

Áreas de endemismo de las especies neotropicales de Dilleniaceae*

Jacqueline PÉREZ CAMACHO**

ABSTRACT. The Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) developed by Rosen (1988) and modified by Morrone (1974) to delimit endemism areas in the neotropical species of the family Dilleniaceae is carried.

KEY WORDS. Dilleniaceae, endemism areas, Parsimony Analysis of Endemicity, Neotropical region.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía histórica permite entender a la biodiversidad desde una perspectiva histórica y puede generar información importante para la conservación (Morrone y Espinosa, 1998; Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 2000). Los métodos de la biogeografía histórica permiten analizar e interpretar los patrones de distribución de los seres vivos, a partir de los cuales es posible identificar prioridades en las áreas a ser conservadas, que permitan preservar tanto la riqueza de especies como la riqueza en términos de orígenes históricos (Morrone y Espinosa, 1998; Morrone, 2000; Escalante, 2003). En la última década se han aplicado estos métodos biogeográficos a la conservación de la biodiversidad, analizando diferentes grupos taxonómicos y escalas geográficas (Morrone, 1999; Contreras-Medina *et al.*, 2001; García-Barros *et al.*, 2002).

Algunos autores (Crisci *et al.*, 1991a, b; Henderson, 1991; Platnick, 1991) han enfatizado la importancia de la

identificación de las áreas de endemismo por un estudio de biogeografía cladista. En este trabajo se pretende determinar las áreas de endemismo para las taxones neotropicales de la familia Dilleniaceae, dilucidar las relaciones entre las mismas con respecto a las áreas de endemismo y su distribución, abordadas desde una perspectiva histórica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis se tomaron los datos de distribución de 115 taxones de los géneros neotropicales de la familia Dilleniaceae: *Doliocarpus* (64 especies), *Davilla* (25 especies), *Tetracera* (21 especies), *Curatella* (1 especie), *Pinzona* (1 especie) y *Neodillenia* (3 especies). Las subespecies y variedades fueron tratadas en el análisis (Tabla 1). Se aplicó el Análisis de Parsimonia de Endemismo (PAE) (Rosen, 1988) con la modificación propuesta por Morrone (1994).

Tabla 1. Listado de especies neotropicales de la familia Dilleniaceae utilizadas en la determinación de áreas de endemismo.

0- <i>Doliocarpus multiflorus</i> Standl.	24- <i>D. brevipedicellatus</i> Garcke
1- <i>D. savannarum</i> Szandw.	25- <i>D. olivaceus</i> Sprag.
2- <i>D. elegans</i> Eichl.	26- <i>D. grandiflorus</i> Eichl.
3- <i>D. sellowianus</i> Eichl.	27- <i>D. areolatus</i> Kubitzki
4- <i>D. dentatus</i> (Aubl.) Standl. ssp. <i>dentatus</i>	28- <i>D. macrocarpus</i> Mart. ex Eichl.
5- <i>D. herrerae</i> J. Pérez	29- <i>D. spatulifolius</i> Kubitzki
6- <i>D. gracilis</i> Kubitzki	30- <i>D. prancei</i> Kubitzki
7- <i>D. validus</i> Kubitzki	31- <i>D. dasyanthus</i> Kubitzki
8- <i>D. novogranatensis</i> Kubitzki	32- <i>D. elliptifolius</i> Kubitzki
9- <i>D. spraguei</i> Cheesm.	33- <i>D. nitidus</i> (Triana) Tr. & Pl.
10- <i>D. magnificus</i> Sleum.	34- <i>D. paraensis</i> Sleum
11- <i>D. sessiliflorus</i> Mart.	35- <i>D. sagotianus</i> Kubitzki
12- <i>D. amazonicus</i> Sleum.	36- <i>D. pipolyii</i> Aymard
13- <i>D. guianensis</i> (Aubl.) Gilg	37- <i>D. gentryi</i> Aymard & Miller
14- <i>D. leiophyllus</i> Kubitzki	38- <i>D. dressleri</i> Aymard
15- <i>D. hispidus</i> Stand. & Will.	39- <i>D. hispidobaccatus</i> Aymard
16- <i>D. verruculosus</i> Kubitzki	40- <i>D. brevipedicellatus</i> ssp. <i>hilarianus</i> Kubitzki
17- <i>D. major</i> J.F. Gmel. ssp. <i>major</i>	41- <i>D. dasyanthus</i> ssp. <i>robustus</i> Aymard
18- <i>D. lancifolius</i> Kubitzki	42- <i>D. foreroi</i> Aymard
19- <i>D. chocoensis</i> Aymard	43- <i>D. lopez-palacii</i> Aymard
20- <i>D. carnevaliorum</i> Aymard	44- <i>D. spatulifolius</i> ssp. <i>tuberculatus</i> Aymard
21- <i>D. paucinervis</i> Kubitzki	45- <i>D. aracaensis</i> Aymard
22- <i>D. glomeratus</i> Eichl.	46- <i>D. aureobaccus</i> Aymard
23- <i>D. schottianus</i> Eichl.	47- <i>D. Kubitzkii</i> Aymard

*Manuscrito aprobado en Junio de 2008.

**Instituto de Ecología y Sistemática, A. P. 8029, C. P. 10800, La Habana, Cuba.

Tabla 1. Continuación. Listado de especies neotropicales de la familia Dilleniaceae utilizadas en la determinación de áreas de endemismo.

