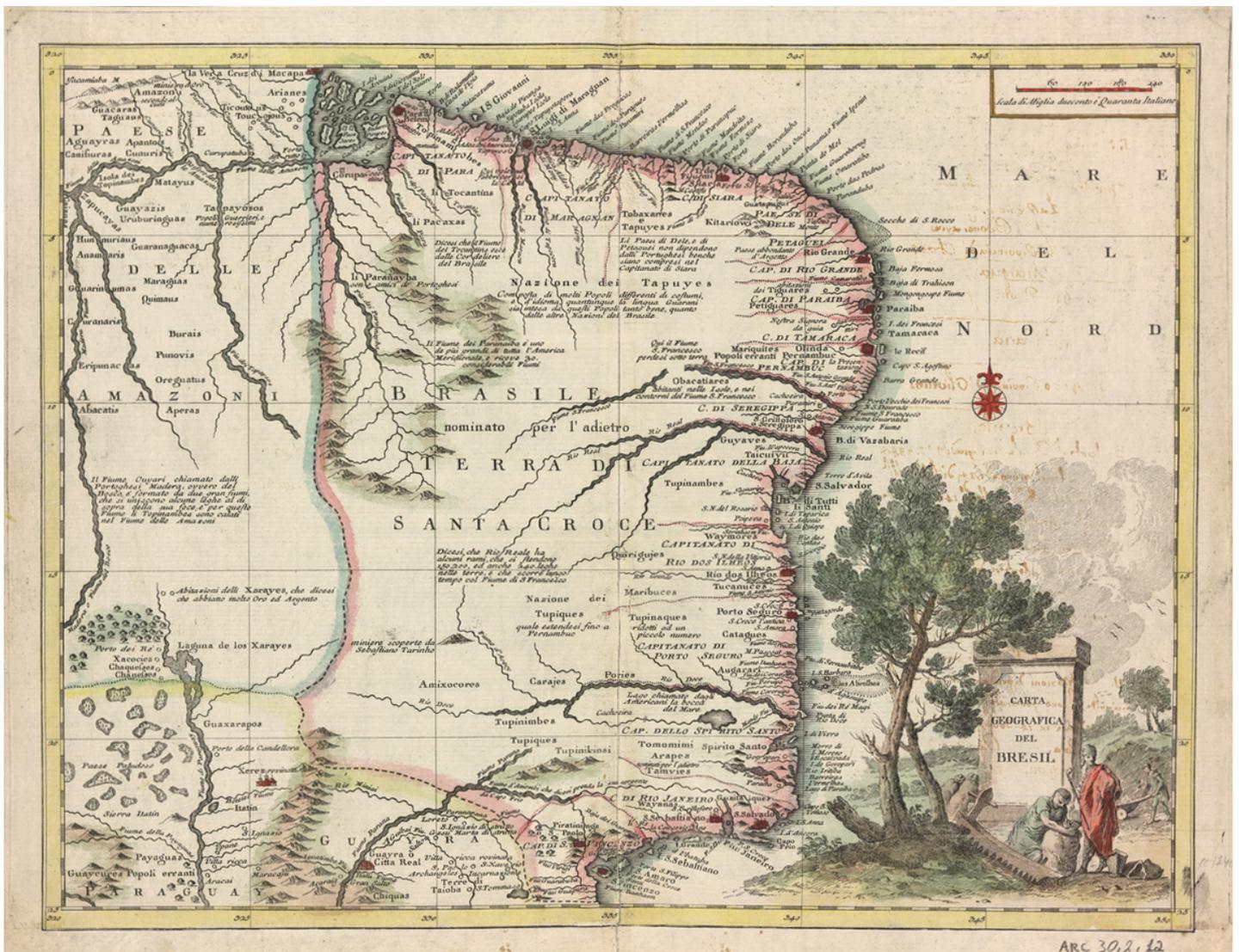


REVISTA DA BIOLOGIA

Volume 4, Junho de 2011



REVISTA DA BIOLOGIA

A Revista da Biologia é uma publicação on-line do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, focada em textos de todas as áreas da Biologia, abordando questões gerais (ensaios e revisões) e específicas (artigos originais, descrição de técnicas e resumos expandidos). Há espaço também para perspectivas pessoais sobre questões biológicas com relevância social e política (opinião).

www.ib.usp.br/revista

Periodicidade semestral

ISSN1984-5154

Revista da Biologia

Rua do Matão, trav. 14, 321
Cidade Universitária, São Paulo
São Paulo, SP Brasil
CEP 05508-090

revistadabiologia@gmail.com



Instituto de
Biociências



Centro Acadêmico
da Biologia

Expediente

Editorial board

Editor Executivo

Carlos Eduardo Falavigna da Rocha ¹

Editor

Silvio Shigueo Nihei ²

Coordenação

Agustín Camacho Guerrero ²

Pedro Ribeiro ³

Rodrigo Pavão ⁴

Consultores desse volume

Agustin Camacho

Charles Morphy D. Santos

Christini Barbosa Caselli

Claudio José Barros de Carvalho

Eduardo A. B. Almeida

Felipe de Mello Martins

Gervásio Silva Carvalho

Juliana Roscito

Leopoldo Barletta

Marcelo Arruda

Marcelo Rodrigues de Carvalho

Monique Nouailhetas Simon

Olívia Mendonça-Furtado

Renata Moretti

Rodrigo Marques Lima dos Santos

Rosana Moreira da Rocha

¹ Diretor do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo - São Paulo, SP, Brasil.

² Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo - São Paulo, SP, Brasil.

³ Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo - São Paulo, SP, Brasil.

⁴ Instituto do Cérebro, Universidade Federal do Rio Grande do Norte - Natal, RN, Brasil.

Imagem da capa: *Carta geografica del Bresil*

"Este mapa do Brasil foi publicado por Giovanni Battista Albrizzi (1698-1777), um proeminente editor veneziano de livros e mapas. As notas no mapa, em italiano, incluem várias observações especulativas acerca das pessoas e da geografia do interior do Brasil, nessa época, ainda bastante desconhecido dos europeus. Albrizzi, que herdou o negócio do pai, fazia parte de uma família ativa na publicação e venda de livros em Veneza há 150 anos. Ele desempenhou um importante papel na vida intelectual da cidade e editou um boletim semanal, *Novelle della Repubblica delle Lettere* (Notícias da república das letras), que analisava e comentava os livros publicados por toda a Europa."

Fonte: Biblioteca Nacional do Brasil; OD cart551648.tif

REVISTA DA BIOLOGIA

VOLUME ESPECIAL BIOGEOGRAFIA
NOVEMBRO 2011

Sumário

Table of Contents

Editorial

Silvio Shigueo Nihei, editor do Volume Especial Biogeografia.....i

Revisão

Review

Biogeografia: a história da vida na Terra.

Biogeography: the history of life on Earth.

Jéssica P. Gillung1

Sobre a busca de padrões congruentes na biogeografia.

On the search for congruent patterns in biogeography.

Charles Morphy D. Santos6

Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram e especiaram?

Areas of endemism: do species live anywhere, where they can, or where historically evolved and speciated?

Márcio Bernardino da Silva12

Biogeografia baseada em eventos: uma introdução.

Event-based biogeography: an introduction.

Renato Recoder18

Ensaio

Essay

Filogeografia.

Phylogeography.

Felipe de Mello Martins e Marcus Vinícius Domingues26

Revisão

Review

Filogeografia da Mata Atlântica.

Phylogeography of the atlantic forest.

Henrique Batalha Filho e Cristina Yumi Miyaki31

Padrões de distribuição da biodiversidade amazônica: um ponto de vista evolutivo.

Distributional patterns of amazon biodiversity: an evolutionary point of view.

Kirstern Lica Follmann Haseyama e Claudio José Barros de Carvalho35

Abordagens atuais em biogeografia marinha.

Current approaches in marine biogeography.

Thaís Pires Miranda e Antonio Carlos Marques 41

Opinião

Opinion

Entrevista com Gareth Nelson: os desafios atuais e o futuro da biogeografia.

Gareth Nelson: current challenges and the future of biogeography.

George M. T. Mattox49

Editorial

Silvio Shigueo Nihei

Professor Doutor do Departamento de Zoologia do IB-USP

Editor do volume especial Biogeografia

A publicação deste volume especial surge em momento bastante propício para a biogeografia brasileira. Foi em janeiro deste ano publicado o primeiro livro-texto de biogeografia em língua portuguesa, organizado por autores brasileiros e contendo capítulos de autores majoritariamente brasileiros (Carvalho e Almeida, 2011). Em uma área da ciência biológica sortida de livros-textos traduzidos e recheados de mapas de organismos de outros continentes, o ensino de biogeografia, sobretudo para a graduação, sempre esteve bastante desejoso de uma referência autenticamente nacional. A publicação deste volume especial tem como objetivo primário contribuir na divulgação da biogeografia a toda comunidade (acadêmica e não-acadêmica), e soma-se ao livro de Carvalho e Almeida (2011) de forma a servir como uma obra de referência complementar no ensino de biogeografia para o nível de graduação.

Na organização deste volume, planejei convidar jovens autores (pós-graduandos e recém-doutores) dos mais variados grupos de pesquisa do país, tentando assim cobrir as diversas linhas de pesquisa em biogeografia desenvolvidas no Brasil. Logicamente, a disciplina é bastante ampla para ser coberta num único volume, mas, como resultado final, avalio que este volume apresenta a complexidade e amplitude da disciplina de forma abrangente. Não caberia aqui apresentar os artigos um a um, mas não posso deixar de explicitar um contido orgulho em finalizar este volume com uma especial entrevista com o ictiólogo americano Gareth Nelson, uma das figuras mais importantes para o desenvolvimento da biogeografia moderna e um dos responsáveis pela disseminação de sua (boa) prática.

Embora os temas e abordagens dos artigos sejam bastante variados, todos eles convergem no sentido de transparecer ao leitor a natureza complexa da disciplina, muitas vezes entremeada de dificuldades e desafios ainda obscuros. Em um dos mais elegantes ensaios da literatura biogeográfica, o botânico argentino Jorge Crisci escreveu: “(...) nós apenas começamos a balbuciar a linguagem com a qual os vestígios do passado estão contando-nos a história da vida na terra. E estamos também no momento exato em que descobrimos a provisoriidade de nosso conhecimento e que essa história é tão complexa que provavelmente nunca a veremos totalmente revelada.” (Crisci, 2001).

Meus agradecimentos aos editores da *Revista da Biologia*, Agustín Camacho Guerrero, Pedro Leite Ribeiro e Rodrigo Pavão, pelo convite para coordenar a organização deste volume e pelo auxílio na editoração. Agradeço também a todos os revisores que colaboraram com sua leitura crítica para o aperfeiçoamento dos manuscritos submetidos. E agradeço especialmente aos autores pelo aceite na colaboração e pelo envio de seus belos trabalhos. Finalmente, agradeço ao Fernando Gonsales pela autorização no uso de sua tira para ilustrar as páginas iniciais deste volume.

Literatura citada:

Carvalho, C.J.B. de e Almeida, E.A.B. (2011) Biogeografia da América do Sul. São Paulo, Editora Roca.
Crisci, J.V. (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 157-168.



Biogeografia: a história da vida na Terra

Biogeography: the history of life on Earth.

Jéssica Paula Gillung

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. Biogeografia é a ciência que estuda a distribuição geográfica dos seres vivos no espaço através do tempo, com o objetivo de entender os padrões de organização espacial dos organismos e os processos que resultaram em tais padrões. No presente trabalho são apresentados os principais fatos históricos e conceitos relacionados à trajetória histórica da Biogeografia, para que se compreenda que tal disciplina não surgiu de sobressalto, mas passou por um processo muito longo de construção que se deu através do acúmulo de contribuições de diversos pesquisadores ao longo dos últimos séculos.

Palavras-chave. *Dispersalismo, distribuição, evolução, vicariância.*

Abstract. Biogeography is concerned with the geographical distribution of organisms in space through time. Its main purpose is to recognize patterns of spatial organization and postulate the processes that resulted in such patterns. In this paper the main concepts and historical facts related to its trajectory are presented, aiming to provide a way to understand that this discipline did not simply arise instantly. On the contrary, Biogeography is a complex discipline with a very long development, which occurred through accumulation of contributions from several researchers over the last centuries.

Key words. *Dispersalism, distribution, evolution, vicariance.*

Se pensarmos um pouco acerca da distribuição dos organismos, facilmente podemos perceber que a diversidade de seres vivos não é a mesma sobre a superfície da Terra. Pelo contrário, existem áreas que possuem uma diversidade de espécies maior que outras, enquanto há espécies diferentes ocupando áreas semelhantes. Além disso, alguns grupos são restritos a uma determinada área, enquanto outros apresentam ampla distribuição. Foi a partir da tentativa de se compreender os padrões gerais de distribuição das espécies, a relação da biota com suas áreas de distribuição e a própria relação entre as áreas é que surgiu a Biogeografia, talvez a mais ampla, abrangente e multidisciplinar das ciências biológicas (Nelson e Platnick, 1981).

Existem três componentes que devem ser avaliados em conjunto para o entendimento dos padrões de distribuição da biota: **espaço** (área geográfica de ocorrência dos organismos), **tempo** (eventos históricos que influenciaram os padrões atuais) e **forma** (os grupos de organismos) (Croizat, 1952; Humphries, 2000). Em suma, a Biogeografia é a ciência que estuda a distribuição geográfica dos seres vivos no espaço através do tempo, com o objetivo de entender os padrões de organização espacial dos

organismos e os processos que resultaram em tais padrões. É uma disciplina complexa e integrativa, que relaciona informações de diversas outras ciências – tais como a Geografia, Geologia, Ecologia, etc – e que passou por um processo muito longo de desenvolvimento, que se deu através do acúmulo de contribuições de diversos pesquisadores, notadamente nos séculos XVIII e XIX (Crisci e col., 2003; Posadas e col., 2006).

Podemos dividir a história da Biogeografia em dois períodos muito distintos: 1) o período pré-evolutivo, no qual se acreditava no fixismo das espécies, na constância e estabilidade da Terra, e em um centro de origem e dispersão; e 2) o período evolutivo, que incorpora as ideias de mudança tanto da biota (evolução) quanto da própria Terra às explicações biogeográficas, resultando no paradigma vicariante que serviu de base para a biogeografia histórica, que será melhor explicada mais adiante (Nelson e Platnick, 1981).

Dois processos precisam ser explicados para que se compreenda satisfatoriamente tanto a história quanto a teoria biogeográfica: **dispersão** e **vicariância** (Figura 1). Estes processos são os principais responsáveis por moldar os

Contato do autor:
jpg.bio@gmail.com

Recebido 15dez10
Aceito 12out11
Publicado 07nov11

padrões de distribuição dos organismos. No caso da dispersão, partimos de uma população ancestral de um dado grupo de organismos que originalmente ocorria em apenas uma das áreas hoje ocupadas por tal grupo. Posteriormente, esta população ampliou sua distribuição e se dispersou para outras áreas, ultrapassando barreiras pré-existentes. Por fim, as duas populações isoladas pela barreira se diferenciaram com o passar do tempo e se modificaram em duas espécies diferentes (Figura 1B). Por outro lado, nos eventos de vicariância, a população ancestral ocupava a somatória das áreas atualmente habitadas por seus descendentes, e esta população foi posteriormente subdividida em duas populações pelo surgimento de uma barreira (Figura 1A) (Nelson e Platnick, 1981; Crisci e col., 2003).

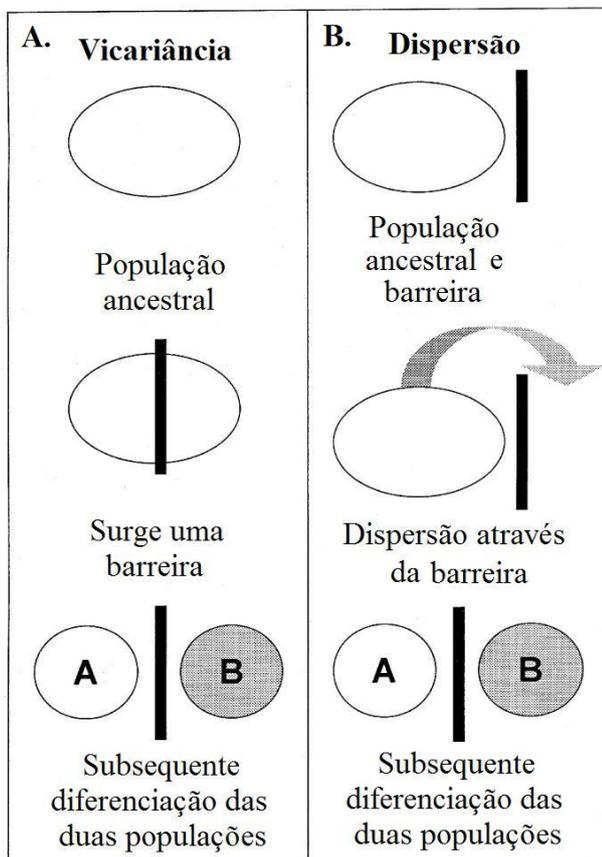


Figura 1. Processos biogeográficos utilizados para explicar o padrão de distribuição dos organismos. A. Vicariância. B. Dispersão. Modificado de Crisci e col. (2003).

Desde muito cedo na história da humanidade o ser humano já tinha a curiosidade de saber por que os organismos estão onde estão. Diversos povos possuem explicações para a origem e distribuição tanto da espécie humana quanto das demais, usualmente pautadas em

explicações religiosas. Essas ideias iniciais trazem implícitos dois conceitos que perduraram durante muito tempo como única explicação plausível para os padrões observados: a ideia de centro de origem e o processo de dispersão, em um período conhecido como escola dispersalista.

Acreditava-se que todos os organismos surgiram em uma só área – o centro de origem – e que posteriormente se dispersaram a partir dali, ocupando toda a superfície da Terra. Uma das mais antigas teorias biogeográficas é encontrada no Livro do Gênesis. De acordo com ela, todos os organismos foram criados no Éden e a partir daí se dispersaram para as outras regiões do globo. O mesmo raciocínio se aplica à ideia da Arca de Noé e da Torre de Babel: as espécies e povos, respectivamente, surgiram no centro de origem e então se dispersaram e se diversificaram a partir dele (Papavero *et al.*, 1997).

Entre os integrantes da escola dispersalista está Carl von Linné (Linnaeus – Lineu) (1707-1778), botânico sueco que formulou a primeira teoria biogeográfica dos tempos modernos. De acordo com ela, áreas distintas da Terra com a mesma ecologia, deveriam possuir exatamente a mesma flora. Desse modo, as plantas que habitam áreas semelhantes, mas em continentes diferentes, deveriam pertencer à mesma espécie (Papavero *et al.*, 1997).

Posteriormente, George Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707-1788) examinou as espécies de mamíferos do Velho Mundo conhecidas na época e percebeu que elas não eram encontradas no Novo Mundo. A partir de suas descobertas foi formulada a Lei de Buffon, segundo a qual diferentes regiões do globo, apesar de compartilharem as mesmas condições, são habitadas por diferentes espécies de animais e plantas. Buffon não questionou a noção de centro de origem, mas sugeriu um novo fato: as espécies se modificariam (por degeneração) quando expostas a diferentes condições ambientais. Os estudos de Buffon sugerem causas históricas para os padrões de distribuição, ou seja, ou o grupo de organismos surgiu naquela dada área ou veio de outro lugar. No primeiro caso, se for uma espécie, implica em dizer que a especiação ocorreu naquela área; no segundo caso, houve dispersão e conseqüente colonização. Diversos autores posteriores chegaram às mesmas conclusões de Buffon quanto à distribuição diferenciada dos organismos, a partir do estudo de outros grupos de seres vivos, como

Alexander von Humboldt (1769-1859) - plantas; Pierre Latreille (1762-1833) - insetos; e Georges Cuvier (1769-1832) - répteis.

