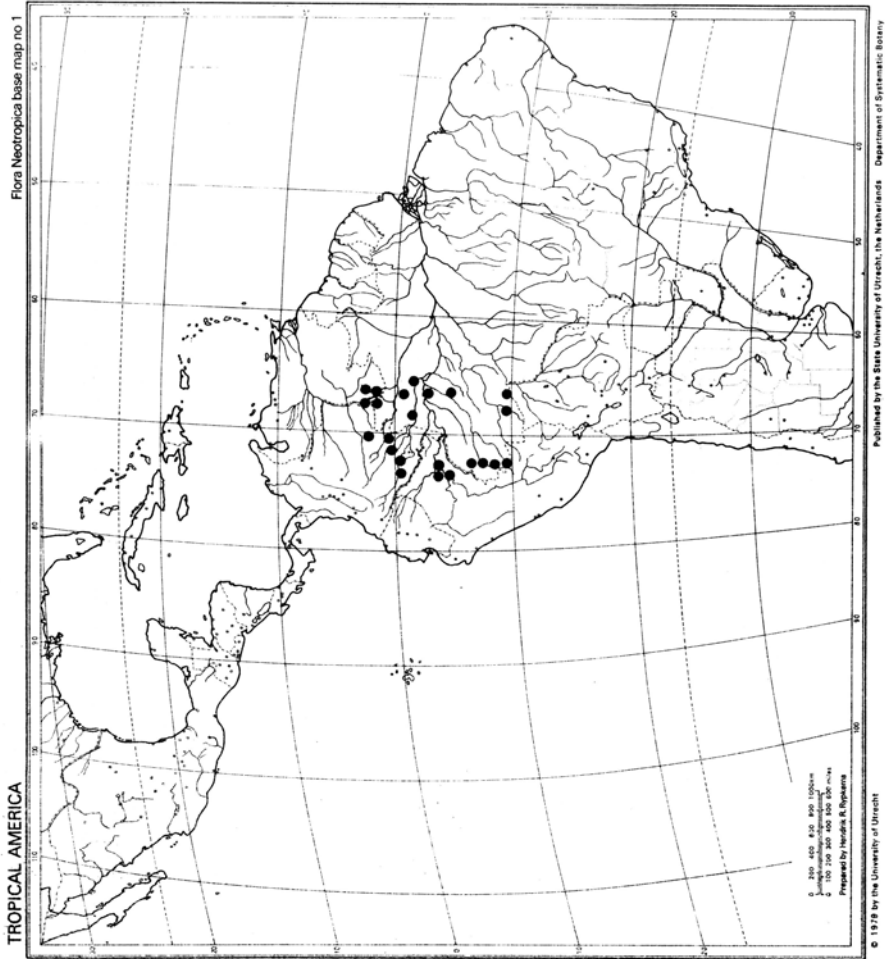


Fig. 12. Distribuição de *Hirtella guianensis* Spruce ex Hook. f.