48- <i>D. pruskii</i> Aymard	82- <i>D. latifolia</i> Casar.
49- <i>D. subandinus</i> Aymard	83- <i>D. cuspidulata</i> Mart. ex Eichl.
50- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>esmeraldae</i> (Steyerm.) Kubitzki	84- <i>D. Kubitzkii</i> Aymard
51- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>latifolius</i> Kubitzki	85- <i>D. morii</i> Aymard
52- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>rufescens</i> (Sleum.) Kubitzki	86- <i>D. rugosa</i> var. <i>riedelii</i> Eichl.
53- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>undulatus</i> (Eichl.) Kubitzki	87- <i>D. cuatrecasasii</i> Aymard
54- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>ferrugineo</i> (Rusby) Kubitzki	88- <i>D. papyracea</i> Aymard
55- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>lanceolatus</i> Kubitzki	89- <i>Tetracera empedoclea</i> Gilg
56- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>obovatus</i> Aymard	90- <i>T. willdenowiana</i> Steud.
57- <i>D. dentatus</i> ssp. <i>tuberculatus</i> Aymard	91- <i>T. surinamensis</i> Miq.
58- <i>D. major</i> ssp. <i>littoralis</i> Kubitzki	92- <i>T. hydrophila</i> Tr. & Pl.
59- <i>D. liesneri</i> Aymard	93- <i>T. costata</i> Mart. ex Eichl.
60- <i>D. ortegae</i> Aymard	94- <i>T. amazonica</i> Kubitzki
61- <i>D. amazonicus</i> ssp. <i>duckeanus</i> Kubitzki	95- <i>T. volubilis</i> L. ssp. <i>volubilis</i>
62- <i>D. lombardii</i> Aymard	96- <i>T. oblongata</i> DC.
63- <i>D. humboltianus</i> Aymard	97- <i>T. lasiocarpa</i> Eichl.
64- <i>Davilla macrocarpa</i> Eichl.	98- <i>T. asperula</i> Miq.
65- <i>D. cearensis</i> J. Huber	99- <i>T. portobellensis</i> Beurl.
66- <i>D. pedicellaris</i> Benth.	100- <i>T. sellowiana</i> Schlecht.
67- <i>D. grandiflora</i> St.-Hil. & Tul.	101- <i>T. parviflora</i> (Rugby) Sleum
68- <i>D. nitida</i> (Vahl) Kubitzki	102- <i>T. breyniana</i> Schlecht.
69- <i>D. glaziovii</i> Eichl.	103- <i>T. tigarea</i> DC.
70- <i>D. rugosa</i> Poir. var. <i>rugosa</i>	104- <i>T. volubilis</i> subsp. <i>mollis</i> (Standl.) Kubitzki
71- <i>D. steyermarkii</i> Kubitzki	105- <i>T. costata</i> ssp. <i>rotundifolia</i> (J. E. Smith) Kubitzki
72- <i>D. strigosa</i> Kubitzki	106- <i>T. willdenowiana</i> ssp. <i>emarginata</i> Kubitzki
73- <i>D. lacunosa</i> Mart.	107- <i>T. macphersonii</i> Aymard
74- <i>D. kunthii</i> St.-Hil.	108- <i>T. boomii</i> Aymard
75- <i>D. sellowiana</i> Schlecht.	109- <i>T. maguirei</i> Aymard & Boom
76- <i>D. flexuosa</i> St.-Hil.	110- <i>Neodillenia coussapoana</i> Aymard
77- <i>D. glabrata</i> Mart. ex Eichl.	111- <i>N. peruviana</i> Aymard
78- <i>D. angustifolia</i> St.-Hil.	112- <i>N. venezuelana</i> Aymard
79- <i>D. elliptica</i> St.-Hil.	113- <i>Pinzona coriacea</i> Mart. & Zucc.
80- <i>D. alata</i> (Vent.) Briq.	114- <i>Curatella americana</i> L.
81- <i>D. grandifolia</i> Moric. ex Eichl.	

Los pasos básicos del PAE para delimitar áreas de endemismo son los siguientes:

1. Ubicación en un mapa del área en estudio (Neotrópico) de las localidades en que aparecen las especies de cada género de Dilleniaceae.

2. Parcelación del mapa en cuadrantes, en nuestro caso 32 cuadrantes de 3x3 grados (Fig. 1). Considerar únicamente aquellos cuadrantes donde exista al menos una localidad para un taxón.

3. Construir una matriz de datos de presencia - ausencia, donde las columnas representen a los taxones y las filas las áreas (cuadrantes). Si un taxón está presente en un área se utiliza un '1' y si está ausente, un '0'. Para enraizar el árbol, se adiciona un área hipotética codificada con '0' en todas las columnas.

4. Aplicación a la matriz resultante del Análisis de

Parsimonia de Endemismo. Para realizar el análisis se utilizó el programa WINCLADA ver. 0.9 (BETA) (Nixon, 1999) y se utilizaron métodos heurísticos de búsqueda.

5. Para preservar los grupos de cuadrículas más robustos y minimizar la influencia de las especies de amplia distribución, se realizó un consenso estricto (Morrone, 1994).

6. Identificar la o los grupos de cuadrículas que contienen áreas de endemismo, a partir de la topología del cladograma, basándonos en aquellos clados definidos por dos o más sinapomorfias, en nuestro caso especies, las que se sobrepone en las cuadrículas.

7. Delimitar en el mapa, mediante un trazo que une los puntos de distribución de las especies endémicas de cada grupo, el límite real de las áreas de endemismo.