Em 1820, o botânico francês Augustin Pyramus de Candolle (1778-1841) publicou um trabalho intitulado "Geografia das Plantas", onde discutiu a distribuição dos vegetais e sua relação com o ambiente, introduzindo os conceitos de endemismo e espécies disjuntas. Segundo ele, uma localidade habitada por um organismo pode ser referida em termos de "estação" (características ecológicas do local) e "habitação" (características geológicas e geográficas). A partir de seus estudos, de Candolle criou uma das primeiras propostas de classificação do globo em regiões biogeográficas, que podem ser entendidas como grandes áreas de endemismo.

O paradigma dispersalista perdurou por vários séculos e influenciou também o pensamento biogeográfico de Wallace e Darwin. Em seus trabalhos, os dois autores tiveram uma preocupação especial também com a distribuição dos seres vivos, e baseavam suas explicações na dispersão. Ambos discutem o isolamento reprodutivo provocado por essas barreiras e seus efeitos sobre a especiação, e sugerem que a distribuição das espécies é resultado de descendência comum, o processo evolutivo.

As idéias de estática e fixismo eram predominantes também nas Geociências, pois durante muito tempo se acreditou na imobilidade dos continentes, panorama vigente até meados do século XX. Foi então que Alfred Wegener, meteorologista e geólogo alemão, propôs a teoria da Deriva Continental, segundo a qual os continentes já estiveram unidos no passado, formando um supercontinente chamado Pangea. Com o passar do tempo a Pangea sofreu fragmentação e os blocos continentais resultantes foram afastando-se de modo que as suas formas e posições modificaram-se até atingirem a conformação atual. Wegener construiu sua teoria com base nas semelhanças dos contornos dos continentes, que sugerem um encaixe entre si, e também na similaridade entre fósseis tanto de animais quanto de plantas encontrados em diferentes continentes. Ele não foi o primeiro a sugerir que os continentes já estiveram unidos, mas foi o primeiro a apresentar evidências extensas de vários campos de estudo que comprovaram sua teoria. Essas evidências, aliadas a um conhecimento mais profundo da geologia da Terra, hoje são reunidas na teoria da Tectônica de Placas. A crosta terrestre, segundo esta

teoria, é formada por diversas placas rígidas que se movem umas em relação às outras, sendo carregadas por lentas correntes de convecção existentes no interior do planeta. O advento da tectônica de placas constituiu uma verdadeira mudança de paradigma nas geociências e fez com que os biogeógrafos mudassem o enfoque de suas explicações. A aceitação da mobilidade dos continentes para explicar as distribuições biogeográficas dos organismos fornece um meio de se testar as hipóteses de vicariância.

Após a ampla aceitação da teoria da evolução e da noção da mobilidade dos continentes fundamentada pela teoria da tectônica de placas, a Biogeografia passou a ser concebida da forma como a entendemos atualmente.

Na segunda metade do século XX, o botânico italiano Leon Croizat (1894 – 1982) desenvolveu a pan-biogeografia, uma ferramenta para inferência de processos de vicariância. A noção de vicariância, desenvolvida pelo Croizat foi uma das mais importantes contribuições à biogeografia e resultou na transição do paradigma dispersalista para o paradigma vicariante, vigente até os dias de hoje. Como já mencionado, vicariância é a fragmentação de uma população ancestral por uma barreira geográfica, levando à interrupção do fluxo gênico e posterior especiação. A proposição da vicariância para explicar os padrões de distribuição foi um grande avanço em relação às explicações dispersalistas em termos de capacidade de explanação e de teste. Isso porque os eventos de dispersão são eventos individuais, pontuais, uma vez que cada espécie tem sua própria capacidade e rota de dispersão. Por essa razão, explicações dispersalistas não são passíveis de teste, pois não ocorrem concomitantemente em dois organismos diferentes devido aos mesmos processos. Eventos de vicariância, ao contrário, são eventos que envolvem vários táxons ao mesmo tempo e por isso são passíveis de teste através da comparação com outros grupos que ocupam a mesma área. Além do conceito de vicariância, Croizat é o autor de uma das mais célebres ideias da Biogeografia: "A Terra e a vida evoluem juntas". De acordo com ela, a biota e a área que abriga tal biota apresentam histórias correlacionadas. Desse modo, a história geológica da Terra pode fornecer subsídios para se compreender a história dos organismos, assim como a história dos organismos pode ajudar-nos a entender a história do nosso planeta (Nelson, 1978; Craw, 1984).

Aproximadamente no mesmo período, o entomólogo alemão Willi Hennig (1913-1976) desenvolveu um método de inferência das relações de parentesco entre os seres vivos, que aliava objetividade à perspectiva evolutiva. De acordo com Hennig, o sistema geral de referência de classificação dos organismos deveria refletir diretamente os resultados do processo evolutivo. O surgimento desse método, hoje conhecido como Sistemática Filogenética, foi crucial para a Biogeografia, pois a partir de então se passou a entender a biota sob uma perspectiva evolutiva. Desse modo, postula-se que, se é possível elaborar uma hierarquia entre organismos, formando grupos sucessivamente mais inclusivos de acordo com o seu parentesco - espécies relacionadas filogeneticamente são agrupadas em gêneros, gêneros são agrupados em famílias e assim sucessivamente - também é possível organizar as áreas de distribuição de maneira hierárquica segundo o parentesco.

Assim, a Biogeografia histórica nos mostra que processos históricos de alterações no habitat podem ser usados para explicar padrões de distribuição diferentes do esperado ao acaso. Ela apresenta diversos métodos que possibilitam a reconstrução da história e do relacionamento entre as áreas, através do estudo das espécies que as ocupam (Fig. 2). Nesse mesmo cenário surgiu a **biogeografia cladística**, iniciada por Donn Rosen (1929-1986), Norman Platnick e Gareth Nelson. Ela pode ser entendida como a integração entre tectônica de placas (iniciada por Wegener), vicariância (Croizat) e sistemática filogenética (Hennig). O objetivo principal da biogeografia cladística é a busca por padrões de distribuição congruentes. A pergunta inicial é: "por que os organismos estão distribuídos onde eles estão atualmente?". Duas são as respostas possíveis: 1) as espécies apenas continuam na área onde já estavam, ou em uma área equivalente à que estavam no passado; ou 2) as espécies ocorriam em outro lugar e aumentaram sua área de distribuição, ocupando as áreas atuais. No primeiro caso, pode-se dizer que tanto a biota quanto o espaço por ela ocupado estão intimamente relacionados e por isso, ambos sofreram modificações conjuntamente. Já no segundo caso, o padrão foi gerado por eventos de dispersão, sejam eles aleatórios ou direcionais (Nelson e Platnick, 1981).

Atualmente, há mais de 20 métodos biogeográficos disponíveis na literatura, mas ainda não há consenso sobre a sua eficiência (Crisci,

2001, Posadas e col., 2006).

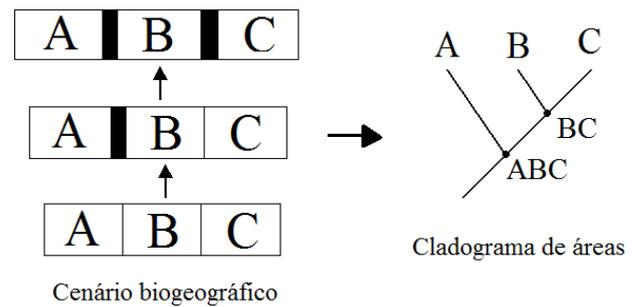


Figura 2. Síntese da prática da Biogeografia. A partir da história da fragmentação da área é possível a inferência de um cladograma de áreas, que é um diagrama do relacionamento entre as áreas.

Apesar da enorme complexidade de conceitos, a biogeografia não é unicamente importante no âmbito acadêmico, tampouco é restrita à agregação de informações puramente empíricas. Sob o ponto de vista prático, a biogeografia é uma ferramenta extremamente útil, por exemplo, para a conservação da biodiversidade. Os métodos de reconstrução da biogeografia histórica têm sido muito valorizados no reconhecimento das áreas de endemismo, que são unidades complexas e relevantes sob o ponto de vista histórico e evolutivo, e que, portanto, devem ser preservadas. O panorama atual de escassez de recursos destinados à criação e manutenção de unidades de conservação, aliada à pressão no sentido de destruição de habitats, exige que as áreas a serem protegidas sejam cuidadosamente escolhidas, o que é possível utilizando-se os métodos da biogeografia histórica.

Agradecimentos

Agradeço a Silvio S. Nihei pela sugestão e incentivo para escrever este manuscrito e pela revisão do texto e à Roberta R. Figueiredo pelas pertinentes sugestões e leitura crítica do manuscrito.

Referências Bibliográficas

- Craw, R.C. (1984). Never a serious scientist: the life of Leon Croizat. *Tuatara* 27, 5-7.
- Crisci, J. V. (2001). The Voice of Historical Biogeography. *Journal of Biogeography* 28 (2), 157-168.
- Crisci, J.V., Katinas, L. e Posadas, P. (2003). *Historical Biogeography: an introduction*. Cambridge, Harvard University Press.
- Croizat, L. (1964). *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado pelo autor.
- Humphries, C.J. (2000). Form, space and time; which comes first? *Journal of Biogeography* 27, 11-15.

- Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: comments to the history of biogeography. *Journal of the History of Biology* 11, 269-305.
- Nelson, G. e N. Platnick. (1981). *Systematics and Biogeography, cladistics and vicariance*. Columbia University Press. New York.
- Papavero, N.; Teixeira, D.M.; Llorente-Bousquets, J. (1997). *História da Biogeografia no período Pré-evolutivo*. São Paulo, Plêiade/Fapesp.
- Posadas, P., Crisci, J.V. e Katinas, L. (2006). **Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues**. *Journal of Arid Environments* 66, 389-403.

Sobre a busca de padrões congruentes na biogeografia

On the search for congruent patterns in biogeography

Charles Morphy D. Santos

Centro de Ciências Naturais e Humanas, Universidade Federal do ABC, SP Brasil

Resumo. Biogeografia é muito mais do que a aplicação direta de um método analítico. Ela lida com a análise combinada dos componentes espacial e temporal do processo evolutivo. Mesmo se os problemas tradicionais da análise biogeográfica forem resolvidos, o padrão biogeográfico resultante não é necessariamente significativo como cenário evolutivo. Ele deve ser testado à luz de outras hipóteses em busca de congruência. Para esse propósito, o conceito de iluminação recíproca é necessário. Esse procedimento visa avaliar a robustez dos padrões biogeográficos como descrições de como a vida muda no espaço e no tempo, colocando a biogeografia mais próxima da afirmação de Croizat de que a evolução é um fenômeno tridimensional.

Palavras-chave. *Congruência, iluminação recíproca, padrão biogeográfico.*

Abstract. Biogeography is much more complex than the clear-cut application of an analytical method. It deals with the combined analysis of the spatial and temporal components of the evolutionary process. Even if the traditional problems of biogeographical analysis were successfully solved, the resultant biogeographical pattern is not necessarily meaningful as an evolutionary scenario. It must be tested in the light of other hypotheses in search for congruence. To this purpose, the concept of reciprocal illumination is needed. This procedure aims to evaluate the robustness of biogeographical patterns as descriptions of how life changes in space and time, putting biogeography closer to Croizat's statement of evolution as a three dimensional phenomenon.

Key words. *Biogeographical pattern, congruence, reciprocal illumination.*

Introdução

O estudo da distribuição geográfica dos organismos, a biogeografia, tem como objetivos principais a descoberta dos padrões de distribuição espacial da vida e quais foram as causas desses padrões – tanto em relação às causas históricas quanto às ecológicas (Nelson e Platnick, 1981). É de praxe dividir a biogeografia em dois domínios, que refletem a realidade dos processos e mecanismos causadores dos padrões biogeográficos observados: um desses domínios, o *ecológico*, trataria de escalas temporais pequenas, enquanto o outro, o *histórico*, em contraposição, lidaria com eventos e mecanismos que ocorrem durante milhões de anos em larga escala. Felizmente, essa dicotomia vem sendo questionada nos últimos tempos (Santos e Amorim, 2007), visto que os padrões não são exclusivamente ecológicos ou históricos. É importante que as novas gerações de biogeógrafos tenham em mente que o estudo da evolução espacial dos seres vivos não pode ser restrito a

um ou outro aspecto, mas deve ser considerado em um sentido amplo.

O botânico italiano León Croizat, em meados do século passado, preconizou que a compreensão da evolução dos organismos só faz sentido à luz das mudanças geológicas do planeta (Croizat, 1964). Sendo assim, buscar estabelecer os padrões de distribuição biótica e as conexões entre as biotas, ambos resultantes do processo evolutivo, é uma atividade intimamente relacionada à tríade forma, espaço e tempo.

Considerar a biodiversidade um fenômeno tridimensional deve ser o guia para a biogeografia na sua busca por uma identidade própria entre as ciências biológicas (Santos e Capellari, 2009). Essa preocupação é genuína especialmente se considerarmos os métodos e algoritmos aplicados em estudos biogeográficos disponíveis na literatura especializada (como revistos, por exemplo, em Morrone e Crisci, 1995; Humphries e Parenti, 1999; Crisci

Contato do autor:
charles.santos@ufabc.edu.br

Apoio: CNPq

Recebido 23set10

Aceito 20jun11

Publicado 07nov11

e col., 2003). Há uma quantidade tão grande de métodos biogeográficos que alguns autores chegaram a dizer que a biogeografia nada mais é do que uma “confusão de métodos” (Tassy e Deleporte, 1999). Em contrapartida, a quantidade de resultados confiáveis e robustos para a maioria dos problemas biogeográficos – muitos deles propostos há mais de um século – é pequena, a despeito dos esforços da comunidade acadêmica desde as primeiras definições de biogeografia, anteriores mesmo à publicação de “A origem das Espécies” (Darwin, 1859).

O objetivo desse trabalho é discutir porque a biogeografia não pode ser vista de forma simplificada e meramente analítica (seguindo o raciocínio: se existe um determinado problema, basta aplicar um método que a solução aparecerá), uma vez que histórias complexas não podem ser reconstruídas a partir de um único algoritmo ou uma única ferramenta de análise. Nesse sentido, dado que a biogeografia é, por definição, uma área de intersecção entre outras áreas das ciências biológicas e também das ciências da Terra, devemos submeter os padrões biogeográficos obtidos em nossos estudos a testes, no sentido de buscar a congruência com outros padrões biogeográficos, oriundos de grupos biológicos afins ou mesmo distintos do grupo sob nosso escrutínio. Assim, a biogeografia pode se beneficiar de uma prática comum à sistemática desde Hennig (1966), a iluminação recíproca, na tentativa de avaliar se o padrão biogeográfico que temos em mãos pode ser considerado, de fato, uma hipótese com relevante poder explanatório, representando não apenas o retrato da evolução da distribuição geográfica de certo grupo biológico, mas também um cenário evolutivo coerente e robusto.

Iluminação recíproca biogeográfica

Hennig (1966) caracterizou a iluminação recíproca como um método de checagem, correção e recheagem. Na concepção Hennigiana, uma hipótese mostrando certo padrão de relacionamento entre espécies (ou outros táxons) e derivada da análise de um determinado tipo de evidências poderia ser testada à luz de outra hipótese oriunda de um conjunto de evidências diferente. Se as duas hipóteses apresentarem as mesmas relações entre os táxons, ou relacionamentos compatíveis, isso significa que esse padrão sob teste estaria corroborado no sentido da iluminação recíproca. Se os padrões diferirem

substancialmente, ao ponto de não ser possível reconciliá-los a partir da proposição de eventos individuais (chamados de *ad hoc* ou caso a caso), as hipóteses deveriam ser reavaliadas e retrabalhadas. Segundo Micevich e Lipscomb (1991), a iluminação recíproca nada mais é do que o processo pelo qual a sistemática encontra e corrige seus erros. Podemos dizer que o processo de comparação entre hipóteses em busca da congruência entre elas não é um procedimento exclusivo da sistemática (ou também, como será discutido aqui, da biogeografia), mas é uma etapa fundamental da construção de qualquer hipótese em qualquer área das ciências (Ghiselin, 1966). A existência de hipóteses congruentes, obtidas a partir de bases de dados distintas, revela o seu grau de robustez.

Na biogeografia, consideramos que a maior parte dos grupos biológicos apresenta padrões de distribuição resultantes de dois processos: dispersão ou vicariância (Nelson e Platnick, 1981; Humphries e Parenti, 1999; Santos e Amorim, 2007). Em linhas gerais, na dispersão, o ancestral comum mais recente de um dado grupo de organismos originalmente ocorria em apenas uma das áreas ocupadas no horizonte de tempo presente, tendo dispersado em um momento posterior para outras áreas – ultrapassando barreiras pré-existentes – nas quais descendentes sobreviveram. Nessas áreas ocupadas, é possível que ocorram eventos de especiação. Quando se fala em vicariância, no entanto, acredita-se que população ancestral ocupava, em alguma extensão, a somatória das áreas habitadas hoje por seus descendentes, tendo sido dividida em populações menores pelo surgimento de barreiras que provocaram o isolamento entre subpopulações. Essas barreiras são as causas da disjunção (ou separação) observada e afetam toda ou uma grande parte da biota da área.

Como se sabe, hipóteses baseadas em dispersão são difíceis de serem testadas porque são propostas separadamente para cada grupo de organismos. São eventos *ad hoc*, e, portanto, não há como demonstrar sua universalidade. Tentar explicar a distribuição geográfica dos organismos a partir unicamente de eventos de dispersão parece corresponder a um desejo intrínseco de se acreditar em milagres (Heads, com. pes.). Quando se busca construir cenários a partir de uma perspectiva calcada na vicariância, a diferença é marcante, já que eles podem ser testados através de análises com outros

grupos que ocupam as mesmas áreas e também pela comparação com hipóteses geológicas para a região. O objetivo dos testes, como citado acima, é encontrar a congruência entre hipóteses (Figura 1).