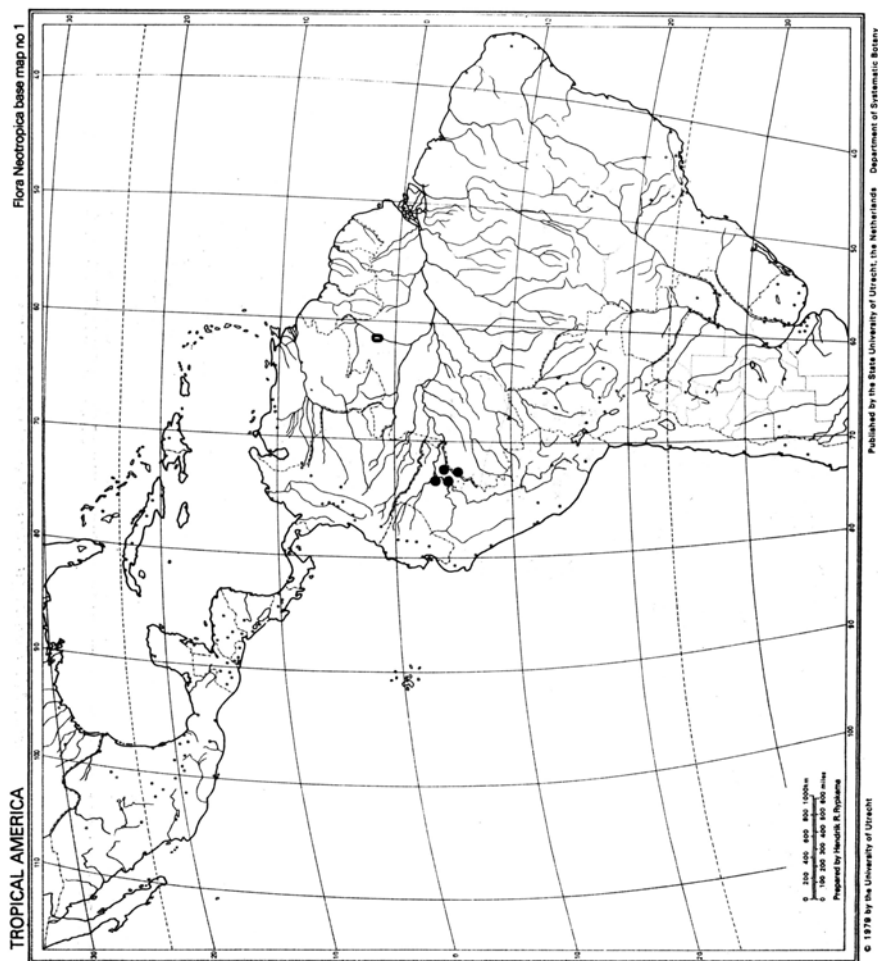


Fig. 13 Distribuição geográfica de duas espécies de *Hirrellia* seção *Myrmecophila*: *Circulos* = *H. revillae* Prance; *círculos fechados* = *H. dorvalli* Prance.