8. Contrastar los resultados con la información disponible sobre la paleogeografía del área.

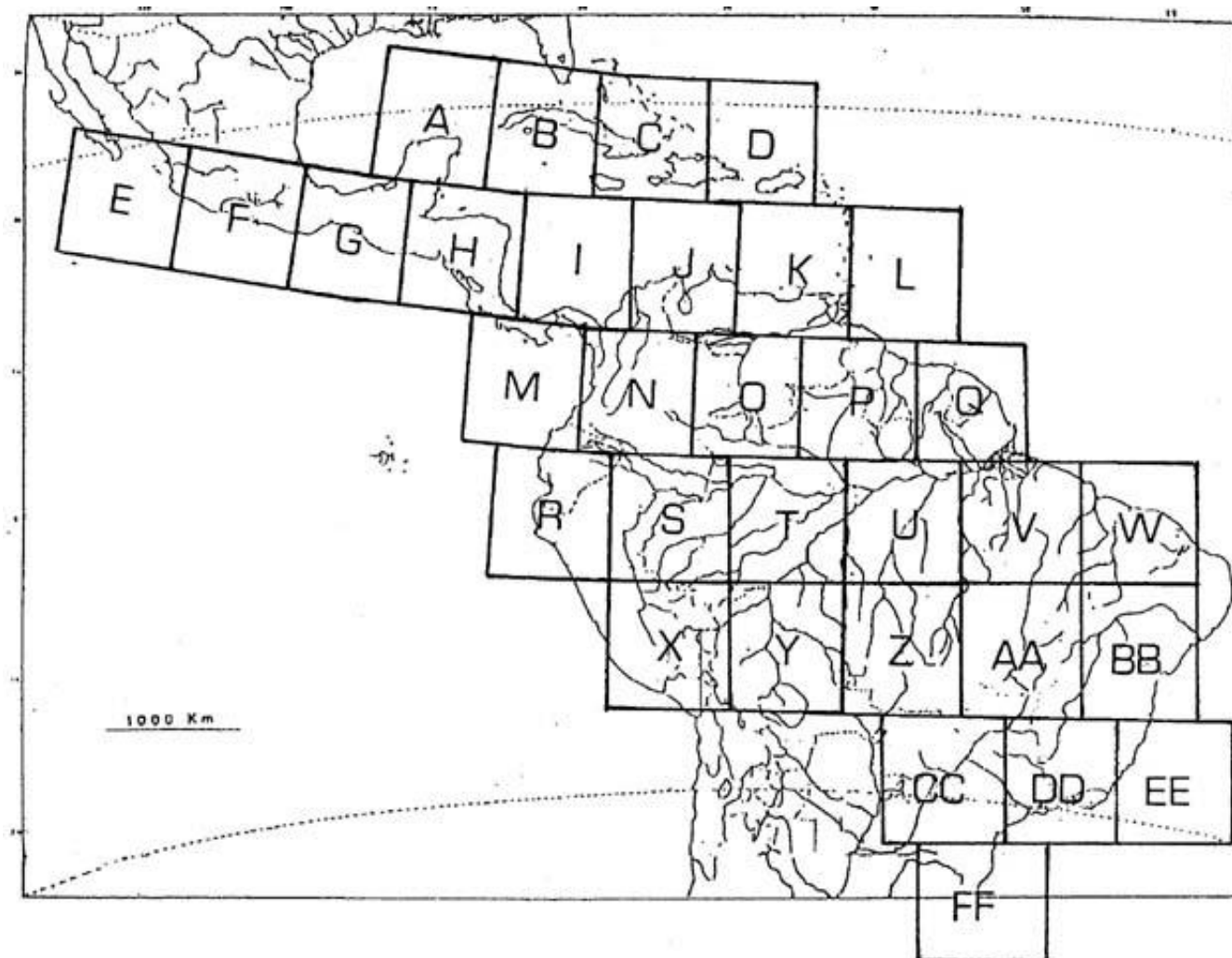


Fig. 1. Parcelación del área de estudio en cuadrantes de 3x3 grados, para la determinación de las áreas de endemismos neotropicales de la familia Dilleniaceae.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A partir de la matriz de datos se obtuvieron 12 cladogramas igualmente parsimoniosos con un total de 213 pasos cada uno, un índice de consistencia (Ci) de 0.53 y un índice de retención (Ri) de 0.54. El cladograma resultante de la aplicación del consenso estricto a los árboles mencionados (Fig. 2) permite definir seis ramas terminales (correspondientes a seis áreas diferentes), distinguibles por la cantidad de endemismos que reúnen.

Las áreas resultantes están delimitadas fundamentalmente por especies de los géneros *Doliocarpus* y *Davilla*; sólo cinco especies del género *Tetracera* se ubican dentro de las áreas Guayanas (cuatro especies) y sureste de Brasil (una especie) y al sur de Venezuela y amazonia peruana se encuentran dos especies del género *Neodillenia*, en tanto que los géneros

monotípicos *Curatella* y *Pinzona* están ampliamente distribuidos en el Neotrópico.

Las especies que identifican las áreas de endemismo de la familia en el Neotrópico, se ubican según la propuesta de modelo biogeográfico para América Latina y el Caribe (Morrone, 2001), en cuatro subregiones: Caribeña, Amazónica, Chaqueña y Paranense.

Al clado de mayor cantidad de especies (BB+Z+AA+CC+DD), lo definen 20 endemismos. El segundo grupo, con 13 endemismos, corresponde a las cuadrículas (K+P+Q). Les siguen en cantidad de endemismos las ramas O y (T+U) con 7 y 6 endemismos respectivamente. Las ramas N y S, se individualizan por cuatro endemismos cada una, que constituyen otras tantas autapomorfias. Se observan otras áreas que presentan 1 ó 2 endemismos, a saber: B, EE, Y, I y V, que no llegan a constituir áreas de endemismo en atención a los criterios de Morrone (1994).

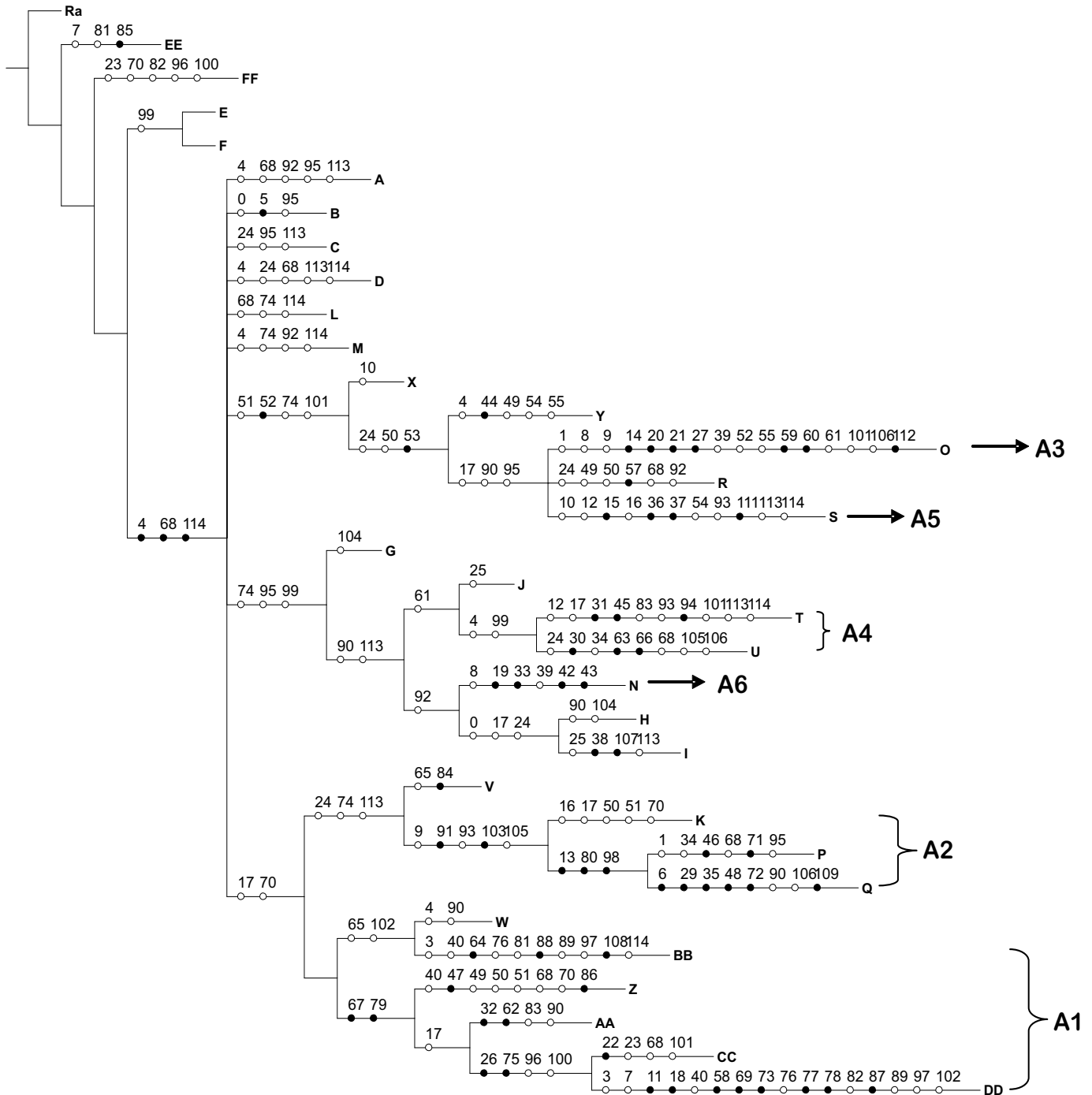


Fig. 2. Cladograma resultante de la aplicación del consenso estricto a los árboles obtenidos en el Análisis de Parsimonia de Endemismo con un $Ci= 0.52$ y un $Ri= 0.54$, para la determinación de las áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae en el Neotrópico. ● Círculo negro significa apomorfía (endemismos estrictos). El número encima de los círculos corresponde con la especie (Tabla 1) y la letra con las cuadrículas (Fig. 1).