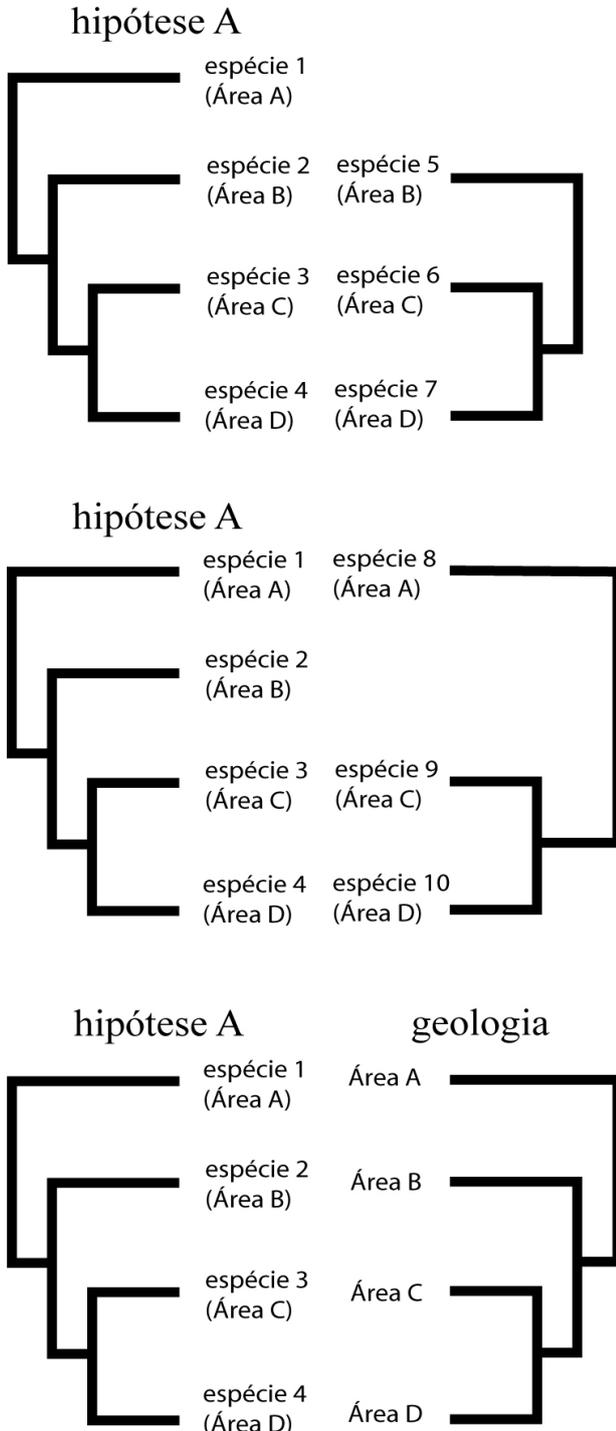


Figura 1. Esquema do processo de iluminação recíproca biogeográfica. A hipótese biogeográfica inicial A é congruente com hipóteses baseadas em diferentes tipos de evidências.

Parece claro que o alvo principal da biologia comparada como um todo é a busca pela congruência – a biogeografia, nesse sentido,

nada mais seria do que a tentativa de se estabelecer hipóteses congruentes a respeito da evolução dos organismos no espaço (Ebach e Humphries, 2002; Ebach e Williams, 2004; Parenti e Ebach, 2009). Isso é especialmente válido para uma escola de pensamento biogeográfico chamada de biogeografia cladística ou de vicariância (Platnick e Nelson, 1978; Rosen, 1978; Nelson e Platnick, 1981; Humphries e Parenti, 1999), que parte de uma pergunta essencial: “Por que os organismos estão distribuídos onde eles estão atualmente?”. A biogeografia cladística baseia-se em filogenias para a obtenção de cladogramas de áreas, que correspondem aos padrões biogeográficos iniciais os quais serão comparados com outros. Nesse contexto, todos os passos da análise têm como objetivo a congruência e, assim, passam necessariamente por processos de iluminação recíproca, desde a definição das unidades fundamentais, as áreas de endemismo (Nihei, 2008), até a comparação entre os vários padrões biogeográficos individuais visando à obtenção de um padrão geral (Santos e Capellari, 2009).

Se os padrões biogeográficos individuais levantados forem muito discrepantes, ou seja, quando não há congruência entre eles, possivelmente alguma interpretação equivocada aconteceu durante o procedimento analítico. Esse é um convite à re Checagem, no sentido Hennigiano, e à reavaliação e reanálise dos dados. Obviamente, há inúmeros exemplos de padrões biogeográficos distintos, relativos à mesma área, que não são de fato congruentes. Nesses casos, pode-se assumir a ocorrência de eventos de dispersão, falhas na vicariância, extinções ou outra explicação *ad hoc*.

A necessidade de se aplicar o conceito de iluminação recíproca na biogeografia, apesar de aparentemente óbvia, nem sempre é levada em consideração, como mostram muitos dos estudos publicados que pouco se preocupam com a confiabilidade das hipóteses biogeográficas apresentadas. Isso fica patente, por exemplo, em várias aplicações de algoritmos como o PAE (do inglês para Análise de Parcimônia de Endemicidade) ou de métodos como BPA (Análise de Parcimônia de Brooks) e filogeografia (Siddall e Perkins, 2003; Siddall, 2004, 2005; Santos, 2005, 2007; Nihei, 2006). A simples aplicação de um método para resolver um problema biogeográfico, sem levar em conta toda a sua complexidade, freqüentemente resulta em interpretações limitadas da evolução dos orga-

nismos no espaço. Hipóteses biogeográficas são hipóteses científicas e, por isso mesmo, são falseáveis: isso demonstra a necessidade de teste das hipóteses biogeográficas à luz de diferentes conjuntos de evidências. Não basta apresentar um determinado cladograma de áreas ou área-grama sem que sejam observadas, por exemplo, outras hipóteses para as áreas analisadas que tenham sido propostas utilizando grupos biológicos distintos daquele sob teste.

Propondo um protocolo de análise

A partir da percepção da necessidade da iluminação recíproca, devemos conceber nossos estudos tendo esse conceito como algo crucial e indissociável da prática biogeográfica, desde a concepção inicial dos projetos (Figura 2). Mesmo a delimitação dos táxons depende da iluminação recíproca – padrões filogenéticos, resultantes do teste de congruência entre caracteres, são importantes para que se trabalhe necessariamente com grupos monofiléticos (naturais), os únicos com significado evolutivo (Santos e Amorim, 2007; Santos, 2008).

Determinar as áreas de endemismo também é um passo fundamental para a análise biogeográfica. Apesar de a primeira definição remontar ao começo do século XIX (de Candolle, 1820), ainda não se chegou a um consenso sobre o que é uma área de endemismo e quais os meios de identificá-la. No entanto, a despeito das controvérsias, um procedimento necessário para determinar os limites históricos entre as áreas é checar a congruência na distribuição espacial entre grupos monofiléticos (Szumik e col., 2002; Szumik e Goloboff, 2004; Nihei, 2008), dado que uma área de endemismo é uma entidade histórica (Harold e Mooi, 1994).

Na seqüência, escolhe-se o protocolo metodológico. Tem que se ter em mente que os métodos disponíveis atualmente não estão livres de falhas (ver Ebach e Humphries, 2002; Santos, 2005, 2007; Morrone, 2007, 2008). Obtém-se, assim, uma proposta de relação entre as áreas. Ela possibilita a interpretação dos mecanismos e processos subjacentes, tais como vicariância, dispersão, expansão secundária da distribuição ou extinção. A partir disso, o resultado obtido pode ser considerado um *padrão biogeográfico inicial*, que nada mais é do que um retrato das relações entre as áreas segundo um determinado conjunto de evidências e táxons utilizados no estudo. Esse padrão por si só não tem

grande poder explanatório e não deve ser visto como a hipótese biogeográfica definitiva. Apenas a partir da comparação desse padrão inicial com outros, via um processo de iluminação recíproca biogeográfica, é que teremos um cenário evolutivo significativo.

Além disso, se essa hipótese biogeográfica for capaz de explicar fenômenos não considerados durante a sua construção, tais como a distribuição de grupos taxonômicos muito distintos ou a existência (ou ausência) de grupos fósseis em determinados estratos geológicos, dizemos que essa hipótese tem um alto grau de suporte, ou seja, a hipótese biogeográfica obtida é robusta o suficiente e pode ser considerada um *padrão biogeográfico geral*. Isso se dá porque é baixa a probabilidade de que fenômenos *a priori* desconectados estejam integrados em uma única teoria apenas como obra do acaso ou de coincidências. Se uma teoria (uma hipótese biogeográfica) é capaz de explicar de forma coerente fenômenos não previstos inicialmente, isso evidencia que essa teoria é confiável (Snyder, 2005; Santos e Capellari, 2009).

Considerações finais

Incongruências entre padrões são sempre fontes de problemas na biogeografia, como apontam Morrone e Carpenter (1994). As principais causas de incongruência entre hipóteses biogeográficas são táxons de ampla distribuição, redundâncias e áreas faltantes. Quando os dados estão “limpos” e as hipóteses mostram poucos desses problemas, a variação dos padrões biogeográficos obtidos tende a ser pequena, independentemente do método escolhido.

No entanto, a compreensão da evolução biogeográfica é dificultada pela variedade de ambigüidades presentes no conjunto de dados trabalhado, que frequentemente levam à identificação de padrões “sujos”, com grandes quantidades de táxons amplamente distribuídos, áreas em que ocorre mais do que um táxon, eventos de extinção e expansões secundárias da distribuição. Há também casos de táxons alocrônicos, que ocupam uma mesma área no presente, mas cuja origem remonta a períodos distintos, podendo ter idades diferentes (Amorim et al., 2009), o que dificulta a reconstrução da história biogeográfica.

Além da complexidade intrínseca do problema biogeográfico, que começa com a difícil definição de quais áreas de endemismo serão

consideradas (e como identificá-las), ainda sabemos que muitos dos métodos analíticos disponíveis são falhos. Mesmo que esses desafios sejam todos resolvidos, isso não significa que o padrão biogeográfico obtido corresponde a uma reconstrução fidedigna da evolução espacial de um dado grupo ou grupos. É preciso “iluminar” essas hipóteses a partir de outras, testando-as em busca de congruência (Santos e Capellari, 2009).

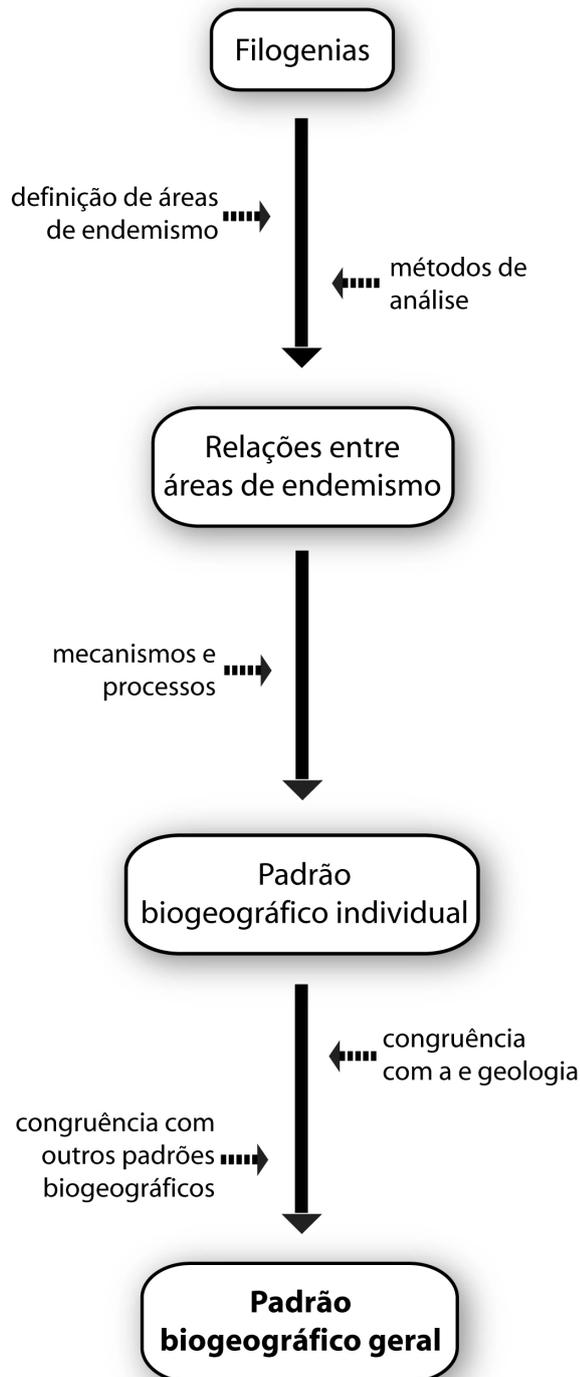


Figura 2. Passos para uma análise biogeográfica.

A biogeografia ergue-se a partir de conhecimentos de diferentes áreas das ciências biológicas e afins. Como seu objetivo é reconstruir eventos que muitas vezes aconteceram há dezenas ou centenas de milhões de anos, ela obviamente encontra dificuldades para atingir seus objetivos a contento (Vogt, 2008). Um padrão biogeográfico é a fusão de filogenias, definição de áreas de endemismo, delimitação das relações entre essas áreas, explicações dos seus processos e mecanismos causais, e padrões geológicos. Nesse sentido, a procura pela congruência, nas várias etapas da análise biogeográfica, é essencial para que as reconstruções propostas pela biogeografia constituam descrições robustas de como a vida muda no tempo e no espaço, seguindo a tríade proposta por Croizat (1964).

Agradecimentos

Agradeço ao prof. Dr. Silvio Nihei (IB-USP) pelo convite para apresentar esse trabalho. Financiado pelo CNPq (474511/2009-0).

Bibliografia

- Amorim, D. S., Santos, C. M. D. e Oliveira, S. S. (2009). Allochronic taxa as an alternative model to explain circumantarctic disjunctions. *Systematic Entomology* 34, 2-9.
- de Candolle, A. P. (1820). *Essai élémentaire de géographie botanique*. Em: *Dictionnaire des sciences naturelles*. Flevrault, Strasbourg, v.18.
- Crisci, J. V., Katinas, L. e Posadas, P. (2003). *Historical biogeography: An introduction*. Cambridge: Harvard University Press.
- Croizat, L. (1964). *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado pelo autor, Caracas.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species (by means of natural selection) or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Ebach, M. C. e Humphries, C. J. (2002). Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography* 29, 427-444.
- Ebach, M. C. e Williams, D. M. (2004). Congruence and language. *Taxon* 53, 113-118.
- Ghiselin, M. T. (1966). On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Systematic Zoology* 15, 207-215.
- Harold, A. S. e Mooi, R. D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Humphries, C. J. e Parenti, L. R. (1999). *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*, Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- Mickevich, M. F. e Lipscomb, D. (1991). Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics* 7, 111-139.

- Morrone, J. J. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80, 509-520.
- Morrone, J. J. (2008). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone, J. J. e Carpenter, J. V. (1994). In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10, 99-153.
- Morrone, J. J. e Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 373-401.
- Nelson, G. e Platnick, N. I. (1981). *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nihei, S. S. (2006). Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33, 2099-2106.
- Nihei, S. S. (2008). Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. *Biogeografía: Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical Association* 3, 2-6.
- Parenti, L. R. e Ebach, M. C. (2009). *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Platnick, N. I. e Nelson, G. (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27, 1-16.
- Rosen, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27, 159-188.
- Santos, C. M. D. (2005). Parsimony Analysis of Endemism: time for an epitaph? *Journal of Biogeography* 32, 1284-1286.
- Santos, C. M. D. (2007). On ancestral areas and basal clades. *Journal of Biogeography* 34, 1470-1471.
- Santos, C. M. D. (2008). Os dinossauros de Hennig: sobre a importância do monofilismo para a sistemática biológica. *Scientiae Studia* 6, 179-200.
- Santos, C. M. D. e Amorim, D. S. (2007). Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Papéis avulsos de Zoologia* 47, 63-73.
- Santos, C. M. D. e Capellari, R. S. (2009). On reciprocal illumination and concision in biogeography. *Evolutionary Biology* 36, 407-415.
- Siddall, M. E. (2004). Fallacies of false attribution: the defense of BPA by Brooks, Dowling, van Veller, and Hoberg. *Cladistics* 20, 376-377.
- Siddall, M. E. (2005). Bracing for another decade of deception: the promise of Secondary Brooks Parsimony Analysis. *Cladistics* 21, 90-99.
- Siddall, M. E. e Perkins, S. L. (2003). Brooks Parsimony Analysis: a valiant failure. *Cladistics* 19, 554-564.
- Snyder, L. J. (2005). Confirmation for a modest realism. *Philosophy of Science* 72, 839-849.
- Szumik, C. A., Cuezco, F., Goloboff, P. A. e Chalup, A. E. (2002). An optimally criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51, 806-816.
- Szumik, C. A. e Goloboff, P. A. (2004). Areas of endemism: an improved optimally criterion. *Systematic Biology* 53, 968-977.
- Tassy, P. e Deleporte, P. (1999). Hennig XVII, a time for integration, 21-25 de Setembro de 1998, São Paulo (Brasil), *Bulletin de la Société Française de Systématique* 21, 13-14.
- Vogt, L. (2008). The unfalsifiability of cladograms and its consequences. *Cladistics* 24, 62-73.

Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram?

Areas of endemism: do species live anywhere, where they can, or where they historically evolved and speciated?

Márcio Bernardino DaSilva

Departamento de Sistemática e Ecologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Universidade Federal da Paraíba Brasil

Resumo. Áreas de endemismo (AE) são coincidências entre distribuições geográficas de espécies e hipóteses de eventos comuns de restrição para parte de uma biota. Vários tipos de processos históricos podem causar esta restrição, como eventos orogenéticos, flutuações climáticas, mudanças na fisionomia vegetal ou o surgimento de barreiras geográficas. Sua delimitação não é trivial a partir de distribuições reais de espécies, necessitando de análises numéricas, além da inclusão da relação filogenética entre as espécies envolvidas, (já que as AEs são hipóteses históricas), assim como a inclusão de evidências geográficas e avaliação de zonas de transição. Apesar de sua importância para a regionalização biogeográfica e para as estratégias de conservação, as AEs têm sido pouco estudadas, revelando a necessidade de estudos futuros de perfil interdisciplinar na Biogeografia.

Palavras-chave. *Vicariância, dispersão, Biogeografia Histórica, isolamento, PAE.*

Abstract. Areas of endemism are coincidences between species ranges and hypotheses of common restriction events for part of a biota. Several historical processes can be the causes of this restriction, such as orogenetic events, climatic fluctuation, changes in vegetation physiognomies, or the appearing of any geographic barrier. To objectively delimitate an area of endemism, one needs numerical analyses instead of simply relying on congruences in distribution ranges. As historical hypothesis, the phylogenetic relationship between the endemic species in question, the geographical evidence, and the identification of transition zones must also be taken into account. Although these areas are important for biogeographical regionalization and conservation plans, they have been poorly studied, and we still face the increasing necessity for a more interdisciplinary approach in Biogeography.

Key words. *Vicariance, dispersal, Historical Biogeography, isolation, PAE.*

As espécies de plantas e animais não estão distribuídas sobre a Terra de forma aleatória. Elas vivem nos lugares com condições físicas adequadas para a sua sobrevivência e reprodução, onde elas se adaptaram e co-evoluíram com outros organismos e o componente abiótico em complexas relações ecológicas. Entretanto, elas não estão distribuídas por todos os lugares com condições ecológicas suficientes para sua vida, ou onde elas conseguiriam viver baseado nos atributos físicos do lugar. A maioria vive em áreas relativamente pequenas, restritas a um único continente. Se tomarmos como exemplo as florestas tropicais, regiões com altíssima

biodiversidade, veremos que grande parte das suas espécies são endêmicas, ou seja, restritas aos seus limites: 54% das espécies de árvores e 60% das espécies de anfíbios da Mata Atlântica são endêmicas deste ecossistema (Fonseca e col., 2004). Esta restrição não ocorre de forma aleatória ou individual entre as espécies, definindo áreas de endemismo (como a Mata Atlântica no exemplo acima). O objetivo do presente artigo é apresentar o conceito de AE, os métodos de delimitação e o futuro de seu estudo.