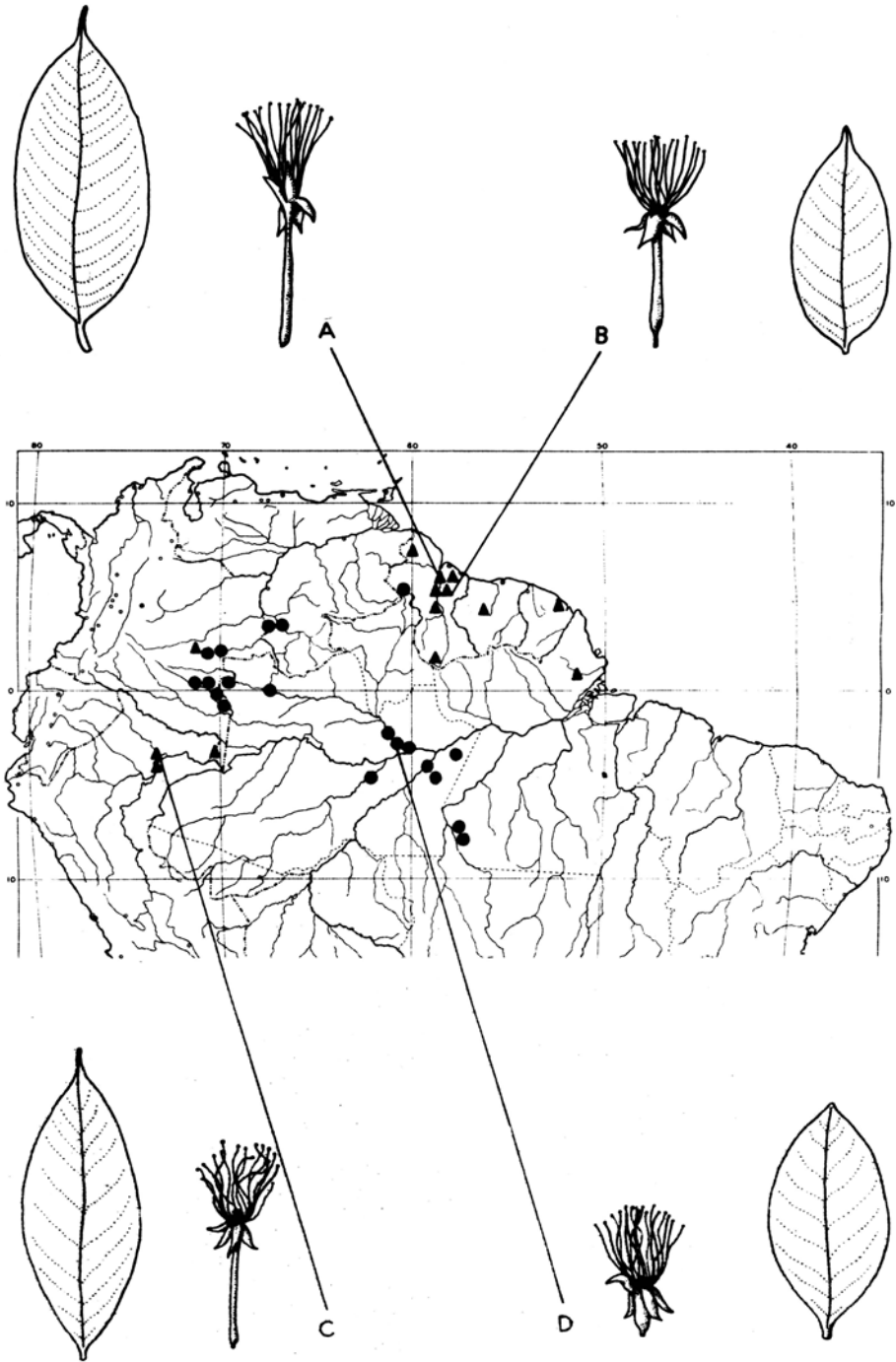


Fig. 14. Distribuição geográfica e variação morfológica da superespécie de *Couepia canomensis* (Mart. et Zucc.) Benth. ex Hook. f. (Chrysobalanaceae): Triângulos = *C. parillo* A.DC.; círculos = *C. canomensis*.