La unión de los puntos de distribución de las especies contenidas en cada uno de estos clados o ramas, permitió definir los bordes de las áreas de endemismo (centros de especiación) (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994), seis en total,

todas ellas en las tierras bajas de América del Sur (Fig. 3), que permiten identificar esta región como área de diversificación para la familia Dilleniaceae. En lo adelante identificaremos estas áreas como A1, A2, A3, A4, A5 y A6.

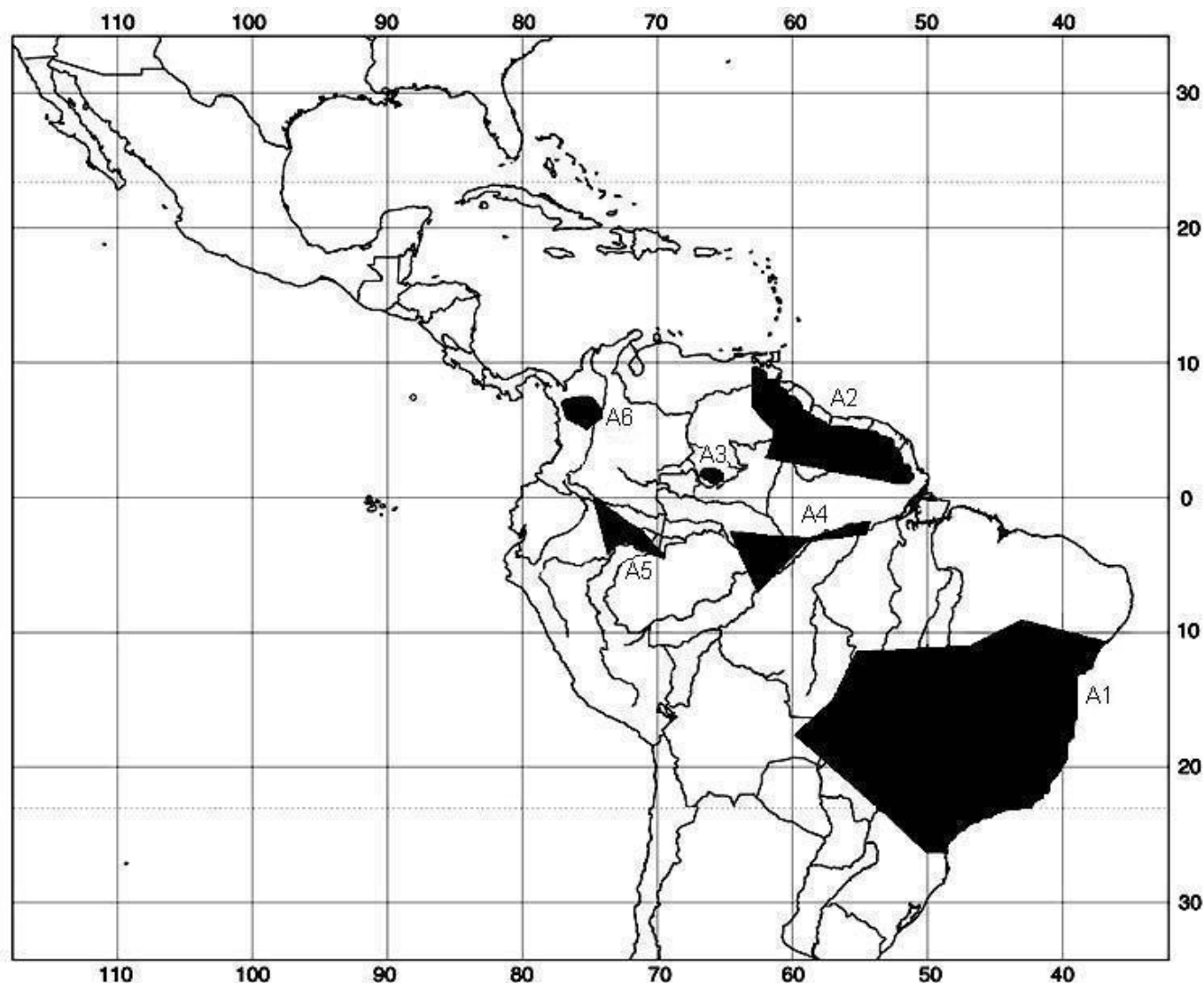


Fig. 3. Áreas de endemismo de las especies neotropicales de la familia Dilleniaceae.

A1- Sudeste de Brasil. Se define por las especies: *Davilla angustifolia*, *D. elliptica*, *D. glabrata*, *D. glaziovii*, *D. grandiflora*, *D. sellowiana*, *D. macrocarpa*, *D. papyracea*, *D. lacunosa*, *D. cuatrecasii*, *D. rugosa* var. *riedelii*, *Doliocarpus elliptifolius*, *D. glomeratus*, *D. grandiflorus*, *D. lancifolius*, *D. sessiliflorus*, *D. Kubitzki*, *D. lombardii*, *D. major* ssp *littoralis* y *Tetracera bomii*, que se ubican en los bosques lluviosos de la costa Atlántica (Cabrera y Willink, 1973) y en el extremo sur de Mato Grosso, desde Diamantina en Minas Gerais, pasando por Río de Janeiro, Guanabara, Sao Paulo hasta San Francisco do Sur en Santa Catarina.

Esta área presenta el relieve más accidentado de Brasil, sobre la base de formaciones cristalinas y constituye la de mayor porcentaje de endemismo y extensión. Se ubica dentro de dos subregiones biogeográficas (Morrone, 2001), la subregión Chaqueña y subregión Paranaense; dentro de la primera se encuentra en la Provincia del Cerrado y en la segunda subregión en la provincia del Bosque Atlántico Brasileño y el Bosque Paranaense.

Entre las características bioclimáticas más sobresaliente de esta área de endemismo, tenemos que el clima es subtropical húmedo con precipitación media anual superior a los 2000 mm (Prance y Whitmore, 1987) y de 1100 - 1600 mm en el Cerrado que se concentra en un período de 6 a 7 meses.

El Cerrado representa uno de las mayores complejos de sabana / bosque del mundo. Posee bosques abiertos con árboles bajos de 8-12 m de altura, un estrato de arbustos y otro de hierbas (especialmente rico en gramíneas y leguminosas). También existen sabanas y bosques en galería a lo largo de los ríos (Cabrera y Willink, 1973), que son muy importantes para el mantenimiento de la diversidad y actúan como rutas de dispersión de un número considerable de plantas originarias de la Amazonia y la Mata Atlántica. El Cerrado constituye la segunda Ecorregión Terrestre Prioritaria (ETP) de Brasil (Russell *et al.*, 1999).