A restrição na distribuição dos organismos ocorre porque a distribuição atual de uma espécie foi formada por uma longa história que

Contato do autor:
1940@uol.com.br

Recebido 09nov10
Aceito 12jul11
Publicado 07nov11

inclui especiações, expansões, retrações e extinções locais que a mudaram constantemente. A espécie em questão surgiu a partir da diversificação de uma espécie ancestral que provavelmente tinha uma distribuição diferente das suas espécies descendentes. Uma forma comum de especiação é a especiação alopátrica, que ocorre pelo isolamento geográfico de populações da espécie ancestral. Nesse caso, duas populações de uma espécie ancestral vivendo em uma área A foram isoladas pelo aparecimento de uma barreira geográfica (evento vicariante) que durou tempo suficiente para que ocorresse a diferenciação em duas espécies distintas. Essa barreira pode ser o aparecimento de um rio, o soerguimento de uma montanha ou grandes mudanças ambientais entre as duas áreas. Assim, temos duas espécies que agora ocupam áreas B e C menores que a área A da espécie ancestral. Após a especiação, cada uma das espécies continuará expandindo, retraindo ou dividindo sua área de distribuição, influenciada pelas mudanças geográficas, climáticas e ecológicas que não param de ocorrer no tempo. Outro processo comum é a dispersão da espécie para outras áreas disjuntas, o que pode causar especiação dessa população "viajante".

Assim, vemos que a distribuição de qualquer espécie é totalmente influenciada pela evolução dos componentes abióticos do meio. O lema "Terra e vida evoluem juntas" foi cunhado inicialmente por León Croizat (1964) mostrando que a distribuição atual das espécies não ocorre de forma individual ou aleatória, mas que existem padrões biogeográficos comuns entre diferentes espécies de uma biota causados pela evolução de complexos processos abióticos. Com esse raciocínio em mente, não é difícil notar que uma mesma barreira que serviu de isolamento para duas novas espécies pode ter influenciado também na diversificação de várias outras espécies que vivem naquela área.

Considerando então que processos abióticos podem modelar a distribuição de diversas espécies de plantas e animais, espera-se encontrar uma coincidência entre as áreas de distribuição das espécies influenciadas diretamente pelas mudanças no meio. A isto chamamos **área de endemismo (AE): uma área onde houve restrição espacial de parte de uma biota causada por um processo comum de isolamento**. Dessa forma, uma AE deve ser entendida como uma hipótese de um processo histórico de restrição que influenciou na diversificação das espécies,

baseada na coincidência entre os seus limites de distribuição (Cracraft, 1985; Humphries e Parenti, 1999; Morrone, 2001a).

A figura 1 ilustra a idéia de áreas de endemismo, com um exemplo de 11 espécies de opiliões (Arachnida) distribuídas nas florestas da costa e das serras do Rio de Janeiro e Espírito Santo. Neste caso, são observadas duas áreas com congruência entre a distribuição de espécies restritas (as com símbolos em preto e branco) e a barreira atual de separação, o Rio Paraíba do Sul.

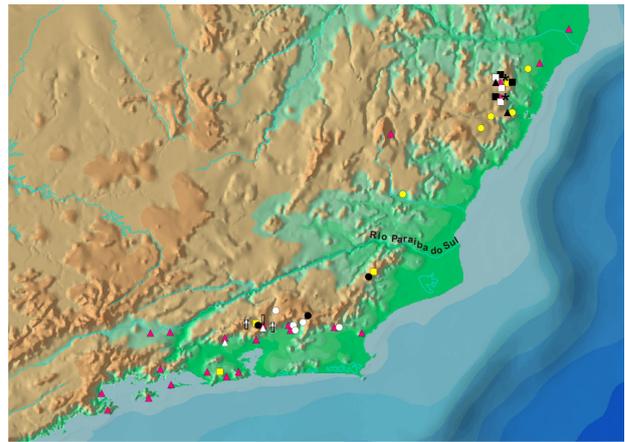


Figura 1 - Distribuição de 11 espécies de opiliões entre Rio de Janeiro (ao sul) e Espírito Santo (ao norte).

O reconhecimento de padrões de distribuições que se repetem fez com que naturalistas do século XIX, como Sclater (1858) e Wallace (1878) propusessem a classificação do mundo em regiões biogeográficas para os organismos terrestres: Neotropical, Neártica, Etiópica, Paleártica, Oriental e Australiana. Hoje em dia ainda se considera as mesmas regiões biogeográficas, quase sem mudanças. Entretanto, temos uma maior compreensão dos processos que originaram essas regiões, como as derivas continentais que isolaram as biotas destas regiões. Além disso, percebeu-se que existe uma hierarquia nos padrões de endemismo dependendo do grau de análise que se faz dos padrões de distribuição; desta forma, um padrão de restrição de gêneros pode não refletir no padrão observado para suas espécies. Da mesma forma, endemismos de animais grandes e com grande poder de dispersão podem ser mais amplos do que para animais pequenos e com baixa capacidade de dispersão.

Assim, são estabelecidas sub-regiões, províncias, domínios e AEs, vistas historicamente como o nível mais baixo de restrição comum das espécies (para uma classificação biogeográfica).

fica da região Neotropical ver Morrone 2001b; para AEs neotropicais baseadas em Aves, ver Cracraft, 1985).

Delimitação de áreas de endemismo

A primeira coisa a fazer para se delimitar uma AE é observar se existe uma sobreposição razoável entre a distribuição das espécies que possa ser considerada como uma coincidência na distribuição total. A tarefa pode não ser simples se estamos analisando distribuições de espécies que se sobrepõem parcialmente.

Para reduzir a subjetividade na análise, foram desenvolvidos alguns métodos numéricos para procurar pela congruência entre distribuições. Em geral, estes métodos se utilizam de uma grade plotada sobre a área em questão, com a distribuição das espécies estudadas, dividindo-a em unidades objetivas - as células da grade - que são analisadas de diversas formas. Morrone (1994) propôs uma análise de parcimônia (PAE - Parsimony Analysis of Endemismity, Rosen, 1988) entre as células da grade; as que formam um "clado" de células com pelo menos duas espécies exclusivas são consideradas como uma área de endemismo. Outros métodos foram propostos utilizando a presença e ausência das espécies em células de uma grade: Linder (2001) propôs análises de similaridade e parcimônia com pesos nos "caracteres" (espécies, no caso) para agrupar as células de uma possível AE. Hausdorf e Hennig (2003) e Mast e Nyffeler (2003) propuseram análises estatísticas para avaliar se existe significativa co-ocorrência não-aleatória entre as espécies. Szumik e Goloboff (2004) criaram um algoritmo simples (NDM) para dar valores às espécies de acordo com a sua presença e ausência nas células de um agrupamento. Santos e col. (2008) propuseram uma análise de rede (*network analysis*) para buscar simpatria usando os pontos de ocorrência das espécies, já que o uso de grades causa problemas artefatuais nas análises. De fato, as grades podem ser problemáticas, pois as células próximas ao limite entre áreas podem unir irreparavelmente dois padrões diferentes.

Na figura 2, podemos observar como uma grade com células de $0,5^\circ$ cobriria a região do exemplo dos opiliões apresentado acima (fig. 1). A presença de duas ou mais espécies em duas ou três células (dependendo dos critérios usados) no Rio de Janeiro e duas no Espírito Santo é definida como critério para delimitação de

AEs pelo método numérico aplicado pelo algoritmo NDM de Szumik & Goloboff (2004), por exemplo. Em cada um destes grupos de células temos mais de uma espécie restrita (ou quase) à elas, no Rio de Janeiro e no Espírito Santo.

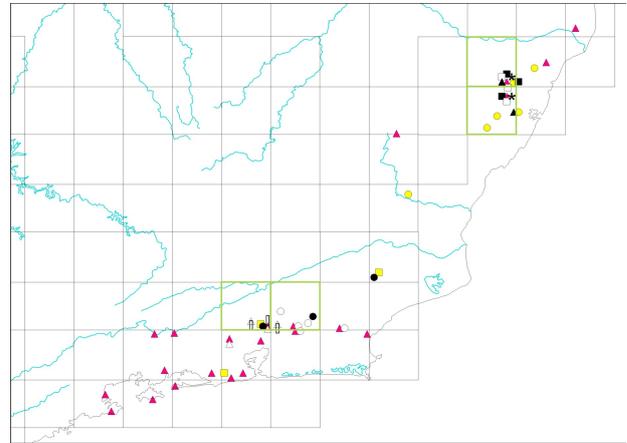


Figura 2. Grade de células de $0,5^\circ$ sobre a distribuição de 11 espécies de opiliões, mostrando o uso de análises numéricas para delimitação de áreas de endemismo. Em verde, as células que são consideradas como áreas de endemismo em alguns dos métodos, como o NDM (ver texto).

Como forma de complementar as análises numéricas, DaSilva e Pinto-da-Rocha (2010) revisaram os critérios qualitativos para a delimitação de áreas de endemismo. Os autores listaram seis Critérios Combinados para avaliar a relação entre as áreas de distribuição das espécies: 1) congruência entre as distribuições de pelo menos duas espécies - este é o critério principal e também o objetivo dos métodos numéricos. A partir dessa análise cria-se um Núcleo de Congruência (NC); 2) as espécies que não são restritas ao NC da área podem ser endêmicas mas não congruentes, delimitando uma Região Máxima de Endemismo (RME), e espécies ampliloadas, ou seja, presentes em mais de um NC. É preciso classificar todas as espécies da análise nestes três níveis; 3) congruências gerais entre espécies ampliloadas não é critério para delimitação de AEs. É preciso reconhecê-las e separá-las de endemismos específicos, pois as primeiras podem significar relação histórica entre áreas diferentes; 4) as AEs, como hipóteses históricas de restrição, devem ser mutuamente exclusivas; 5) espécies fora dos padrões de endemismo, dentro de uma análise, podem indicar outra AE; 6) evidências geográficas, como barreiras ou unidades topográficas, podem indicar AEs. O uso de diversos critérios, as evidências abióticas e a definição de um NC e uma

RME podem qualificar substancialmente as AEs, para além de uma delimitação restrita ou fixa em grupos de células. Além disso, a RME pode indicar padrões individuais que ocorreram após o processo que causou a restrição da AE, como expansões, ou zonas de transição entre elas.

No exemplo das espécies de opiliões distribuídas no Rio de Janeiro e Espírito Santo, temos as duas AEs com delimitação de um NC e uma RME cada, e a presença de uma espécie amplilocada (em violeta; fig. 3). Observando a delimitação da RME (em amarelo; fig. 3), podemos notar que ela cobre regiões que podem não ter sido bem amostradas e, portanto, a análise poderia ficar comprometida. Assim, a RME pode ser interpretada como uma região de fraqueza e possível falseabilidade da hipótese de AE. Por outro lado, a região entre as duas AEs é conhecida pela interrupção natural das florestas úmidas, substituída por vegetação xeromórfica em todo o vale do baixo Rio Paraíba do Sul. Esta região representa, então, uma barreira atuante nos dias de hoje que dificulta a sobrevivência das espécies florestais nas suas proximidades - poucas espécies endêmicas mais resistentes se distribuem nesta região, sendo identificada pela RME como uma "zona de transição".

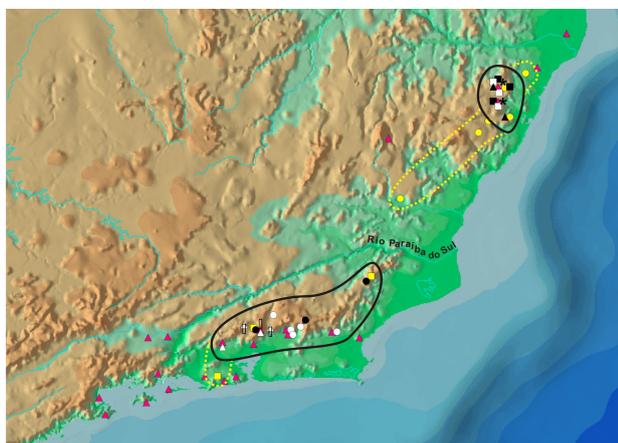


Figura 3 - Delimitação das áreas de endemismo no Espírito Santo e Rio de Janeiro (acima e abaixo, respectivamente), baseada nos Critérios Combinados. Em preto, os Núcleos de Congruência das áreas; em amarelo, as Regiões Máximas de Endemismo das áreas.

Alguns autores propuseram que apenas a congruência entre distribuições pode não ser suficiente para uma delimitação adequada, pois, mesmo em extensivas distribuições simpátricas, essas restrições podem ter sido causadas por processos históricos ontológica e temporalmente diferentes (p.ex., Harold e Mooi,

1994; Nihei, 2008). Assim, a delimitação de AEs teria duas fases: uma em que as AEs são criadas como hipóteses de restrição comum baseadas em congruência de distribuições, e uma segunda, onde a hipótese seria "testada" através da relação filogenética das espécies de distribuição restrita (Morrone, 2001b). Caso haja um padrão comum de relações, ou seja, as espécies endêmicas são mais relacionadas com espécies endêmicas de uma outra AE, a hipótese estaria corroborada. Por outro lado, se se demonstra que as relações filogenéticas são com espécies de áreas variadas, a AE estaria refutada, já que não existe um processo comum de restrição para estas espécies. Para esse teste, existem os métodos de relacionamento entre áreas da Biogeografia Cladística (Humphries e Parenti, 1999), criando-se um cladograma que mostram processos comuns de restrição entre elas.

Problemas e futuro do estudo de áreas de endemismo

As AEs foram tradicionalmente consideradas como unidades básicas da Biogeografia Histórica (p. ex., Crisci e col., 2003; Nihei, 2008; Carvalho, 2011). Elas seriam pontos de partida para diversos estudos de relacionamento histórico entre áreas, como na Biogeografia Cladística, e servem como importante regionalização biogeográfica. Por isso, são consideradas importantes para os esforços em conservação, já que a escolha de áreas prioritárias para preservação da natureza deve incluir aspectos históricos de evolução biogeográfica e um grande número de espécies endêmicas (Platnick, 1992; Myers e col., 2000; Silva e col., 2005). Apesar de sua grande importância, as proposições de AEs com aprofundamento metodológico são raras, especialmente na região Neotropical. Nos últimos 20 anos, trabalhos em Biogeografia Histórica focaram no relacionamento entre as áreas (p.ex., Ron, 2000; Marks e col., 2002; Nihei e Carvalho, 2007), mesmo havendo um consenso de que estes trabalhos devam se iniciar com uma adequada delimitação de áreas de endemismo, e na Filogeografia (p.ex., Eberhard e Bermingham, 2005; Ribas e col., 2009), que geralmente não tem como objetivo procurar por padrões comuns de distribuição restrita.

Uma visão alternativa à apresentada aqui, é ver as espécies com distribuições mais particulares do que acredita-se na base teórica das AEs. Nesse caso, cada espécie teria uma história

particular e, apesar de responderem e evoluírem junto com o meio, respondem de maneiras diferentes a estes eventos. Teríamos então uma questão mais radical: as AEs existem de fato ou são apenas classificações espaciais longe de uma realidade natural? Quando estamos analisando uma região onde as áreas de vida das espécies são claramente limitadas por barreiras atualmente existentes, torna-se mais fácil falarmos de AEs: ilhas contendo várias espécies terrestres ou bacias hidrográficas com várias espécies aquáticas restritas a elas são exemplos simples de AEs reais, já que a causa de restrição, e possivelmente de especiação, é presente e verificável. Entretanto, quando lidamos com espécies terrestres com distribuições restritas dentro de um continente ou espécies marinhas em um oceano, a questão é mais complicada.

Existem outras disciplinas que também analisam a distribuição de espécies sobre o espaço, como a Ecologia de Comunidades. Para esses tipos de estudo, as AEs não são utilizadas e as distribuições das espécies são explicadas de acordo com uma série de atributos físicos e ecológicos, como um gradiente latitudinal, por exemplo, enquanto os aspectos históricos são negligenciados. Da mesma forma, quando estudamos as AEs, os aspectos ecológicos deste gradiente são amplamente ignorados. Isto se dá pela característica fragmentada de nossa ciência, em que as duas escolas de estudo biogeográfico se conversam muito pouco.

Assim, um possível avanço para a melhor compreensão das AEs seria a integração com as outras disciplinas que lidam com a distribuição das espécies. Para isso, o foco deveria estar nos padrões espaciais não congruentes entre as espécies, ou seja, os pontos fracos das AEs. As zonas de transição entre as AEs são de suma importância para entendermos esses aspectos, principalmente quando inclui-se uma grande variação física, como diferentes fisionomias vegetais, altitudes, umidades, entre outras. Por exemplo, como é a transição de uma AE na Mata Atlântica no limite com as fisionomias de Cerrado? Historicamente, são consideradas AEs diferentes. Mas como se dá essa transição para áreas mais secas? Ela ocorre pela substituição gradual das espécies ou de forma abrupta, como seria esperado pela delimitação em AEs diferentes?

A integração de diversas áreas de estudo em biogeografia é necessária para a maior compreensão de como as espécies se distribuem.

Atualmente, existem muitas técnicas e subdisciplinas para trabalhar com o assunto, mas com conceitos um tanto afastados um do outro, impedindo uma integração. As AEs, como hipóteses de eventos históricos e possível regionalização biogeográfica, podem e devem ser tratadas como um ponto importante da biogeografia como um todo, sob a pena de termos tantos esforços fragmentados e enfraquecidos no entendimento de como e porquê os seres vivos estão distribuídos no espaço.

Agradecimentos

Agradeço a Sílvia S. Nihei pelo convite e organização da edição, a Charles M. dos Santos e Juliana G. Roscito pela revisão do texto, ao Grupo de Discussão de Biogeografia do IB (2006-2008) e a Ricardo Pinto da Rocha, por ter me apresentado e ensinado sobre os opiliões e sua importância na biogeografia.