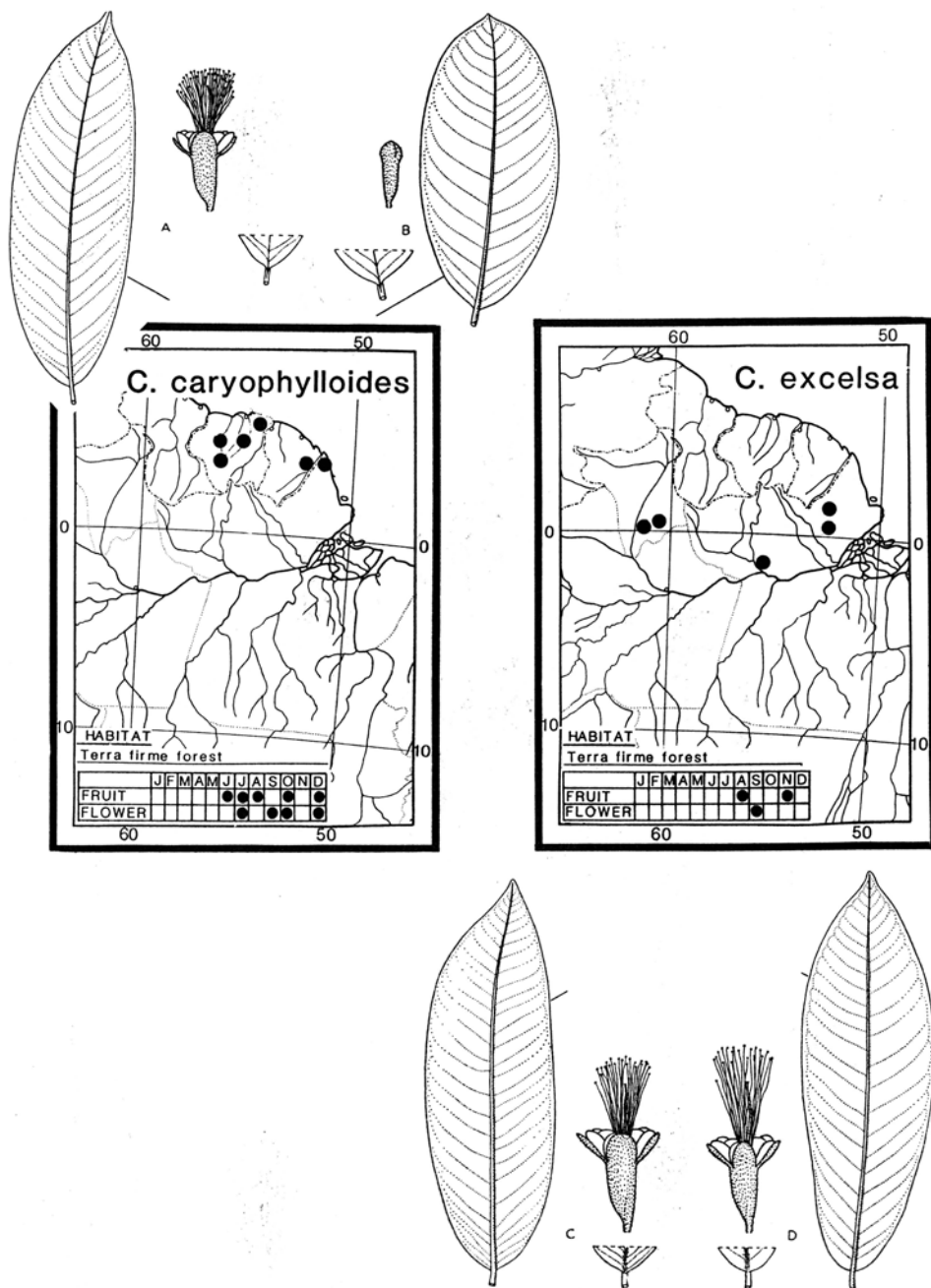


Fig. 15. Distribuição geográfica e variação morfológica da superespécie de *Couepia caryophylloides* R. Ben. (Chrysobalanaceae): *C. caryophylloides*; *C. excelsa* Ducke.



Fig. 16. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Tapura* (Dichapetalaceae).



Fig. 17. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Gustavia* (Lecythidaceae)