Dentro de la familia, la especie *Curatella americana*, constituye una de las especies características de este tipo de vegetación, muy común también en las sabanas amazónicas. La

distribución de especies como ésta, ha sido utilizada anteriormente como evidencia de distribuciones continuas de las sabanas y muchas de ellas están adaptadas para la dispersión a larga distancia (Prance y Whitmore, 1987), constituyendo en este caso *C. americana* un ejemplo de este planteamiento, ya que es una de las especies de más amplia distribución en el Neotrópico dentro de la familia.

La Provincia del Bosque Atlántico Brasileño, o la Mata Atlántica como también se le llama, constituye la tercera formación vegetal más extensa de Brasil (después de la Amazonia y el Cerrado) y es la segunda en diversidad biológica después de la región amazónica, se caracteriza por bosques nublados con árboles altos (30-40 m de altura), un estrato bajo de palmeras, muchas lianas y epífitas.

La gran diversidad de especies en los bosques de la Costa Atlántica y su alto porcentaje de endemismos, indica que esta área ha sido relativamente estable durante los cambios climáticos del Pleistoceno, época durante la cual la región pudo ser refugio de numerosas especies. Más tarde, los bosques mesofíticos que aparecen a lo largo del curso de las aguas y en pequeñas islas en la región del Cerrado, contribuyeron a restablecer la continuidad de los bosques en la Amazonia (Prance y Whitmore, 1987). Las especies que aparecen en estos bosques están mucho más relacionadas con las especies de la Amazonia que con las del Cerrado. Ejemplo de estas especies lo es *Davilla elliptica*, con una distribución más o menos continua a través de los bosques de galería del Planalto.

Haffer (1969, 1974, 1977, 1982) postuló a través de la Hipótesis de Refugios Pleistocénicos que la disminución en la temperatura y humedad durante los períodos glaciales redujo y fragmentó a los bosques, lo que resultó en un archipiélago de parches o refugios. Esto implicó especiación dentro de las biotas aisladas, y sin embargo, disminuyó la diversidad y endemismo a través de los bosques de las tierras bajas neotropicales (Vanzolini y Williams, 1970; Prance, 1982; Lourenço, 1986). Por ello, un número de especies que probablemente fueron envueltas en el ciclo de refugio - expansión del Pleistoceno, son hoy miembros de diversas comunidades de bosques tropicales y subtropicales en América del Sur, tales como las representadas en los estados de Sao Paulo y Paraná (Prado y Gibbs, 1993). Sin embargo Colinvaux (1997, 1998), ha argumentado recientemente que estos cambios climáticos no fueron lo suficientemente áridos para fragmentar el bosque amazónico y que la vicarianza se produjo porque se crearon islas en áreas elevadas. Por ello, la teoría de refugios tendría los hechos 'invertidos', se habría producido un archipiélago de islas mientras que el bosque permaneció intacto (Colinvaux *et al.*, 1996, 2000; Colinvaux, 1997; Colinvaux y Oliveira, 1999).

De acuerdo con Cabrera y Willink (1973) y Müller (1973), la provincia del Bosque Atlántico Brasileño se halla estrechamente relacionada con las provincias de la subregión Amazónica. Morrone y Coscarón (1996), mediante un Análisis de Parsimonia de Endemismos basado en taxones de hemípteros de la familia Reduviidae, hallaron que esta provincia se relaciona más estrechamente con la provincia del Bosque Paranaense.

A2- Guayanas. Segunda en cuanto a presencia de endemismos estrictos, y representada por las especies: *Davilla alata*, *D. steyermakii*, *D. strigosa*, *Doliocarpus gracilis*, *D. guianensis*, *D. sagotianus*, *D. spatulifolius*, *D. aureobaccus*, *D. pruskii*, *Tetracera asperula*, *T. tigarea*, *T. maguirei* y *T. surinamensis*, se ubica en América del Sur dentro del Escudo Guyánico, entre Venezuela, Colombia, Guyana, Surinam, Guayana Francesa (Cayena) y la parte noroeste del Brasil y presenta un relieve dominado por altas y elevadas mesetas tabulares de areniscas, conocidas como tepuis, de más de 2000 m de altitud. Es una región que recibe inmensas precipitaciones, por lo que está densamente cubierta de selvas intercaladas por sabanas (Cabrera y Willink, 1973; Morrone *et al.* 2000).

Esta área corresponde a la subregión Amazónica, que es la de mayor extensión de la región Neotropical y dentro de esta subregión a la provincia de la Guyana Húmeda. Ya este centro, geológicamente muy antiguo (Gentry, 1982), había sido mencionado por la diversidad de especies (Haffer, 1969; Prance, 1973, 1979). Se caracteriza por un alto grado de endemismo y arcaicismo, más de la mitad de las 8000 especies de plantas vasculares de esta provincia son endémicas de la misma (Maguire, 1970) y un clima tropical húmedo, con precipitaciones medias anuales de 1500 - 3000 mm.

Datos palinológicos de las tierras bajas guyánicas indican la existencia de sabanas durante los períodos glaciales, en los que el nivel del mar disminuía (Duellman, 1982). Actualmente la vegetación es de sabanas alternando con bosques húmedos (Cabrera y Willink, 1973; Dinerstein *et al.*, 1995).

Aunque esta provincia ha sido separada de las restantes provincias Amazónicas en un dominio diferente (Cabrera y Willink, 1973), sus relaciones con ellas son evidentes (Müller, 1973; Cortés y Franco, 1997). De acuerdo con Müller (1973), la provincia de la Guyana Húmeda se relaciona con las provincias del Napo, Ucayali y Pará.

A3- Amazonia venezolana. La definen las especies: *Doliocarpus areolatus*, *D. carnevaliorum*, *D. leiophyllus*, *D. liesneri*, *D. ortegae* y *D. paucinervis*, que se establecen en la amazonia al sur de Venezuela, cuyas áreas de endemismo se caracterizan por el bajo número de especies (Gentry, 1982).

Esta área se ubica dentro de la subregión Amazónica y pertenece a la provincia del Imerí. Por su ubicación casi central respecto a las otras áreas, es posible que esta, una vez superadas las condiciones adversas del Pleistoceno, sirviera como vía de comunicación entre las otras. La precipitación media anual es de 2000 - 3000 mm y presenta un clima tropical húmedo. De acuerdo con un Análisis de Parsimonia de Endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia del Imerí se relaciona con las provincias de Napo y Madeira.

A4- Amazonia brasileña. Se caracteriza por la presencia de las especies: *Davilla pedicellaris*, *Doliocarpus prancei*, *D. humboltianus*, *D. dasyanthus*, *D. aracaensis* y *Tetracera amazonica*. Se ubica en la subregión Amazónica, en la provincia de Varzea al noroeste del Brasil - noreste de Perú (Morrone, 2000) y norte de la provincia de Madeira. Se presentan en esta área bosques húmedos. De acuerdo con un Análisis de

Parsimonia de Endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia del Madeira se relaciona con la provincia de Napo.