Bibliografia

- Carvalho, C. J. B. (2011). Áreas de endemismo. Em Carvalho, C. J. B., Almeida E. A. B. (Eds.), Biogeografia da América do Sul: padrões e processos, São Paulo: Editora Roca.
- Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36, 49-84.
- Crisi, J. V., Katinas L. e Posadas P. (2003). *Historical Biogeography*. Cambridge: Harvard University Press.
- Croizat, L. (1964). *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas: publicado pelo autor.
- DaSilva, M. B. e Pinto-da-Rocha R. (2011). A história biogeográfica da Mata Atlântica com inferência através da distribuição dos opiliões (Arachnida). Em Carvalho, C. J. B., Almeida E. A. B. (Eds.), Biogeografia da América do Sul: padrões e processos, São Paulo: Editora Roca.
- Eberhard, J. R. e Bermingham E. (2005). Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36, 288-304.
- Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Mittermeier, R. A. (2004). Atlantic Forest. Em Robles R. A., Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J., Fonseca, G. A. B. (Eds.), *Hotspots Revisited*. Ciudad de México: CEMEX & Agrupacion Sierra Madre.
- Harold, A. S. e Mooi R. D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Hausdorf, B. e Hennig C. (2003). Biotic elements analysis in biogeography. *Systematic Biology* 52, 717-723.
- Humphries, C. J. e Parenti L. R. (1999). *Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions*, (2^o ed.). New York: Oxford

- University Press.
- Linder, H. P. (2001). On areas of endemism, with an example from the african Restionaceae. *Systematic Biology* 50, 892-912.
- Marks, B. D., Hackett, S. J. e Capparella A. P. (2002). Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorynchus spirurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24, 153-167.
- Mast, A. R. e Nyffeler R. (2003). Using a null model to recognize significant cooccurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology* 52, 271-280.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of Areas of Endemism. *Systematic Biology* 43, 438-441.
- Morrone, J. J. (2001a). Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7, 297-300.
- Morrone, J. J. (2001b). Biogeografía de América Latina y el Caribe. Zaragoza: Manuales y Tesis SEA, 3.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. e Kent J. (2000). Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Nihei, S. S. (2008). Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. *Biogeografía* 3, 2-6.
- Nihei, S. S. e Carvalho C. J. B. (2007). Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology* 32, 477-501.
- Platnick, N. I. (1992). Patterns of biodiversity. Em Eldredge, N. (Ed.), *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*. New York: Columbia University Press.
- Ribas, C. C., Miyaki, C. Y., Cracraft, J. (2009). Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. *Journal of Biogeography* 36, 1712-1729.
- Ron, S. R. (2000). Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of Linnean Society* 71, 379-402.
- Rosen, B. R. (1988). From fossils to the earth history: applied historical biogeography. Em Myers, A., Giller, P. (Eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plants distribution*. London: Chapman & Hall.
- Santos, D. A., Fernández, H. R., Cuezco, M. G., Domínguez E. (2008). Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Systematic Biology* 57, 432-448.
- Slater, P. L. (1858). On general geographical distribution of the members of class Aves. *Journal of Linnean Society of Zoology* 2, 130-145.
- Silva, J. M. C., Rylands, A. B. e Fonseca G. A. B. (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19, 689-694.
- Szumik, C. A. e Goloboff P. (2004). Areas of endemism: improved optimality criteria. *Systematic Biology* 53, 968-977.
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals*. London: Macmillan.

Biogeografia baseada em eventos: uma introdução

Event-based biogeography: an introduction

Renato Recoder

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. Biogeografia é um campo de estudo integrativo que procura compreender os processos responsáveis pela distribuição dos organismos no espaço, e sua mudança no tempo. Com o desenvolvimento da disciplina, foram propostos métodos analíticos capazes de inferir a história biogeográfica de linhagens através da reconstrução dos eventos que teriam alterado as distribuições de táxons ao longo do tempo. Estes métodos baseiam-se em modelos explícitos de custo-benefício, e são utilizados para inferir áreas ancestrais por otimização dos custos dos eventos relacionados (vicariância, dispersão, extinção e duplicação). O desenvolvimento de modelos capazes de fornecer estimativas estatísticas para os resultados faz dos métodos baseados em eventos ferramentas interessantes para estudos em biogeografia histórica. Nesta revisão são discutidos alguns métodos, e fornecido um exemplo de utilização com uma linhagem de lagartos da América do Sul tropical.

Palavras-chave. *Áreas ancestrais, dispersão, filogenia, vicariância.*

Abstract. Biogeography is an integrative field of study, which seeks to understand the processes responsible for the distribution of organisms in space, and its change over time. With the development of the discipline, several analytical methods have been proposed to infer the biogeographical history of lineages through the reconstruction of events that may have affected distributions of taxa through time. These methods are based on explicit models of cost-benefit, and are used to infer ancestral areas through cost optimization of related events (vicariance, dispersal, extinction, and duplication). The development of models able to provide statistical estimates for the results makes the event-based methods interesting tools for studies in historical biogeography. In this review some methods are discussed, and an example of use with a lineage of lizards from tropical South America is provided.

Key words. *Ancestral areas, dispersal, phylogeny, vicariance.*

Introdução

A biogeografia é um ramo das ciências naturais que se empenha em compreender os processos responsáveis pela distribuição dos organismos no espaço, e sua mudança através do tempo. É um campo de estudo integrativo, pois combina informações obtidas da geografia, biologia e geologia. Os objetivos recorrentes da disciplina envolvem responder perguntas sobre onde ocorrem as espécies, porque ocorrem onde estão, e como a distribuição pode se modificar no tempo (Lomolino e col., 2005).

Desde o século XVII, graças ao trabalho extensivo de naturalistas, tem sido reconhecido que os continentes possuem diferentes biotas, e que a diversidade de espécies não está homogeneamente distribuída (Posadas e col., 2006). No entanto, apenas com a aceitação da teoria evolutiva proposta por Charles Darwin foi possível

compreender que as biotas evoluem, e que sua composição muda ao longo do tempo. A partir deste momento, diversos autores puderam debater sobre os mecanismos envolvidos na origem e evolução das biotas (Morrone, 2009).

A pesquisa em biogeografia envolve a análise de padrões complexos de distribuição das espécies. A tarefa é dificultada pelo fato de os padrões observados resultarem de processos ocorridos no passado e que, desta forma, não podem ser diretamente observados ou testados.

Uma abordagem para a inferência dos resultados de processos evolutivos pretéritos sobre padrões atuais envolve a análise espacial de correlação entre caracteres observados dos organismos (e.g. ocorrência, variáveis fenotípicas contínuas), com variáveis abióticas explanatórias (Perez e col., 2010). Outra abordagem foca em eventos biogeográficos para inferir padrões gerais de distribuição dos organismos, e/ou das

Contato do autor:
renatorecoder@gmail.com

Apoio: FAPESP

Recebido 25set10

Aceito 10mai11

Publicado 07nov11

relações históricas entre áreas de distribuição da biota, baseados em um panorama evolutivo de relação entre os táxons. Esta última é denominada por alguns autores de biogeografia histórica (Crisci, 2001; Posadas e col., 2006).

Um passo fundamental para as análises em biogeografia é a determinação de áreas de distribuição das espécies, através de informações geográficas (pontos de ocorrência), e assim permitir o reconhecimento de padrões individuais de distribuição. Através destes, é possível determinar *áreas de endemismo*, ou seja, áreas de congruência espacial não-aleatória da distribuição de diferentes táxons (Morrone, 2009; Carvalho, 2011).

Para as análises em biogeografia histórica são também necessários panoramas históricos sobre o qual são feitas as inferências (Crisci e col., 2003). Estes são obtidos através das filogenias das linhagens, representadas por cladogramas. O cladograma (ou árvore filogenética) representa uma hipótese de relação de parentesco entre os táxons de uma linhagem, que resgatam a hierarquia histórica de separação dos mesmos (Amorim, 2002).

A partir da distribuição de uma linhagem, e de uma hipótese filogenética, é possível reconstruir as áreas ancestrais para os nós de uma filogenia. Área ancestral é a estimativa da área de maior probabilidade de ocorrência do ancestral comum a um grupo de táxons (Crisci e col., 2003). A estimativa de áreas ancestrais é um passo fundamental em muitos métodos em biogeografia histórica, para inferências sobre a evolução dos padrões de distribuição dos organismos (Lamm e Redelings 2009).

Também é necessária a identificação dos processos biogeográficos envolvidos na distribuição atual da biota. São reconhecidos principalmente o papel de especiação, dispersão e extinção como processos determinantes da alteração das distribuições de linhagens ao longo do tempo. A especiação de uma linhagem pode ocorrer por vicariância, ou seja, pelo isolamento geográfico de populações de um táxon que se diferenciam nas áreas derivadas, ou por duplicação, ou seja, especiação de uma linhagem dentro de uma área sem que haja a necessidade da partição geográfica em áreas isoladas (Lomolino e col., 2005). Dispersão e extinção são consideradas processos que causam reticulação biogeográfica, pois incorrem em incongruência na distribuição atual de uma linhagem em relação à distribuição ancestral (i.e. convergência,

soma ou perda de áreas ancestrais).

Em biogeografia histórica há diferentes abordagens para inferências dos resultados de processos históricos comuns sobre os padrões atuais de distribuição dos organismos, e os métodos empregados variam dependendo da pergunta a ser explorada (Crisci e col., 2003; Posadas e col., 2006; Morrone, 2009).

Uma das abordagens se baseia na identificação de padrões generalizados de distribuição dos organismos, através da congruência entre padrões individuais de distribuição. Como exemplos, podem ser citados os métodos para determinação de áreas de endemismo através de parcimônia como na análise de parcimônia de áreas de endemismos (PAE), ou o delineamento de regiões de convergência na distribuição da biota (traços generalizados) por métodos como pan-biogeografia (Crisci e col., 2003; Morrone, 2009; Carvalho, 2011).

Outra abordagem procura testar a congruência entre os diferentes padrões de distribuição de organismos, a fim de se obter um padrão geral de relação entre áreas. Por exemplo, se um evento geológico causou a ruptura na distribuição de uma biota (como na separação de massas de terra por deriva continental) é de se esperar que eventos similares de diferenciação de espécies ocorram nas diferentes áreas resultantes. Esta é abordada principalmente pelos métodos de biogeografia cladística (Crisci e col., 2003; Nihei, 2011).

Outra abordagem envolve a criação de um modelo de funcionamento dos processos biogeográficos que afetam a distribuição das espécies (Sanmartín, 2007; Almeida, 2011). Desta forma, podem-se criar cenários sobre os quais é possível testar a hipótese nula de distribuição atual filogeneticamente conservada, ou seja, causada apenas por eventos de especiação (cladogênese). Se o pesquisador baseado em informações empíricas assume que os processos históricos contribuem de forma diferencial para a história biogeográfica de um grupo (e.g. especiação ocorre com mais frequência que dispersão, pois a espécie é má dispersora), este pode atribuir pesos diferenciais aos eventos. Assim, pode-se obter uma hipótese de distribuição ancestral para a linhagem levando em conta *a priori* os diferentes processos. Ao contrário das abordagens anteriores, que são baseadas em padrões, nesta, as metodologias são focadas na reconstrução dos eventos que teriam alterado os padrões de distribuição (Sanmartín, 2007; Almei-

da, 2011).

Métodos em biogeografia baseada em eventos

Os métodos de biogeografia baseada em eventos basicamente produzem modelos dos processos (eventos históricos) que podem causar alterações na distribuição geográfica dos organismos ao longo do tempo (Ronquist, 1997). Nesta abordagem, os diferentes tipos de processos ou eventos são identificados (dispersão, vicariância, duplicação e extinção) e são atribuídos valores de custo-benefício, sobre um modelo explícito (porém não probabilístico) de funcionamento desses (Ronquist, 1997; Crisci e col., 2003). Ou seja, é assumido que os diferentes processos ocorrem em frequências dissimilares na história biogeográfica dos organismos, e são atribuídos custos inversamente proporcionais a sua probabilidade de ocorrência no passado. Desta forma, a história da distribuição geográfica dos táxons é inferida sobre a topologia de uma hipótese filogenética por técnicas de otimização, sendo aplicados os critérios de máximo benefício e mínimo custo dos eventos biogeográficos capazes de produzir o padrão observado, em geral maximizando vicariância e minimizando extinções e dispersões (Ronquist, 1997; Sanmartín, 2007).

O método permite a ocorrência de reticulações (presença de táxons amplilocados, distribuições redundantes ou áreas ausentes) e relações complexas entre as áreas em um cenário biogeográfico. Pela simplicidade de suas premissas, é possível reconstruir a história biogeográfica individual de uma linhagem sem a necessidade de hipótese prévia de relação entre as áreas (Sanmartín, 2007; Almeida, 2011). É também útil para inferir relações gerais entre áreas, quando não há conformação com um padrão hierárquico de relação entre as mesmas (Ronquist, 1997; Sanmartín e col., 2001).

Diferentes métodos foram propostos para inferências em biogeografia baseada em eventos. Inicialmente, estes derivaram de métodos utilizados em problemas de co-evolução, como entre parasitas e seus hospedeiros, baseados em cladogramas dos grupos (Ronquist e Nylin, 1990). Estes modelos simples foram adaptados para expressar as relações entre os táxons e suas áreas de ocorrência.

Os métodos baseados em eventos podem incorporar uma hipótese prévia de relação entre as áreas para estimar a importância dos even-

tos biogeográficos na história do grupo. Desta forma, as inferências são feitas por métodos de reconciliação de árvores, neste caso entre um cladograma geral de áreas e cladograma de táxons (Sanmartín e Ronquist, 2004; Sanmartín, 2007). Outros métodos reconstróem cenários biogeográficos de grupos de organismos sem a necessidade de uma hipótese geral de relacionamento histórico entre as áreas de ocorrência (Ronquist, 1997; Ree e col., 2005).

Entre os métodos disponíveis podem ser citados: *maximum cospeciation* ou máxima vicariância (Page, 1994); *dispersal-vicariance analysis* ou análise de dispersão-vicariância, DIVA (Ronquist, 1997; Sanmartín e col., 2001); *parsimony-based tree fitting* (Sanmartín e Ronquist, 2004); *dispersal-extinction-cladogenesis*, DEC (Ree e col., 2005; Ree e Smith, 2008); Bayes-DIVA (Nylander e col., 2008) e S-DIVA (Yu e col., 2010). Nesta revisão vou explorar apenas os métodos de reconstrução de cenários biogeográficos baseados em eventos sem o uso de hipótese prévia de relação entre áreas. Discutirei sobre o método mais utilizado, e brevemente suas implementações mais recentes. Outras metodologias e exemplos podem ser encontrados nas referências citadas.

Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA)

DIVA (Ronquist, 1997; 2001) é um dos métodos mais utilizados para a inferência de cenários biogeográficos baseados em eventos. Basicamente, DIVA reconstrói a distribuição ancestral para cada nó de uma filogenia, através da otimização de uma matriz tri-dimensional de custos, produzida por meio de um conjunto de regras em que os eventos recebem custos relativos, inversamente proporcionais à chance de ocorrência dos mesmos no passado.

Para a análise, a distribuição das espécies atuais e de seus ancestrais é descrita em termos de um conjunto de áreas pré-definidas, e cada táxon pode ocorrer em uma ou múltiplas áreas.

Na implementação mais simples, a DIVA atribui para o evento de dispersão o custo de um, devido à adição de uma área na distribuição de um táxon em relação ao seu ancestral (Ronquist, 1997). Para o evento de extinção, também é atribuído custo um, devido à perda de uma área na distribuição de um táxon em relação ao seu ancestral. O evento de especiação recebe custo zero tanto para vicariância, quanto para distribuição redundante (duplicação), pois não há alteração na soma das distribuições dos

táxons em relação ao ancestral comum. Deste modo, DIVA favorece reconstruções embasadas em vicariância, pois este evento recebe um custo relativo mais baixo que dispersões e extinções.

Dessa forma, DIVA otimiza os diferentes eventos na árvore filogenética de forma a reconstruir uma topologia de distribuições ancestrais com o menor custo.

Um dos problemas na DIVA é que ao reconstruir as áreas ancestrais, o método tende a incluir todas as áreas ocupadas pelos táxons terminais, tornando a otimização pouco confiável na medida em que se aproxima do nó basal (Ronquist, 1997). Para amenizar o problema, foi sugerido que sejam utilizados grupos externos, ou que o número máximo de áreas ancestrais seja restringido (Ronquist, 1997). Outra opção é restringir a distribuição possível de um ancestral amplificado (com distribuição ampla), especificando os processos explanatórios (centro de origem com dispersões recentes, distribuição expandida antiga, ou distribuição aleatória) envolvidos na origem da distribuição basal (Sanmartín e Ronquist, 2002).

Outro problema potencial com a implementação original da DIVA é que as análises resultam em reconstruções de distribuições ancestrais em uma árvore filogenética com topologia fixa, ou seja, desconsidera as incertezas da inferência filogenética (Yu e col., 2010). Outra limitação do método decorre da otimização das áreas ancestrais, pois a presença de múltiplas reconstruções igualmente otimizadas, em geral resulta em áreas ancestrais com distribuição ampla (Lamm e Redelings, 2009).

No entanto, apesar das reconhecidas limitações, DIVA se manteve muito popular, pois é um método de fácil implementação, produz resultados rápidos, as premissas são simples e requer pouca informação prévia sobre a história biogeográfica da área e/ou dos táxons.

Dispersal–Extinction–Cladogenesis (DEC)

O DEC (Ree e col., 2005; Ree e Smith, 2008) é um método de análise que se baseia em um modelo estocástico de evolução da distribuição geográfica, ocorrentes nos ramos (mudança sem especiação) e nós (mudança com especiação) das filogenias. O método difere da DIVA por estimar como que as áreas ancestrais são herdadas pelos táxons, ao invés de reconstruir diretamente as áreas. Por ser mais flexível, o modelo permite a parametrização dos diferen-

tes processos de forma mais livre e permite a incorporação de informação prévia ao modelo, e avaliações estatísticas sobre os resultados (Ree e Smith, 2008).

No entanto o método compartilha algumas limitações com a DIVA, como a tendência em estimar áreas ancestrais amplas, e a impossibilidade de lidar com incertezas filogenéticas na topologia selecionada (Lamm e Redelings, 2009; Kodandaramaiah, 2010).

Bayes–DIVA e S–DIVA

Os métodos Bayes-DIVA (Nylander e col., 2008) e S-Diva (Yu e col., 2010) foram desenvolvidos para contornar a impossibilidade da implementação dos métodos anteriores de lidar com incertezas filogenéticas. Ao lidar com diferentes topologias simultaneamente, as reconstruções de áreas ancestrais são acompanhadas de suportes estatísticos baseados nas frequências das diferentes alternativas. Esses métodos representam, portanto, complementos das formas anteriores da DIVA, e no caso do S-DIVA, proporciona também uma nova interface de fácil configuração das opções de análise e produz resultados gráficos.

Exemplo de emprego do método

Para exemplificar o uso dos métodos baseados em eventos, utilizei um modelo simples de dispersão–vicariância (DIVA: Ronquist, 1997). Para a análise, foram seguidos os passos: 1) escolha de um grupo de estudo; 2) seleção de uma hipótese filogenética (cladograma) de relações entre os táxons; 3) delimitação das áreas biogeográficas; e 4) escolha de um método de análise e configurações que sejam adequadas ao modelo.

Exemplo: História biogeográfica dos lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* (Squamata, *Gymnophthalmidae*) na América do Sul tropical.

Grupo de estudo

Os lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* representam uma radiação evolutiva com exemplos notáveis de adaptações morfológicas para a vida fossorial (Rodrigues, 1995). A tribo é composta por nove gêneros distribuídos ao longo de formações abertas e florestais da América do Sul cis-andina e América Central, sendo um grupo exclusivamente Neotropical. Nas formações abertas da América do Sul, em especial na região Caatinga, o grupo sofreu uma grande diversificação de formas (Ro-

drigues, 1995; 1996). Apesar da ampla distribuição do grupo em geral, e de algumas de suas espécies, há numerosos casos de endemismos e/ou espécies de distribuição restrita (Rodrigues, 2003). Desta forma, é interessante inferir quais eventos biogeográficos estão relacionados com a ocorrência de espécies de áreas abertas com ampla distribuição no continente (e.g. gêneros *Micrablepharus*, *Vanzosaura*), enquanto outras apresentam distribuição restrita (e.g. gêneros *Calyptommatius*, *Notobachia*, *Procellosaurinus*).