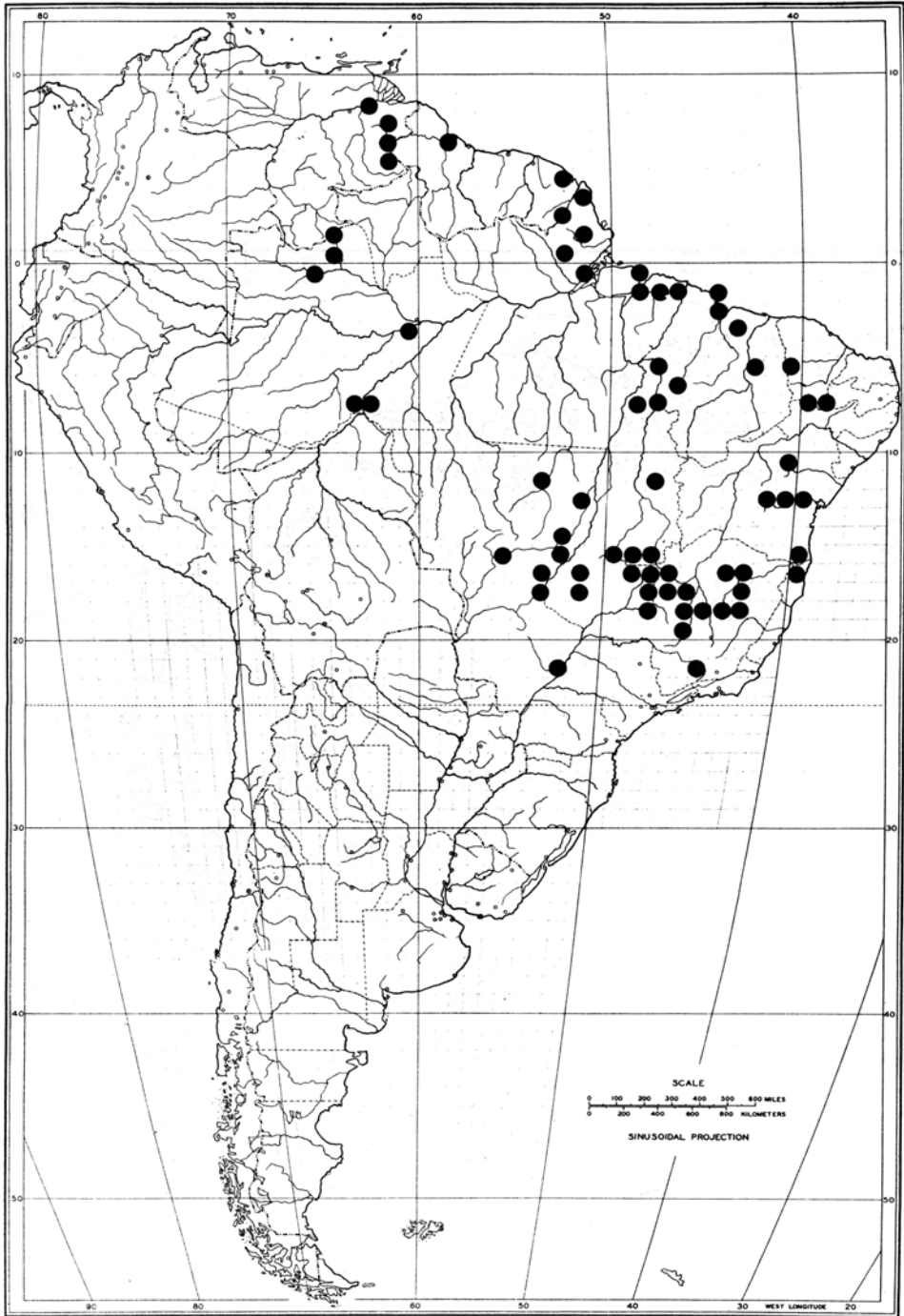


Fig. 18. Distribuição geográfica de *Hirtila glandulosa* Spreng., uma espécie caracterfstica de savana.