A5- Amazonia peruana. Delimitada por: *Doliocarpus gentryi*, *D. hispidus*, *D. pipolyii* y *Neodillenia peruviana* se ubica al noreste de Perú, en la región de Iquitos, cerca de los ríos Amazonas, Napo y Nanay, con una precipitación media anual de 2500 - 3000 mm y un clima tropical permanentemente húmedo. La encontramos formando parte de la provincia de Napo y el extremo occidental de la provincia de Varzea, dentro de la subregión Amazónica. Los bosques tropicales lluviosos de las tierras bajas de la cuenca amazónica y la región transandina, presentan un extenso sistema de ríos con meandros, que crean diversos mosaicos (Dinerstein *et al.*, 1995) y poseen una de las biotas más ricas y diversas del mundo. Algunas evidencias crecientes muestran claramente que estas vastas áreas de bosques tropicales, fueron modificadas extensamente durante el Cuaternario (hace un millón de años), aún cuando éstas permanecieron tropicales durante períodos glaciales (Duellman, 1982).

Es probable que en la especiación de esta área haya influido la presencia de la precordillera andina. Según Simpson (1975) los Andes, extendiéndose a lo largo de Sudamérica, constituyen la característica orogénica dominante del subcontinente, que separa las tierras bajas tropicales en regiones cis-andina (amazónica) y trans-andina (chocoana).

Aunque los Andes se formaron principalmente durante el Terciario, las últimas orogenias ocurrieron al final de éste o durante el Cuaternario, sumándose sus efectos a las fluctuaciones climáticas de este período, consideradas como un factor importante en la expansión de la distribución de la biota andina (Haffer, 1974; Van der Hammen, 1972).

En cuanto a las vertientes amazónicas de los Andes, existen condiciones para pensar en refugios forestales discontinuos en la base de los Andes, con predominancia de un esquema espacial aún hoy observable en las zonas de contacto entre los bosques y las sabanas del Orinoco (Ab' Saber, 1977).

De acuerdo con un Análisis de Parsimonia de Endemismos basado en especies de primates (Silva y Oren, 1996), la provincia de Napo se relaciona con la provincia de Madeira. La primera explicación de los patrones de distribución de la subregión amazónica fue propuesta por Wallace (1852), quien consideró que los ríos de la cuenca amazónica habrían actuado como barreras a la dispersión. Otros autores (Croizat, 1958, 1975; Cracraft y Prum, 1988; Bush, 1994; Patton *et al.*, 2000) han retomado la hipótesis de Wallace, postulando cambios precuaternarios para explicar los patrones de distribución de un gran número de taxones de la Amazonia. El reciente análisis de Patton *et al.* (2000) confirma la existencia de patrones vicariantes en la fauna de mamíferos amazónicos.

Una tercera explicación para los patrones de distribución amazónicos es la hipótesis del 'lago amazónico' (Frailey *et al.*, 1988). De acuerdo con ella, durante el pleistoceno tardío-holoceno temprano, existió un lago en cuyos márgenes se habrían producido disyunciones entre fragmentos de bosque, y

luego constituido en área de especiación. La subregión Amazónica (Morrone y Coscarón, 1996), se relaciona más estrechamente con la subregión Caribeña que con las restantes subregiones neotropicales.

A6- Chocó (Colombia). Existe un grupo de especies del género *Doliocarpus* que caracterizan el área: *D. chocoensis*, *D. nitidus*, *D. foreroi* y *D. lopez-palacii*. Estas especies se ubican dentro de la subregión Caribeña en las provincias del Chocó y norte de la provincia Cauca. Estas áreas se caracterizan por presentar bosques húmedos, aunque en la segunda también pueden existir bosques secos.

Según Müller (1973) estas regiones se relacionan con diferentes áreas centroamericanas y amazónicas, entre ellas, la Guyánica. Nuestros resultados no son de extrañar, por cuanto la mayor cantidad de endemismos en América del Sur según Cabrera y Willink (1973) se concentran en el dominio amazónico y guyánico, fundamentalmente en las pluvisilvas sudamericanas, en las que el área de endemismo del sudeste de Brasil constituye el límite sur (Raven *et al.*, 1992).

Según De Souza (2003) la Amazonia no es una unidad histórica ya que existen dos Amazonas distintas: una está relacionada con el Escudo de las Guayanas y la otra con el Escudo del Brasil; cada una de ellas tiene asociaciones con áreas no amazónicas. Las áreas de endemismo de la familia Dilleniaceae, se ubican en las biotas que conforman el Escudo de la Guyana (A2, A3, A4, A5, A6) y el Escudo de Brasil (A1).

Las áreas de endemismo resultantes coinciden en parte con algunas áreas biogeográficas propuestas por Cabrera y Willink (1973) (Fig. 4), pertenecientes a los dominios amazónico y guyánico, y con algunos áreas de endemismo propuestas por Prance (1979) (Fig. 5), luego del análisis de la distribución de cuatro familias de angiospermas leñosas. De acuerdo a sus criterios, tenemos que:

- ♦ El área A1 está contenida en las provincias Atlántica (centro sur), Paranense y el Cerrado, en el dominio amazónico y desborda un tanto al área de endemismo de Río - Espíritu Santo.
- ♦ El área A2 está contenida en la provincia Amazónica (dominio amazónico) y ecotonos de la provincia Guyana (dominio guyánico) y coincide con las áreas de endemismo del oeste y este de las Guayanas.
- ♦ Las áreas A3, A4 y A5 están contenidas en la provincia Amazónica (dominio amazónico). La primera coincide con el área de endemismo de Imerí, la segunda contiene a los centros Manaus y Trombetas, mientras que la última está incluida dentro del área de endemismo de Napo.
- ♦ El área A6 está incluida en la provincia Pacífica y en el extremo norte de la provincia Alto Andina y coincide también con el extremo norte del centro del Chocó.

Indudablemente, el análisis cladístico no sólo resaltó las áreas de endemismo de la familia, sino incluso los resultados obtenidos confirman propuestas semejantes realizadas por otros autores, que emplearon para ello vías diferentes.