Relações filogenéticas

O grupo formado pelos lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* possui monofilia (relação de parentesco baseada em ancestralidade comum) bem suportada por dados morfológicos (Rodrigues, 1995) e moleculares (Pellegrino e col., 2001; Castoe e col., 2004). Há disponível para o grupo uma hipótese filogenética molecular ao nível de gênero (Benozzati e Rodrigues, 2003) que é suportada por dados morfológicos (Rodrigues, 1995). As relações entre suas espécies, no entanto, são ainda pouco compreendidas, pela baixa representatividade de espécies do grupo nas filogenias propostas para a família (Pellegrino e col., 2001; Castoe e col., 2004) e pela descoberta de novas espécies em tempos mais recentes (Rodrigues e Santos, 2008). Desta forma, a filogenia de Benozzati e Rodrigues (2003) foi utilizada para inferir os eventos relacionados à distribuição dos gêneros pertencentes à tribo.

Delimitação das áreas

A região Neotropical pode ser dividida em quatro sub-regiões biogeográficas: a sub-região Caribenha, que contém florestas centro-americanas, de ilhas do Caribe, e florestas baixas e sub-montanas do norte e noroeste da América do Sul; a sub-região Amazônica, que inclui toda a área sob influência da bacia do rio Amazonas; a sub-região do Paraná, que inclui as formações florestais ombrófilas e estacionais com influência da costa atlântica; e a sub-região Chaquenha, que inclui a diagonal de formações abertas da América do Sul (Morrone, 2006). Esta última pode ainda ser dividida nas províncias biogeográficas do Cerrado, Caatinga, Chaco e Pampas (Morrone, 2006). Como o foco deste exemplo é inferir os eventos relacionados à distribuição dos táxons de áreas abertas, serão utilizadas como áreas biogeográficas as quatro sub-regiões neotropicais propostas por Morro-

ne (2006), porém com a sub-região Chaquenha representada por suas províncias. Desta forma, as áreas utilizadas são: [A] Região Amazônica; [B] Cerrado; [C] Caatinga; [D] Chaco; [E] Região das Florestas Atlânticas do Paraná; e [F] Região Caribenha (Fig. 1). Nenhum dos táxons tem ocorrência na província dos Pampas.

Análise



Figura 1. Áreas biogeográficas utilizadas para a análise: A) Região Amazônica, B) Província do Cerrado, C) Província da Caatinga, D) Província do Chaco, E) Região das Florestas Atlânticas do Paraná, F) Região Caribenha. Mapa modificado de Morrone (2006).

Para a reconstrução dos eventos relacionados às alterações históricas na distribuição dos táxons de *Gymnophthalmini* foi utilizado o programa DIVA 1.2. (Ronquist, 2001). Aos eventos biogeográficos foram utilizados os custos de um para dispersão e extinção, e zero para vicariância ou duplicação, que é padrão da análise (Ronquist, 1997, 2001). Como foram utilizados gêneros como táxons terminais, o que causa perda de informação referente às dispersões na reconstrução das áreas ancestrais (Ronquist, 1997), foi utilizada a opção de restrição do número máximo de áreas ocupadas por táxon para cinco (de seis possíveis). Desta forma, evita-se também a ocorrência de um ancestral basal amplificado, com a consequente diminuição da importância de eventos basais de dispersão.

Resultados

A reconstrução otimizada da história biogeográfica de Gymnophthalmini requer cinco eventos de dispersão (Fig. 2). Nesta hipótese, tem-se que a história biogeográfica dos táxons de áreas abertas é representada por uma vicariância basal, que separa *Micrablepharus* na pro-

víncia do Cerrado e sub-região do Paraná, de um ancestral dos táxons que mais tarde viriam a se radiar na província da Caatinga. A ocorrência de táxons de ampla distribuição nas formações abertas pode ser explicada por dispersões entre as áreas.

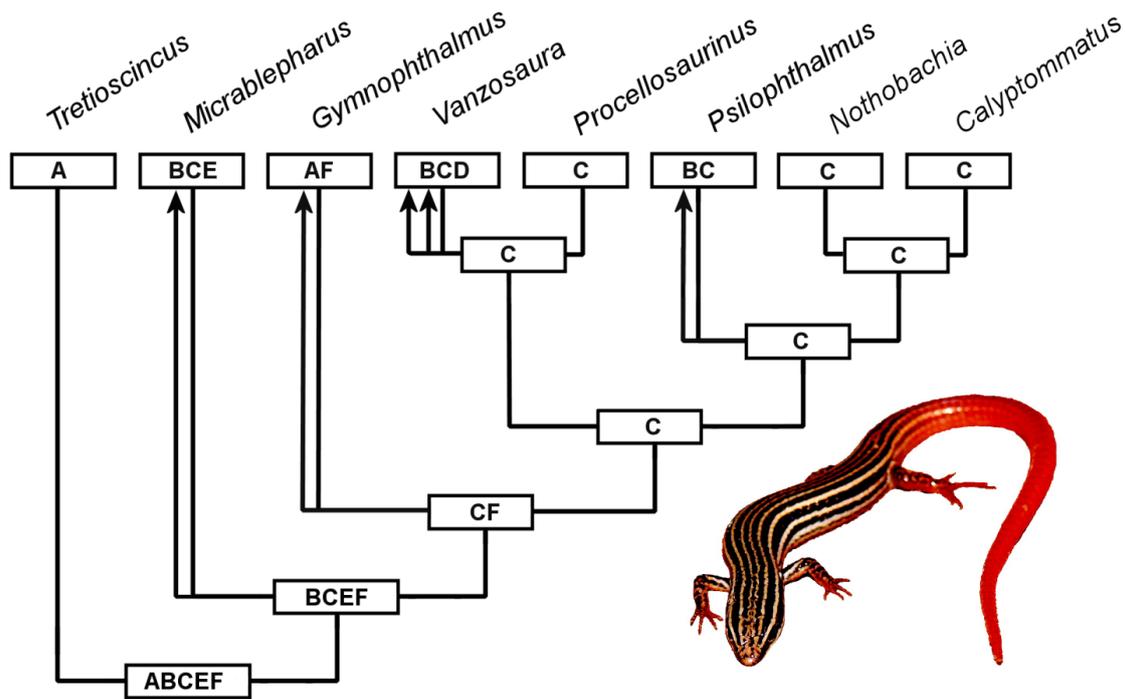


Figura 2. Reconstrução otimizada dos eventos relacionados às alterações na distribuição geográfica dos gêneros de lagartos da tribo Gymnophthalmini, que requer cinco eventos de dispersão. Os eventos de dispersão estão indicados por setas. Foto: exemplar adulto de *Vanzosaura rubricauda*.

Discussão

No exemplo empírico apresentado para ilustrar o uso de métodos em biogeografia baseada em eventos, foi utilizado um modelo simples de dispersão-vicariância. No entanto, as inferências deste tipo de análise podem ser refinadas com a incorporação de informações adicionais sobre os organismos estudados e os processos biogeográficos envolvidos (Ree e col., 2005; Kodandaramaiah, 2010). Por exemplo, é possível incorporar estimativas do tempo de separação entre os táxons (por métodos de datação molecular), ou atribuir custos diferenciais aos eventos de dispersão baseados em estimativas da capacidade relativa de uma linhagem em se dispersar ao longo das áreas de estudo, ou informações sobre a ocorrência das espécies nas áreas ancestrais através de registro fóssil, etc.

Com a reconstrução da história filogené-

tica de um grupo, é possível discutir sobre os processos envolvidos e sua relação com dados ecológicos e/ou geográficos das espécies envolvidas.

No exemplo, é possível observar que após um evento de vicariância basal que separou as linhagens de áreas abertas do Cerrado e Floresta Atlântica, de linhagens da Caatinga e da Região do Caribe, houve trocas faunísticas entre as províncias do Cerrado e Caatinga por meio de dispersões. O gênero *Micrablepharus*, composto por lagartos típicos de formações abertas (i.e. cerrados, matas decíduas e restingas), ocorre de forma pontual na província da Caatinga, geralmente em vegetações menos rústicas (Vanzolini e col., 1980; Rodrigues, 1996). A distribuição atual da espécie na Caatinga deve representar um relicto de uma distribuição pretérita mais ampla, em um período em que condições mais adequadas provavelmente permitiram a expan-

são da distribuição ao longo desta província, o que concorda com o modelo.

Da mesma forma, *Vanzosaura*, que ocorre amplamente na província da Caatinga, ocorre de forma disjunta na província do Cerrado, atingindo a província do Chaco (Rodrigues, 1991; Vanzolini e Carvalho, 1991; Nogueira, 2006). Sua ocorrência descontínua pode refletir eventos pretéritos de expansão de distribuição por corredores de habitats favoráveis, com a manutenção de núcleos de ocorrência em regiões com condições ambientais próximas à ancestral (e.g. clima seco, relevos pouco acidentados, formações vegetais abertas, presença de solos arenosos). Por último, a ocorrência de populações de *Psilophthalmus* na província do Cerrado é inferida por dispersão. A distribuição marginal no Cerrado (Recoder e Nogueira, 2007), somada à dinâmica histórica de interdigitação de habitats e trocas faunísticas de elementos do Cerrado e Caatinga na região (Vanzolini, 1976) apóiam o modelo.

Críticas e prospectos

Como discutido criticamente por alguns autores, os métodos de biogeografia baseada em eventos apresentam limitações metodológicas e restrições conceituais relacionadas à simplicidade de suas premissas, que podem muitas vezes resultar em reconstruções enviesadas da distribuição ancestral, e levar a interpretações de histórias biogeográficas pouco realistas (Lamm e Redelings, 2009; Kodandaramaiah, 2010).

Uma das restrições de métodos como a DIVA é a impossibilidade de distinguir expansão da distribuição de uma linhagem, de eventos de dispersões por sobre barreiras geográficas (Kodandaramaiah, 2010). Apesar de ser possível atribuir custos diferenciados aos dois tipos de eventos de dispersão (Ronquist, 1997), a alternativa mais adequada seria a incorporação no modelo de taxas de divergências por métodos de datação molecular (Kodandaramaiah, 2010).

Outro problema de implementações mais simples é que a restrição errônea do número de áreas ancestrais pode levar a inferências espúrias de eventos de dispersão ou vicariância (Kodandaramaiah, 2010). Uma alternativa é a utilização de modelos mais realistas, com a determinação dos custos dos eventos baseados em informações biológicas sobre os táxons (Ree e col., 2005; Kodandaramaiah, 2009). Os resul-

tados da DIVA são também sensíveis à amostragem de grupos externos, e é ineficiente em modelar extinções (Ronquist, 1997; Kodandaramaiah, 2010).

No entanto, apesar das limitações metodológicas que as análises baseadas em eventos apresentam, destacam-se por oferecer a possibilidade de reconstrução de cenários biogeográficos para linhagens individuais, considerando explicitamente a importância de múltiplos eventos biogeográficos determinantes (e.g. especiação, dispersão e extinção) para os padrões gerais de distribuição (Sanmartín 2007). Ademais, novas implementações capazes de estimar valores de suporte estatístico para as inferências tornam os métodos baseados em eventos ferramentas interessantes e robustas para estudos em biogeografia histórica (Nylander e col., 2008; Yu e col., 2010).

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei por me convidar a participar deste volume especial da Revista da Biologia. Agradeço a Agustín Camacho e Lilian Avelar pela leitura crítica de uma versão preliminar do manuscrito, a Olívia de Mendonça-Furtado e um revisor anônimo pelas críticas e sugestões que em muito ajudaram a melhorar a versão final deste artigo. Agradeço também ao prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues pela orientação, e à FAPESP pelo apoio financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado (2008/07598-0).

Bibliografia

- Almeida, E. A. B. (2011). Modelos de eventos para reconstrução biogeográfica. In Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 123–136.
- Amorim, D. S. (2002). Fundamentos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- Benozzati, M. L. e Rodrigues, M. T. (2003). Mitochondrial Restriction-Site Characterization of a Brazilian Group of Eyelid-Less Gymnophthalmid Lizards. *Journal of Herpetology* 37, 161–168.
- Carvalho, J. B. de (2011). Áreas de endemismo. In Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 41–51.
- Castoe, T.A., Doan, T. M. e Parkinson, C. L. (2004). Data Partitions and Complex Models in Bayesian Analysis: The Phylogeny of Gymnophthalmid Lizards. *Systematic Biology* 53, 448–469.
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28, 157–168.
- Crisci, J. V., Katinas, L. e Posadas, P. (2003). Historical

- biogeography: An introduction. London: Harvard University Press.
- Kodandaramaiah, U. (2010). Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography – a critique. *Journal of Biogeography* 37, 3–11.
- Lamm, K. S. e Redelings, B. D. (2009). Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 369–382.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. e Brown, J. H. 2005. *Biogeography*. 3ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology* 51, 467–94.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary Biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Nihei, S. S. (2011). Biogeografia Cladística. In *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 99–122.
- Nogueira, C. C. (2006). Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado. Tese de Doutorado não-publicada, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nylander, J. A. A., Olsson, U., Alström, P. e Sanmartín, I. (2008). Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal–vicariance analysis of the thrushes (Aves: Turdus). *Systematic Biology* 57, 257–268.
- Page, R. D. M. (1994). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43, 58–77.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. e Sites Jr., J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 315–338.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V. e Gonzalez, P. N. (2010). Spatial regression techniques for inter-population data: studying the relationships between morphological and environmental variation. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 237–248.
- Posadas, P., Crisci, J. V. e Katinas, L. (2006). Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments* 66, 389–403.
- Recoder, R. e Nogueira, C. (2007). Composição e diversidade de Répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil Central. *Biota Neotropica* 7, 267–278.
- Ree, R. H. e Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57, 4–14.
- Ree, R. H., Moore, B. R., Webb, C. O. e Donoghue, M. J. (2005). A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* 59, 2299–2311.
- Rodrigues, M. T. (1991). Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco: Bahia: Brasil. III. *Procellosaurinus*: um novo gênero de microteídeos sem pálpebra, com a redefinição do gênero *Gymnophthalmus* (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo 37, 329–342.
- Rodrigues, M. T. (1995). Filogenia e historia geográfica de uma radiação de lagartos microteídeos (Sauria, Teiioidea, Gymnophthalmidae). Tese de livre docência não-publicada, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco: Bahia: Brazil. *Journal of Herpetology* 30, 513–523.
- Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Leal I. R., Tabarelli M. e da Silva J. M. C. (Eds). Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco. Pp. 181–236.
- Rodrigues M. T. e Santos, E. M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* 1873, 50–60.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal–Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46, 195–203.
- Ronquist, F., (2001). DIVA version 1.2. Computer program for MacOS and Win32. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Available at <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- Ronquist, F. e Nylin, S. (1990). Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Zoology* 39, 323–344.
- Sanmartín, I., Enghoff, H. e Ronquist, F. (2001). Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 345–390.
- Sanmartín, I. e Ronquist, F., (2002). New solutions to old problems: widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography. *Animal Biodiversity and Conservation* 25, 75–93.
- Sanmartín, I. e Ronquist, F. (2004). Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53, 216–243.
- Sanmartín, I. (2007). Event-based biogeography: integrating patterns, processes and time. In *Biogeography in a Changing World*. Ebach, M. C. e Tangney, R. S. (Eds). Boca Raton: CRC Press. Pp. 135–159.
- Vanzolini, P. E. (1976). On the lizards of a Cerrado–Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia* 29, 111–119.
- Vanzolini, P. E. e Carvalho, C. M. (1991). Two sibling and sympatric species of *Gymnophthalmus* in Roraima, Brazil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 37, 173–226.
- Vanzolini, P. E., Costa A. M., e Vitt, L. (1980). Répteis das Caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Yu Y., Harris A. J., He X. J. (2010). S-DIVA (Statistical Dispersal–Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 848–850.

Filogeografia

Phylogeography

Felipe de Mello Martins¹, Marcus Vinícius Domingues²

¹Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

²Universidade Federal do Pará, Campus Bragança Brasil

Resumo. A filogeografia é definida como o estudo dos princípios e processos que determinam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas. Neste artigo, revisamos brevemente a história e escopo da filogeografia, bem como apresentamos um panorama atual da filogeografia no Brasil, destacando áreas carentes em estudos e potenciais desafios.

Palavras-chave. *Filogeografia, biogeografia, árvores de genes.*

Abstract. Phylogeography is defined as the study of principles and processes governing the geographical distribution of genealogical lineages. In this manuscript, we briefly review the history and purview of phylogeography, and also overlook the current state of the art of phylogeography in Brazil, highlighting understudied areas and possible challenges.

Key words. *Phylogeography, biogeography, genetrees.*

Contatos dos autores:
felipemartins1305@gmail.com
mvdomingues71@gmail.com

Recebido 14ago10
Aceito 15mai11
Publicado 07nov11

Introdução

A filogeografia é definida como o estudo dos princípios e processos que determinam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas (Avise e col., 1987). Como o próprio nome indica, a filogeografia lida não somente com as relações filogenéticas entre os táxons estudados, mas com os componentes históricos responsáveis pela distribuição espacial das linhagens. A análise e interpretação da distribuição de linhagens requerem o processamento conjunto de informações de uma série de disciplinas, incluindo sistemática filogenética, genética de populações, etologia, demografia, paleontologia, geologia, entre outras. O caráter multidisciplinar da filogeografia, em particular das áreas do conhecimento envolvidas, faz com que esta disciplina crie uma ponte entre processos micro e macroevolutivos.

Apesar dos processos micro e macroevolutivos serem historicamente tratados de forma separada, estes processos sempre estiveram intimamente ligados, um como extrapolação do outro. Os ramos de uma árvore filogenética que considera linhagens em escala macroevolutiva possuem uma subestruturação hierárquica que consiste de ramos cada vez menores, resultando, em última análise, numa relação de parentesco de uma geração para outra (Fig. 1). Tanto a genética de populações quanto a sistemática filogenética lidam com relações de ancestrali-

dade, pois é através dessas genealogias que os genes são transmitidos, traçando o caminho de hereditariedade (conceito da genética de populações) que, por sua vez, estarão impressos na filogenia (conceito da sistemática) A filogeografia une micro e macroevolução justamente por utilizar ambas as abordagens e conceitos em uma só análise.

Em sua essência, a filogeografia lida com a distribuição espacial de alelos cuja relação filogenética pode ser inferida. Porém, ao contrário da percepção corrente, esta disciplina não precisa basear-se exclusivamente em dados moleculares. Pesquisas filogeográficas podem ser realizadas com dados morfológicos, comportamentais ou outros quaisquer desde que analisadas através de uma perspectiva filogenética ao longo de uma distribuição geográfica (Avise, 2000).

A história do desenvolvimento da filogeografia está intimamente ligada ao desenvolvimento de novas tecnologias e marcadores moleculares na década de 70. Na década anterior, o desenvolvimento da eletroforese de proteínas (alozimas) permitiu pela primeira vez que a diversidade genética das espécies fosse acessada de forma direta, mas manteve a descontinuidade entre estudos micro e macroevolutivos, uma vez que os alelos eram identificados por possuírem diferentes propriedade eletroforéticas, mas não era possível estimar relações de ance-

tralidade entre estes alelos. A descoberta das enzimas de restrição e subsequente surgimento de algoritmos capazes de estimar distância genética a partir de mapas de restrição foram fundamentais para o surgimento da disciplina. Estudos em DNA extracromossômico na primeira metade da década de 70 mostraram que o DNA mitocondrial (DNAmt) em animais possui uma alta taxa de evolução. Em 1975, um trabalho pioneiro utilizou mapas de restrição em DNAmt para estimar relações filogenéticas entre espécies de lagartos partenogenéticas (Brown e Wright, 1975). O primeiro estudo utilizando uma abordagem explicitamente filogeográfica foi de Avise e colaboradores em 1979, que estudaram roedores dos gêneros *Peromyscus* e *Geomys* na América do Norte. Tais estudos já apresentavam os elementos básicos da abordagem filogeográfica que permanecem até hoje. Após a publicação de outros trabalhos com a mesma abordagem, o termo filogeografia foi cunhado por Avise e colaboradores em um ensaio clássico de 1987.