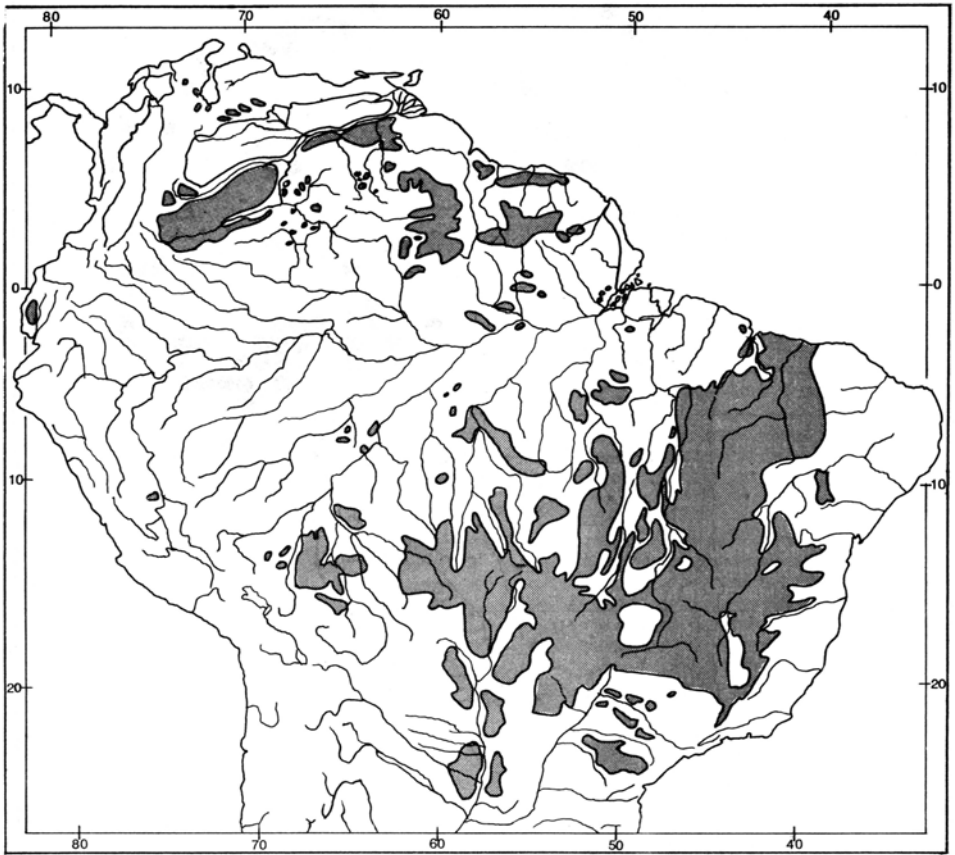


Fig. 19. Distribuição das savanas neotropicais (modificado de Huber, 1974).

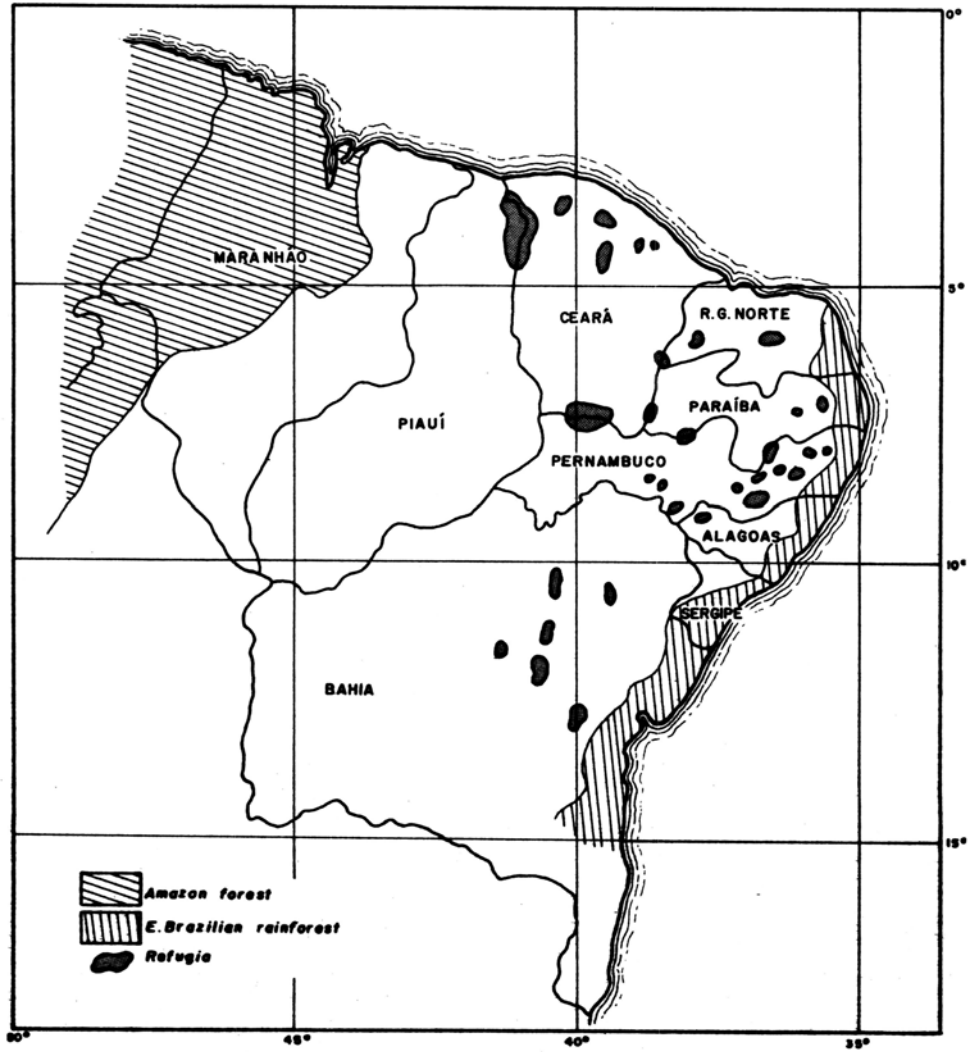


Fig. 20. Distribuição dos brejos nordestinos do Brasil.