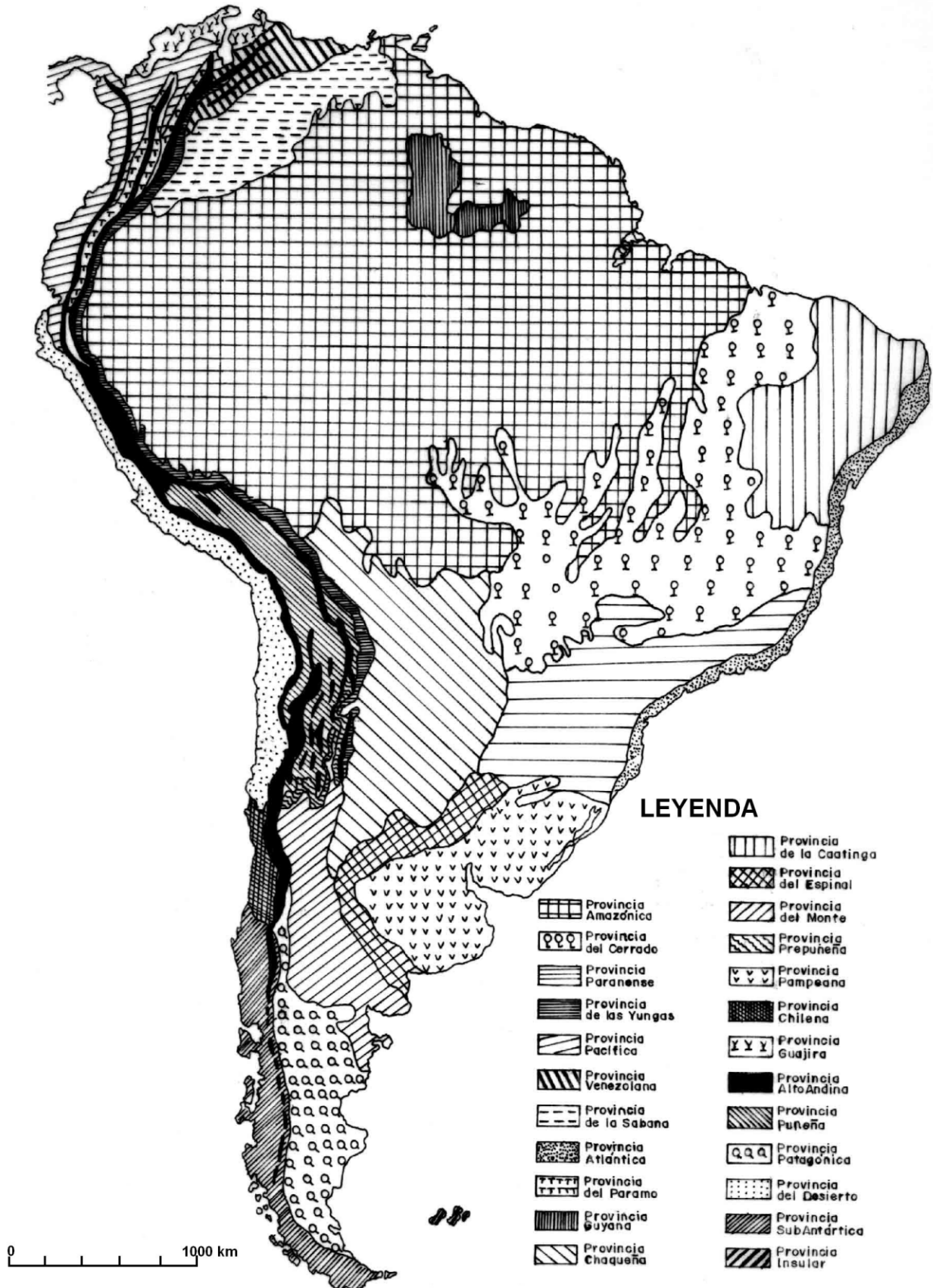


Fig. 4. Provincias Biogeográficas de América del Sur propuestas por Cabrera (1973).

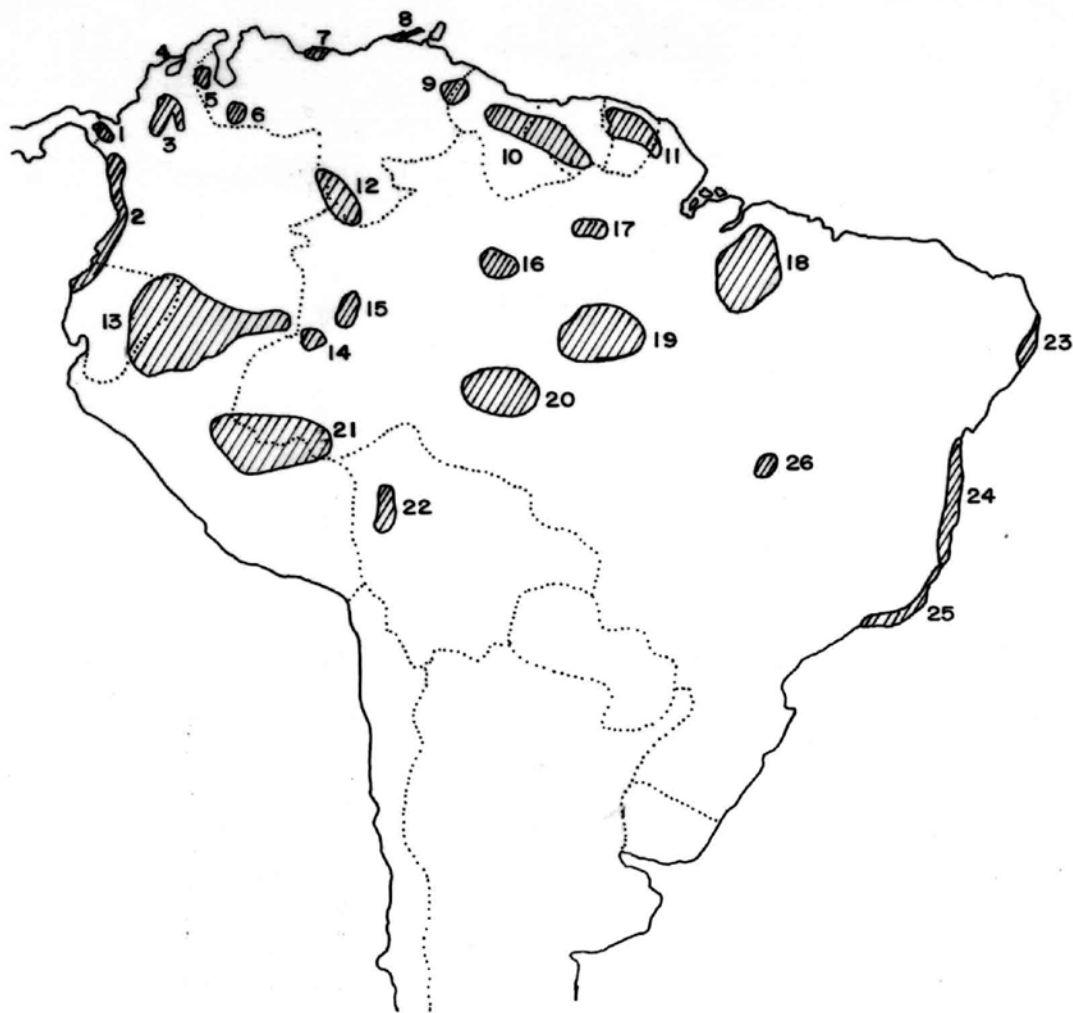


Fig. 5. Centros de endemismo propuestos por Prance (1979), basados en cuatro familias de Angiospermas leñosas: Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythidaceae. 1-Darién; 2-Chocó; 3-Río Magdalena; 4-Santa Marta; 5-Catatumbo; 6-Apure; 7-Rancho Grande; 8-Paria; 9-Imataca; 10-Oeste Guyana; 11-Este Guyana; 12-Imerí; 13-Napo; 14-Sao Paulo de Oliveira; 15- Tefé; 16-Manaus; 17-Trombetas; 18-Belém; 19-Tapajós; 20-Aripuana; 21-Este Perú-Acre; 22-Bene; 23-Pernambuco; 24-Bahía; 25-Río Espírito-Santo; 26-Araguaia.