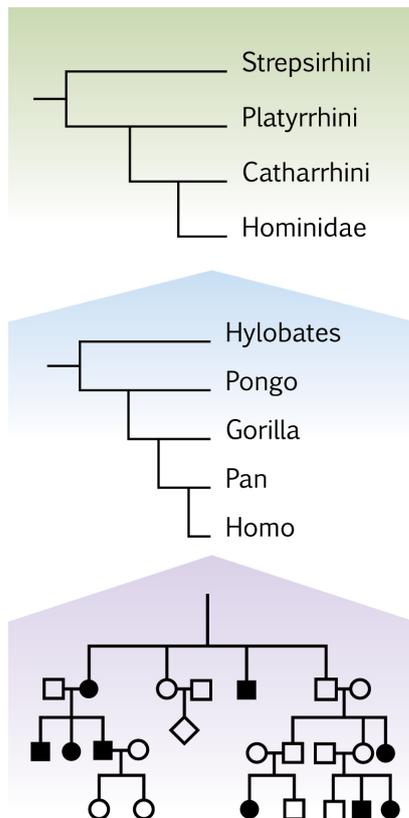


Figura 1 - Processos micro e macro evolutivos estão intimamente ligados, um como extrapolação do outro. Ao submeter uma árvore filogenética (e.g. filogenia da Ordem Primata) a um aumento de resolução em última análise chega-se a uma relação de *pedigree* (heredograma). Adaptado de Avise e colaboradores (1987).

Estes trabalhos pioneiros e o surgimento da filogeografia como disciplina trouxeram o aspecto revolucionário de utilizar conceitos filogenéticos ao nível intraespecífico, introduzindo a noção não ortodoxa de considerar os indivíduos de uma espécie como unidades taxonômicas operacionais (*Operational Taxonomic Units*—OTUs) em análises de genética de populações. Os trabalhos pioneiros de genética de populações utilizavam-se principalmente alozimas como marcadores de fluxo gênico (marcadores com baixa resolução e sem informação filogenética). As unidades para análise (OTUs, que nesse caso eram chamados de demes ou populações) eram sempre definidas *a priori*, geralmente por sua localidade geográfica. Após a análise dos dados coletados, tais unidades poderiam ou não ser confirmadas através da comparação de frequências alélicas utilizando abordagens estatísticas, extremamente sensíveis a erros de amostragem. A partir do momento que é possível recuperar a história evolutiva de determinados marcadores em indivíduos amostrados, não há necessidade de elaboração de premissas sobre a história das populações - que passam a ser definidas *a posteriori*, depois da reconstrução filogenética. Além disso, o alto grau de resolução apresentado por sequências de DNA torna possível descartar preocupações exageradas quanto aos erros de amostragem, tão frequentes em estudos anteriores.

Abordagem filogeográfica

A abordagem filogeográfica clássica consiste em sobrepor uma genealogia ao mapa de distribuição das amostras analisadas a fim de encontrar (ou não) concordância entre as linhagens e sua distribuição no espaço. Avise e colaboradores (1987) utilizavam as seguintes premissas na formulação de estudos filogeográficos: (1) a maior parte das espécies é composta de populações geograficamente estruturadas cujos membros ocupam ramos distintos em uma genealogia; (2) espécies que possuem pouca ou nenhuma estrutura filogeográfica possuem hábitos que incluem dispersão de indivíduos ou grupos e ocupam áreas onde não existem barreiras físicas conspícuas que impeçam o fluxo gênico; e (3) grupos intraespecíficos monofiléticos separados por grandes distâncias genéticas surgem de persistentes barreiras ao fluxo gênico.

Avise e colaboradores (1987), com base nos estudos publicados até então, resumiram os

possíveis padrões filogeográficos que podem ser encontrados ao se estudar organismos. São basicamente cinco padrões resultantes da combinação de dois fatores: a magnitude da divergência genética encontrada entre as linhagens e o grau de localização (ou circunscrição) geográfica das mesmas. Os diferentes padrões estão representados na Figura 2.

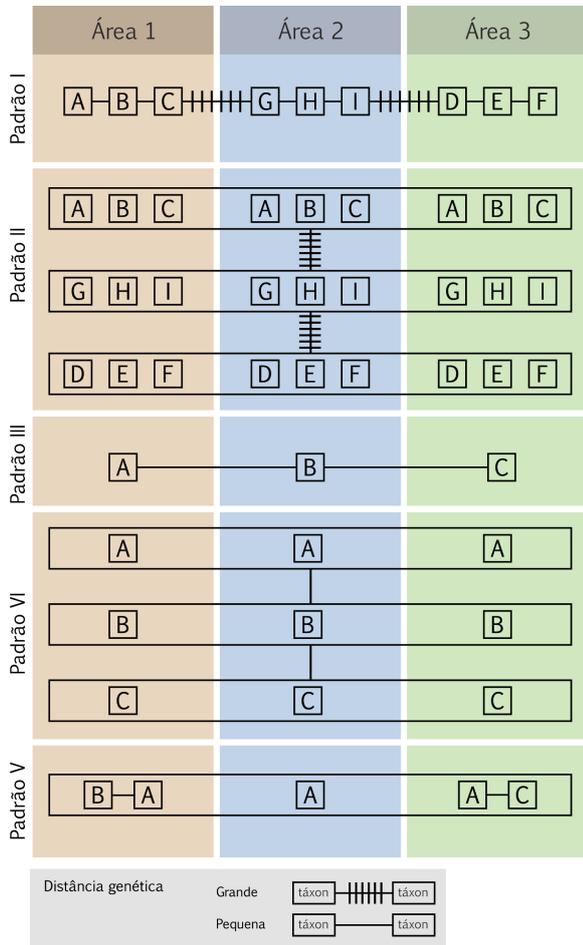


Figura 2 – Representação dos cinco padrões filogeográficos descritos por Avise (2000) demonstrando a relação entre distância genética e distribuição geográfica das linhagens genéticas. *Adaptado de Avise (2000).*

As premissas utilizadas para definir os cinco padrões filogeográficos básicos são bastante simples. A vicariância e isolamento geográfico geram diferenciação genética entre populações ou espécies em marcadores genéticos, seja por ação de seleção ou por deriva genética, mutação e sorteio de linhagens. Se o tempo de isolamento for longo suficiente, as demes (populações) apresentarão monofiletismo recíproco. Se o tempo de separação for longo, os clados identificados estarão separados por uma alta divergência genética (padrão tipo I); se for re-

lativamente recente, a divergência genética será baixa (padrão tipo III). Quando ocorre contato secundário entre duas populações que permaneceram isoladas no passado, é possível encontrar linhagens divergentes ocupando a mesma área geográfica (padrão tipo II). Quando não existem barreiras para o fluxo gênico, que ocorre indiscriminadamente ao longo da área de ocorrência da espécie, este possui um efeito homogeneizante que impede o surgimento de linhagens divergentes geograficamente estruturadas (padrão tipo IV). Em alguns casos do padrão IV, existem linhagens que possuem ocorrência restrita como consequência de baixo fluxo gênico contemporâneo entre populações historicamente ligadas (padrão tipo V) (ver Avise, 2000 para exemplos).

Os estudos pioneiros em filogeografia demonstraram que as premissas levantadas na publicação original de 1987 eram uma aproximação válida: organismos de baixa vagilidade, como roedores, invariavelmente eram formados por populações altamente divergentes e geograficamente distintas, enquanto espécies com alto potencial de dispersão (como aves e organismos marinhos) comumente apresentavam ausência de estruturação geográfica (padrão IV).

No Brasil, muitos estudos foram realizados na década de 90 na Amazônia, com intuito de avaliar as diferentes hipóteses históricas criadas para explicar a grande diversidade encontrada neste bioma, como as hipóteses de rios como barreiras, refúgios e gradientes ecológicos. Durante esses anos, que surgiu a necessidade de refinar e incrementar as análises filogeográficas, uma vez que sobrepor árvores de genes em mapas não era uma abordagem capaz de discriminar entre os diferentes processos históricos que podem gerar o mesmo padrão filogenético observado (ver Patton e da Silva, 1998). A partir do final dos anos 90, os estudos filogeográficos passaram a empregar múltiplos marcadores com diferentes características (DNAmt, DNA nuclear e dados morfológicos). Estudos como estes foram capazes de demonstrar filopatria (permanência durante toda a vida na localidade de nascimento) de fêmeas e dispersão de machos (Castella e col., 2001), correlação entre clados filogeográficos e morfologia associada a história natural (Miller-Butterworth e col., 2003) e diferenças em introgressão entre diferentes marcadores moleculares (Melo-Ferreira e col., 2005). A partir dos anos 2000, finalmente pas-

sou a ocorrer a integração entre a filogeografia comparativa e a teoria da coalescência, mais uma vez impulsionadas por avanços tecnológicos que permitiram a implementação de análises coalescentes em computadores com alta capacidade de processamento. O coalescente (ou teoria da coalescência) engloba uma coleção de tratamentos matemáticos formais às relações de ancestralidade e descendência a partir de uma amostragem e é considerado o maior avanço em genética de populações dos últimos 20 anos (Nordborg, 2001). A partir da integração entre a filogeografia e o coalescente os trabalhos empíricos desta última disciplina tornaram-se mais complexos e capazes de discriminar estatisticamente diferentes cenários históricos capazes de gerar estrutura geográfica em atributos genéticos.

A filogeografia é um campo que não para de crescer e ampliar sua característica multidisciplinar. Como na época do surgimento da disciplina, seu desenvolvimento está intimamente ligado aos avanços tecnológicos e metodológicos da ciência com um todo, que permitem a formação de conjuntos de dados cada vez mais complexos, passando de estudos que se utilizavam somente de DNAm há 10 anos atrás para a era da genômica. Estudos filogeográficos realizados hoje contam não só com as abordagens filogenéticas e de genética de populações clássicas, mas também com sofisticados métodos de inferência em demografia histórica baseados e abordagens matemáticas e estatísticas da teoria da coalescência, simulações de complexos cenários demográficos históricos associados a modelagem de nichos paleoclimáticos e ferramentas computacionais cada vez mais eficientes.

Estudos filogeográficos no Brasi: Estado da arte, desafios e perspectivas

Logo após o termo filogeografia ser cunhado através da publicação clássica de 1987, rapidamente um grande número de pesquisadores adotaram a disciplina, que cresceu exponencialmente na comunidade científica, merecendo um número especial e exclusivo da revista *Molecular Ecology* em 1998 (número 7, volume 4). De 1987 a 2009, conforme dados disponíveis no *ISI Web of Science*SM, 4.376 artigos que apresentam a palavra "filogeografia" (ou sua derivação, "filogeográfico") em seu título, resumo ou palavras-chaves foram publicados (Figura 3). Os estudos publicados abrangem represen-

tantes dos cinco reinos conhecidos, incluindo também os vírus. Constatou-se também que houve um aumento muito grande de publicações na última década, saltando de 97 em 1999 para 1126 em 2008 e primeiro semestre de 2009. Este recente progresso na área é fruto não só do aumento do interesse da comunidade científica mas também de uma melhor compreensão de processos e padrões de distribuição dos organismos aliada a novos métodos, técnicas, genomas disponíveis e computadores mais potentes (revisado em Beheregaray, 2008 e Avise, 2009).

Todavia, o número de publicações abordando a filogeografia de organismos Neotropicais quando comparados com os dados acima citados é pouco expressivo (Figura 3). Paradoxalmente, a região Neotropical é conhecida por sua megadiversidade, uma vez que estima-se que 14% da biota mundial é encontrada apenas no Brasil (Lewinsohn e Prado, 2005). Somente em 1996, quase dez anos depois do artigo clássico de Avise e colaboradores, foi publicado o primeiro estudo filogeográfico em organismos sul americanos (revisão em Patton e da Silva, 1998). Desde então (1996-2009), apenas outros 236 artigos foram publicados. Uma das possíveis explicações para este fato é que muitos táxons Neotropicais permanecem pouco definidos do ponto de vista taxonômico, filogenético, geográfico e em muitos casos dos aspectos mais básicos de sua história natural. Associado a este fato, têm-se o problema do baixo número de sistematias, em vários grupos de organismos, limitando assim um refinamento melhor dos modelos a serem estudados.

Ao decompor a produção científica no país no nível de grupos taxonômicos, os metazoários tem o maior número de trabalhos publicados (185), com destaque para a produção em vertebrados terrestres (58%), seguida dos invertebrados terrestres, vertebrados aquáticos, invertebrados aquáticos e invertebrados parasitas, com 18%, 14%, 7% e 3%, respectivamente. Observa-se que os vertebrados terrestres representam o grupo taxonômico com maior número de publicações. Esta desigualdade pode ser explicada em parte pelo fato de que os primeiros modelos estudados em filogeografia foram vertebrados terrestres, onde grande parte dos padrões, processos e protocolos foram fundamentados. Justifica-se, então, a replicação de trabalhos filogeográficos utilizando-se estes organismos como modelo para a fauna Neotropical; além disso, os estudos realizados nos Neo-

tropicais eram realizados pelos mesmos grupos pioneiros nos EUA.

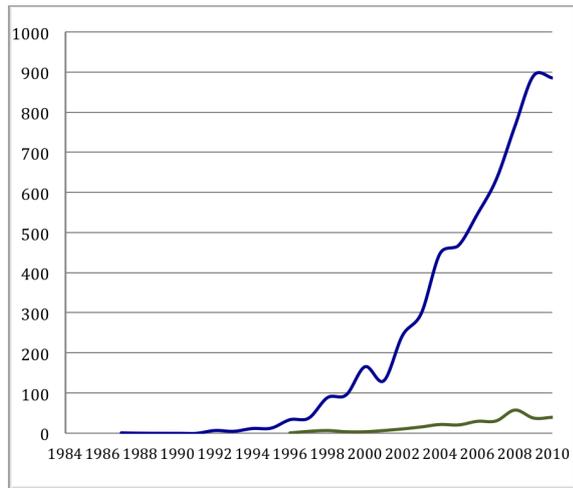


Figura 3 – Gráfico representando número de publicações em filogeografia para região Neotropical (linha vermelha) e para o mundo (linha verde). Adaptado de Martins e Domingues (2011).

O singular aumento de publicações nos últimos dez anos (um salto de quatro para 39 publicações de 1998 a 2008) também pode ser justificado, a partir da informação de que somente na última década, pesquisadores brasileiros dedicados a estudos filogeográficos, oriundos de laboratórios no exterior onde obtiveram seu doutorado, estão formando a primeira geração de pesquisadores em instituições brasileiras focados em estudar a fauna Sul Americana. As possibilidades para estudos filogeográficos no Brasil são muitas: além do desequilíbrio já citado (que se traduz em uma carência de estudo filogeográficos em invertebrados), os estudos de filogeografia no Brasil também são enviesados quando o assunto é a área estudada. Os primeiros estudos publicados com a fauna brasileira focaram-se no bioma Amazônia, e muitos dos estudos publicados até hoje tratam da fauna deste bioma. Nos últimos anos, a maior parte das publicações tem sido realizada com a fauna da Mata Atlântica, um dos biomas mais ameaçados do planeta. Outras formações vegetais brasileiras como o Cerrado, a Caatinga, o Pantanal e os campos sulinos permanecem virtualmente sem estudos filogeográficos e, numa escala maior, carentes de estudos biogeográficos.

Espera-se que o número de artigos publicados venha a aumentar nos próximos anos, a partir da contribuição das novas gerações de pesquisadores interessados pela compreensão da evolução espacial das biotas pela realização de estudos filogeográficos.

Agradecimentos

Agradecemos ao Professor Silvio Nihei pelo convite feito a nós pra escrever este texto, e a Leon Franciatto e Mariana V. Siqueira pelas figuras. Agradecemos também a dois revisores anônimos pelas sugestões

Bibliografia

- Avise, J. C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Avise, J.C. (2009). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36, 3–15.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. (1987). Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between Population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489-522.
- Avise, J. C., Giblin-Davidson, C., Laerm, J., Patton J.C., Lansman R.A. (1979). Mitochondrial DNA evolution clones and matriarchal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher, *Geomys pinetis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 76, 6694–6698.
- Beharar, L.B. (2008). Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology* 17, 3754–3774.
- Brown, W.M., e Wright, J.M. (1975). Mitochondrial DNA and the origin of parthenogenesis in whiptail lizards (*Cnemidophorus*). *Herpetological review* 6, 70-71.
- Castella, V., Ruedi M., Excoffier, L. (2001). Contrasted patterns of mitochondrial and nuclear structure among nursery colonies of the bat *Myotis myotis*. *Journal of Evolutionary Biology* 14, 708-720.
- Lewinsohn, T. M. e Prado, P. I. (2005). Quantas espécies há no Brasil? Belo Horizonte: *Megadiversidade* 1, 36–42.
- Martins, F.M., e Domingues, M.V. Filogeografia. Em Carvalho, C.J.B., Almeida E.A.B. (Eds). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. São Paulo: Editora Roca.
- Miller-Butterworth, C.M., Jacobs, D.S., Harley, E.H. (2003). *Technol.* 34, 4294–4300 (2000). Strong population substructure is correlated with morphology and ecology in a migratory bat. *Nature* 424, 187-191
- Melo-Ferreira, J., Boursot, P., Suchentrunk, F., Ferrand, N., Alves, P.C. (2005). Invasion from the cold past: extensive introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into three other hare species in northern Iberia. *Molecular Ecology* 14, 2459-2464.
- Nordborg, M. (2001). Coalecent theory. In Balding, D., Cannings, C., Bishop, M. (Eds). *Handbook of Statistical Genetics*. West Sussex, England: John Wiley & Sons.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F. (1998). Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. In Berlocher, S., Howard, D. (Eds) *Endless forms: Species and speciation*. New York: Oxford University Press, 202–213.

Filogeografia da Mata Atlântica

Phylogeography of the Atlantic Forest

Henrique Batalha Filho, Cristina Yumi Miyaki

Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. A filogeografia procura entender os princípios e os processos que governam a distribuição geográfica de linhagens intra-específicas ou de espécies próximas, baseada na distribuição espacial de genealogias gênicas. Estudos filogeográficos de alguns organismos da Mata Atlântica (MA) publicados até o momento têm apontado para a existência de três principais descontinuidades filogeográficas associadas às glaciações e atividades neo-tectônicas ocorridas no Quaternário. Entretanto, ainda é necessário agregar mais estudos filogeográficos de organismos desse bioma para ser possível traçar uma hipótese sobre a diversificação que gerou a diversidade na MA.