CONCLUSIONES

- ♦ Para la familia Dilleniaceae se definieron seis áreas de endemismo (centros de especiación) en el Neotrópico: Sudeste de Brasil, las Guayanas, Amazonia venezolana, Amazonia peruana, Amazonia brasileña y el Chocó; que permiten identificar las tierras bajas de América del Sur como su área de diversificación.
- ♦ Las áreas resultantes están delimitadas fundamentalmente por especies de los géneros *Dolioscarpus* y *Davilla*.
- ♦ Las especies que identifican las áreas de endemismo de la familia en el Neotrópico, se ubican según la propuesta de modelo biogeográfico para América Latina y el Caribe en cuatro subregiones: Caribeña, Amazónica, Chaqueña y Paranense.

REFERENCIAS

- Ab' Saber, A. N. 1977. Espacios ocupados pela expansao dos climas secos na América do Sul, por ocasio dos períodos glaciais Quaternarios, *Paleoclimas*, Universidade de Sao Paulo. Instituto de Geografia. Sao Paulo 3: 19-20
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: A necessarily complex model. *J. Biogeogr.*, 21: 5-17
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington, D.C.
- Colinvaux, P. A. 1997. Amazonian diversity in light of the paleoecological record. *Quat. Res.*, 34: 330-345
- 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 7: 95-96

- , P. E. De Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller y M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. *Science*, 274: 85-88
- y P. E. De Oliveira. 1999. A palynological history of the Amazon rainforests through glacial cycles. *Acta Palaeontol. Roman.*, 2: 99-103
- , P. E. De Oliveira y M. B. Bush. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.*, 19: 141-169
- Contreras-Medina R, J. J. Morrone y I. Luna. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* 88: 427-430
- Cortés, R. y P. Franco. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 465-478
- Craft J. y R. O. Prum 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620
- Crisci J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig Juñent 1991a. A comparative review of cladistic approaches to historical biogeography of southern South America. *Aust. Syst. Bot.* 4: 117-126.
- 1991b. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.* 40: 15- 171.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Published by the authors, Caracas.
- 1975. Biogeografía analítica y sintética ('panbiogeografía') de las Américas. Caracas. *Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*. Boletín 35: 1-890
- De Souza A. D. 2003. Dos Amazonias. En Morrone JJ, Llorente J (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México DF. ISBN- 968-36-9463-2, México 245-255 pp.
- Dinerstein E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. I. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. World Bank, Washington, D.C.
- Duellman, W. E. 1982. Compresión climática cuaternaria en los Andes: efectos sobre la especiación. *Zoología Neotropical* (Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, Mérida, Venezuela) 1: 177-201
- Escalante T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. En Morrone JJ, Llorente J (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México DF. pp. 297-302
- Frailey, C. D., E. L. Lavina, A. Rancy y J. P. Souza Filho. 1988. A proposed Pleistocene/ Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica*, 18(3-4): 119-143
- García-Barros E., P. Guerra, M. Luciañez, J. Cano, M. Munguira, J. Moreno, H. Sainz, M. Sanz y J. C. Simón 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *J. Biogeog.* 29: 109-124
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America. Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny?. *Ann. Mis. Bot. Gard.* 69(3) 557
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137
- 1974. Avian speciation in tropical South America with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall Ornith., club*, 14:1-390
- 1977. Pleistocene speciation in Amazonian birds. *Amazoniana*, 6:161-192
- 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24. En: Prance G.T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Henderson, I. M. 1991. Biogeography without area? *Aust. Syst. Bot.* 4: 59-71.
- Lourenço, W. R. 1986. Diversité de la faune scorpionique de la région Amazonienne; centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana*, 9(4): 559-580
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highland. *Biotropica*, 2(2): 85-100
- Morrone J.J. 1994. On the identification of Areas of Endemism., *Syst. Biol.* 43 (3): 438-44
- 1999. How can biogeography and cladistics interact for the selection of áreas for biodiversity conservation? A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica* 75: 89-96
- 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. En Martín-Piera F, Morrone 120 MAR 2004, VOL. 29 N° 3 JJ, Melic A (Eds.) *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES*. Vol. 1. SEA-CYTED-Instituto Humboldt, Monografías Tercer Milenio. Zaragoza, España. 69-78 pp
- 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEAN°3. Zaragoza, España 148 pp
- y M. del C. Coscarón. 1996. Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera: Reduviidae). *Zool. Medel. Leiden*, 70(1): 1-15
- y D. Espinosa 1998. La relevancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49: 12-16
- Müller, P. 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, La Haya.
- Nixon, K. 1999. *Winclada ver. 0.9.9+ (BETA)*. *Preliminary Documentation*.
- Patton, J. L., M. N. F. Da Silva y J. R. Malcolm. 2000. Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 244: 1-306
- Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4: xi-xii.

- Prado, D. E. y P. E. Gibbs 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America, *Ann. Mis. Bot. Gard.* 80: 902-927
- Prance, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin based on evidence from distribution pattern in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3: 5-28
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38
- (ed.). 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press New York.
- (ed.). 1987. *Biogeography and quaternary history in tropical America* /T.C Whitmore, G.T. Prance. Clarendon press, Oxford, 214 pp
- Raven, P. H. R. F. Evert y S. E. Eichhorn 1992. *Biología de las plantas*, E.d. Reverté, S.A., Barcelona, España. 671-679 pp
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. Pages 437-481 in *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution* (A. Myers and P. Giller, eds.). Chapman and Hall, London.
- Russell A., N. Myers y C. Goettsch 1999. *Biodiversidad Amenazada. Las ecorregiones terrestres prioritarias del mundo*. CEMEX. Conservación internacional.
- Silva, J. M., C. Da y D. C. Oren. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59: 427-437
- Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1: 273-294
- Van der Hammen, T. 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surroundings areas during the Pleistocene. *Geología in Mijnbouw*, 51: 641-643
- Vanzolini P. E. y E. E. Willians 1970. The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae) *Arq. Zool.* (Sao Paulo), 19: 1-298
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London*, 20: 107-110.

BIOFERTILIZANTE ECOLÓGICO MICORRIZÓGENO

de fácil aplicación (una vez), aumenta el desarrollo, salud y rendimiento agrícola de las plantas y produce un ahorro, como mínimo, del 50% de la dosis de fertilizante químico recomendada.

Es una de las piedras angulares para el desarrollo de la Agricultura Orgánica.

Nuestra Dirección:

Instituto de Ecología y Sistemática
Carretera de Varona Km. 3 ½, Capdevila, Boyeros.
A.P. 8029. C.P. 10800
Telef: 6438010-6438088-6438266
e-mail: direccion.ies@ama.cu

Visite nuestro sitio en Internet:

www.ecosis.cu