Palavras-chave. *Mata Atlântica, filogeografia, Quaternário.*

Abstract. Phylogeography aims to understand the principles and processes governing the geographic distribution of intra-specific or closely related species' lineages, based on the spatial distribution of gene genealogies. Some phylogeographic studies of Atlantic Forest (AF) organisms revealed three main phylogeographic discontinuities occurring in different organisms associated to glaciations and neo-tectonic activities during the Quaternary. However, it is still necessary to study more organisms from this biome to build a hypothesis on dynamics of diversification that generated the diversity in the AF.

Key words. *Atlantic Forest, phylogeography, Quaternary.*

Contato do autor:
rickbio@hotmail.com

Apoio: FAPESP, CNPq, CAPES

Recebido 03set10

Aceito 15dez10

Publicado 07nov11

Mata Atlântica: extensão e biodiversidade

A Mata Atlântica (MA) é um dos principais biomas do Brasil e se estende por toda porção leste do território brasileiro, incluído ainda Misiones na Argentina e o leste do Paraguai (Galindo-Leal e Câmara, 2005). Ela não faz fronteira com os outros biomas florestados da América do Sul e está circundada pela diagonal seca da América do Sul que é formada pelos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, tornando a MA uma ilha florestada na porção leste do continente sul americano (Ab'Saber, 1977).

Sua extensão original era de aproximadamente 1.360.000 km², sendo 70% de sua cobertura de formações florestais arbóreas densas e o restante, áreas abertas e campos (Rizzini, 1997; MMA, 2002). A MA é uma das 25 áreas de maior biodiversidade (no inglês, *biodiversity hotspots*) reconhecidas no mundo (Myers e col., 2000) e abriga mais de 60% de todas as espécies terrestres do planeta (Galindo-Leal e Câmara, 2005).

Entretanto, a despeito desta diversidade, esse bioma vem sendo devastado desde a chegada dos primeiros europeus na costa brasileira por volta dos anos 1500. Atualmente a MA está reduzida a menos de 8% de sua extensão origi-

nal, sendo representada por fragmentos dispersos ao longo da costa brasileira, no interior da região Sul e da Sudeste, no sul dos estados de Goiás e de Mato Grosso do Sul, no interior dos estados do Nordeste e em Misiones na Argentina (MMA, 2002; Galindo-Leal e Câmara, 2005).

Atualmente a MA está entre os biomas mais ameaçados do mundo, e essa perda da biodiversidade pode trazer consequências danosas, tais como as perdas de ecossistemas, de populações, de variabilidade genética, de espécies e dos processos evolutivos que mantêm a biodiversidade (Galindo-Leal e Câmara, 2005). Estima-se que nos últimos 400 anos cerca de 250 espécies de aves, mamíferos, répteis e anfíbios foram extintas (Galindo-Leal e col., 2005).

Filogeografia: conceito e aplicações

A Biogeografia é uma ciência que procura entender a distribuição geográfica dos organismos, tanto no passado como no presente, e que padrões e processos ocorridos na Terra estão relacionados à biodiversidade que observamos atualmente (Brown e Lomolino, 2006). Com o advento das metodologias de Biologia Molecular surgiu um novo ramo da Biogeografia, a

Filogeografia.

O termo Filogeografia foi cunhado por Avise e col. (1987), e tem como objetivo entender os princípios e processos que governam a distribuição geográfica das linhagens intra-específicas ou de espécies próximas, baseada na distribuição espacial de genealogias gênicas (Avise, 2000). Nos últimos 10 anos essa área de investigação cresceu muito devido ao desenvolvimento de novos métodos de sequenciamento de DNA e consequente diminuição dos custos relacionados a essa metodologia. O marcador molecular inicial escolhido para os estudos filogeográficos de animais foi o DNA mitocondrial, pois possui algumas características que o torna mais adequado para o estudo, tais como ser herdado maternalmente, ser haplóide, não apresentar recombinação significativa, evoluir rapidamente e ser de fácil extração (Avise e col., 1987). Em plantas, os estudos filogeográficos têm focado no DNA de cloroplasto (Avise, 2008). Entretanto, existem alguns problemas ao uso de apenas um tipo de marcador molecular, pois a hipótese da história pode refletir somente a história do determinado marcador, e não a história dos organismos (Edwards e Beerli, 2000). Assim, diferentes marcadores podem resultar em genealogias diferentes e no caso dos estudos filogeográficos, como são diversificações recentes essa discordância entre marcadores é ainda mais expressiva.

Surgiu então a filogeografia multilocos com o intuito de tentar diminuir o efeito da estocasticidade de genealogias gênicas (revisado por Brito e Edwards, 2009). Essa abordagem utiliza vários marcadores dispersos ao longo do genoma nuclear e baseia-se em abordagens coalescentes complexas (Kuhner, 2009). Porém, existem alguns problemas associados ao DNA nuclear que podem atrapalhar as estimativas, tais como, altas taxas de recombinação (a recombinação gera haplótipos misturados e isso prejudica a análise das assinaturas demográficas históricas), genes parálogos (genes duplicados no genoma que tornam mais difícil estabelecer a homologia de genes de espécies diferentes), baixa taxa de mutação em comparação com o DNA mitocondrial e ainda um fenômeno conhecido como *incomplete lineage sorting*. Uma interpretação deste último fenômeno é que diferentes locos no genoma apresentam suas idiosincrasias associadas à taxa de mutação, ao tamanho efetivo populacional e a pressões seletivas, e isso resulta no fato de que alguns genes

refletem melhor a separação entre os organismos e outros não. Contudo, apesar destes problemas a filogeografia multilocos é considerada a mais adequada na reconstrução da história evolutiva das espécies, uma vez que ela permite recuperar diversas informações históricas e demográficas pelo acesso a um grande número de marcadores.

A filogeografia tem uma grande importância na genética da conservação, pois ela permite identificar populações geneticamente diferenciadas que podem ser consideradas unidades evolutivas (no inglês, *evolutionary significant units*, ESUs; Avise, 2000). Nesse sentido, as ESUs podem auxiliar na indicação de áreas para estabelecimento de unidades de conservação. Dados de estudos filogeográficos também podem ser utilizados para inferir a história geológica da terra, e complementar estudos de paleontologia e sistemática, criando assim, uma ponte entre as inferências micro e macro-evolutivas (Avise, 2008).

O estado da arte da filogeografia da Mata Atlântica

Poucos estudos filogeográficos de organismos da MA foram realizados até o momento, e por isso ainda não é possível levantar um padrão geral. Porém, estes estudos apontam para a existência de descontinuidades filogeográficas recorrentes para diferentes grupos de organismos tais como: abelhas (Batalha-Filho e col., 2010), anfíbios (Carnaval e col., 2009; Thomé e col., 2010), répteis (Pellegrino e col., 2005; Graziotin e col., 2006), aves (Cabanne e col., 2007, 2008), morcegos (Martins e col., 2009) e plantas (Ribeiro e col., 2010). A figura 1 mostra a localização geográfica aproximada das três principais descontinuidades filogeográficas observadas na MA recorrentes em diferentes táxons.

A principal hipótese de diversificação utilizada por estes estudos para explicar as descontinuidades observadas foi a teoria dos refúgios florestais (Haffer, 1969; Vanzolini e Williams, 1970; Brown e Ab'Sáber, 1979). Segundo a teoria, os refúgios são ilhas de florestas densas úmidas isoladas por vegetação aberta. Essas florestas úmidas se retraíam durante os períodos de máximo glacial (formando os refúgios) e se expandiriam durante os períodos mais quentes (períodos interglaciais), enquanto as áreas de vegetação aberta se comportavam de maneira contrária. Como os períodos seriam cíclicos,

a expansão e a retração da vegetação também seriam cíclicas. Assim, espécies dependentes de ambientes florestais teriam acompanhado esses ciclos de retração e expansão das florestas durante o Pleistoceno, fazendo com que populações associadas a diferentes refúgios se diversificassem de maneira alopátrica caso o tempo de isolamento tenha sido suficiente para acumular diferenças entre elas.

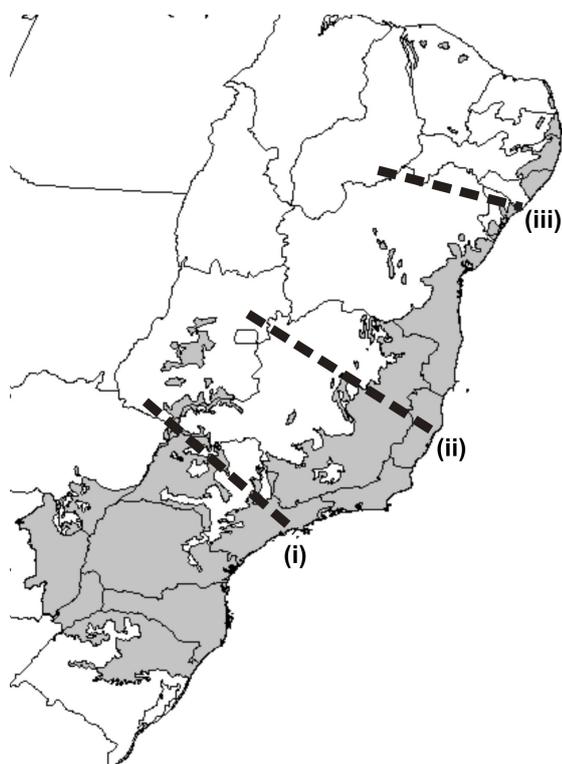


Figura 1. Localização geográfica aproximada das principais descontinuidades filogeográficas na Mata Atlântica. Em cinza a área original da Mata Atlântica. As linhas pontilhadas representam as descontinuidades. Descontinuidade (i) observada por Grazziotin e col. (2006), Cabanne e col. (2007, 2008), Carnaval e col. (2009), Martins e col. (2009), Batalha-Filho e col. (2010) e Thomé e col. (2010). Descontinuidade (ii) observada por Cabanne e col. (2007, 2008), Carnaval e col. (2009) e Thomé e col. (2010). Descontinuidade (iii) observada por Cabanne e col. (2008) e Carnaval e col. (2009).

Carnaval e Moritz (2008) realizaram um estudo com modelagem paleoclimática do último máximo glacial para a MA (21 mil anos atrás) e revelaram a existência de putativos refúgios florestais pleistocênicos no corredor central da MA (Bahia) e no Pernambuco. Os autores ainda mostraram a provável existência de uma região florestada instável em São Paulo durante o final do Pleistoceno. Entretanto, os autores não incorporaram no modelo diferenças no gradiente altitudinal, o que possivelmente resultou na ausência de áreas florestadas estáveis ao sul da

MA. A localização dessas possíveis zonas de estabilidade florestal durante o último máximo glacial (refúgios) é congruente com a distribuição geográfica de linhagens genéticas de estudos filogeográficos de pássaros e de anfíbios (Cabanne e col., 2007, 2008; Carnaval e col., 2009). Entretanto, no estudo filogeográfico de uma serpente da MA a data estimada do evento vicariante foi mais antiga que o último máximo glacial (Plioceno; Grazziotin e col., 2006). Há ainda outros trabalhos em que a hipótese de diversificação por neo-tectonismo foi evocada para explicar os resultados (Batalha-Filho e col., 2010; Thomé e col., 2010). Finalmente há exemplos de aves sem estrutura genética populacional (Batalha-Filho e Miyaki, com. pess.) e com diferenciação genética mais antiga que o Pleistoceno (Amaral e col, com. pess.).

De acordo com Moritz e col. (2000) a existência, a localização e o tamanho dos refúgios ecológicos durante os máximos glaciais são dependentes das tolerâncias ecológicas e ambientais de cada espécie. Ou seja, embora existam espécies que possuam distribuições geográficas bastante similares, o efeito dos ciclos glaciais e de outros fatores depende do nicho ecológico em que cada táxon está inserido. Portanto, a interpretação dos dados filogeográficos depende da existência de informações sobre a biologia dos organismos.

Assim, podemos concluir que o entendimento da história evolutiva da MA não é uma tarefa simples, e que possivelmente deve existir vários padrões de diversificação. Deste modo, somente com a compilação de um grande número de estudos filogeográficos detalhados utilizando-se diferentes táxons será possível hipotetizar a dinâmica de diversificação que gerou a grande diversidade neste bioma.

Agradecimentos

Agradecemos ao professor Silvio S. Nihei pelo convite para submeter a presente revisão. Também somos gratos aos dois revisores: Felipe M. Martins e Leopoldo F. B. Marchelli pelos comentários. Agradecemos a FAPESP, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro. HBF agradece a FAPESP pela concessão da bolsa de doutorado.

Contribuição dos autores

Redação do artigo: Henrique Batalha Filho e Cristina Yumi Miyaki. Figuras: Henrique Batalha Filho.

Bibliografia

- Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 53, 1-23.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A. e Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489-522.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Cambridge: Harvard University Press.
- Avise, J.C. (2008). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36, 3-15.
- Batalha-Filho, H., Waldschmidt, A. M., Campos, L. A. O., Tavares, M. G. e Fernandes-Salomão, T. M. (2010). Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, 534-547.
- Brito, P. H. e Edwards, S. V. (2009). Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica* 135, 439-455.
- Brown, K.S. e Ab'Sáber, A. N. (1979). Ice – ages forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological, and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas* 5, 1-30.
- Brown, J. H. e Lomolino, M. V. (2006). *Biogeografia*. 2ª ed. Trad: Iulo Feliciano Afonso. Ribeirão Preto: FUNPEC Editora.
- Cabanne, G. S., Santos, F. R. e Miyaki, C. Y. (2007). Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 73-84.
- Cabanne, G. S., d'Horta, F. M., Sari, E. H. R., Santos, F. R. e Miyaki, C. Y. (2008). Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 760-773.
- Carnaval, A. C. e Moritz, C. (2008). Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35, 1187-1201.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. e Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323, 785-789.
- Edwards, S. V. e Beerli, P. (2000). Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution* 54, 1839-1854.
- Galindo-Leal, C. e Câmara, I. G. (2005). Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. Capítulo 1. In: Galindo-Leal, C. e Câmara, I.G. (Eds). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*. Belo Horizonte: Conservação Internacional, 3-11 pp.
- Galindo-Leal, C., Jacobsen, T. R., Langhammer, P. F. e Olivieri, S. (2005). Estado dos hotspots: a dinâmica da perda de biodiversidade. Capítulo 2. In: Galindo-Leal, C. e Câmara, I. G. (Eds). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*. Belo Horizonte: Conservação Internacional, 12-23 pp.
- Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. e Bonatto, S. L. (2006). Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology* 15, 3969-3982.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- Kuhner, M. K. (2009). Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 86-93.
- Martins, F. M., Templeton, A. R., Pavan, A. C. O., Kohlbach, B. C. e Morgante, J. S. (2009). Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology* 9, 294.
- MMA. (2002). Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias Para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição dos Benefícios da Biodiversidade nos Biomas Brasileiros. Brasília: MMA/SBF.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. e Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 533-563.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. e Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y. e Sites, J. W. (2005). Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 13-26.
- Ribeiro, R. A., Lemos-Filho, J. P., Ramos, A. C. S. e Lovato, M. B. (2010). Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity* 1-12.
- Rizzini, C. T. (1997). *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Rio de Janeiro: Editora Âmbito Cultural.
- Thomé, M. T. C., Zamudio, K. R., Giovanelli, J. G. R., Haddad, C. F. B., Baldissera Jr., F. A. e Alexandrino, J. M. B. (2010). Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 1018-1031.
- Vanzolini, P. E. e Williams, E. E. (1970). South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: Iguanidae). *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 19, 1-298.

Padrões de distribuição da biodiversidade Amazônica: um ponto de vista evolutivo

Distributional patterns of amazon biodiversity: an evolutionary point of view

Kirstern Lica Follmann Haseyama, Claudio José Barros de Carvalho

Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná Brasil

Resumo. Na região amazônica diversas hipóteses têm sido publicadas para explicar a origem da biodiversidade local. Estas hipóteses possuem como consequência interpretações de diferentes tempos de divergência das linhagens e diferentes padrões de distribuição. Neste artigo, são revistos, brevemente, alguns conceitos biogeográficos relacionados aos padrões de distribuição e as principais hipóteses que visam explicar a biodiversidade amazônica. No final são exemplificados estudos de casos de diferentes grupos de seres vivos.

Palavras-chave. *Biogeografia, especiação, evolução.*

Abstract. In the Amazonian region, many theories have been published to explain the origin of local biodiversity. These theories have, as consequences, different divergence times between the lineages and different distributional patterns. In this article, we briefly review some biogeographical concepts related to distributional patterns, as well as the main theories that attempt to explain Amazonian biodiversity. Finally, case studies of different living organisms groups are presented.

Key words. *Biogeography, speciation, evolution.*

Contato do autor:

licahaseyama@yahoo.com.br

Apoio: CNPq

Recebido 12set10

Aceito 08mai11

Publicado 07nov11

Padrões: para que servem?

O reconhecimento de leis gerais é uma atividade inerente à ciência. Sem elas, a ciência perderia seu potencial preditivo e se tornaria apenas descritiva (Cervo e Bervian, 1983). Dentro da biogeografia, a ideia de que a distribuição da biota não é dada ao acaso, mas que seguiria padrões gerais deu origem à própria disciplina em trabalhos de Buffon, de Candolle, Humboldt e Linnaeus, entre a primeira metade do século XVIII e o início do século seguinte (Briggs e Humphries, 2004). Posteriormente, com a publicação dos trabalhos de Darwin e Wallace (1858) e o livro "A origem das espécies" (Darwin, 1859) a distribuição dos seres vivos passou a ser vista como evolutivamente significativa, pois estaria ligada à distribuição de seus ancestrais e à especiação pelo isolamento reprodutivo (Briggs e Humphries, 2004).

Portanto, não só a distribuição geográfica, como também a história evolutiva dos grupos, são atualmente utilizadas na procura por pa-

drões de distribuição dos organismos. Resumidamente, eles podem ser entendidos como distribuições geográficas repetitivas, e não formadas ao acaso, de táxons (família, gênero, espécie, etc.) ou linhagens (táxon ou população) relacionados por parentesco (Morrone, 2009). Assim, é adequado utilizar não só dados de distribuição como também as filogenias de diferentes táxons para a procura de padrões, pois são elas que oferecem a informação de parentesco.

A explicação mais comum (e, mais parcimoniosa) para a coincidência de padrões é que os ancestrais destes diferentes táxons estariam distribuídos por uma mesma área, que foi modificada pela formação ou quebra de barreiras (figura 1A), gerando então uma congruência de padrões filogenéticos e espaciais. No entanto, Donoghue e Moore (2003) mudaram esta perspectiva quando resgataram os conceitos de pseudo-congruência e pseudo-incongruência. A pseudo-congruência é uma congruência espacial e filogenética que não foi criada pelo

mesmo evento ou pela mesma série de eventos (por exemplo, formação e quebra de barreiras). Já a pseudo-incongruência é o caso oposto: os táxons foram sujeitos aos mesmos eventos, no entanto, o padrão está mascarado pelo fato de que diferentes organismos podem responder de formas diferentes aos mesmos eventos (por exemplo, uma espécie pode responder à formação de uma barreira dando origem a duas espécies descendentes; uma segunda espécie que ocupava a mesma área pode não sofrer especiação e ocupar as duas novas áreas; há ainda a possibilidade de extinção de alguma das espécies) (figuras 1B e 1C). A tônica destes dois conceitos está na congruência temporal, que até então era pouco utilizada, entre outros motivos, pela dificuldade em se construir hipóteses a respeito da idade absoluta dos táxons.

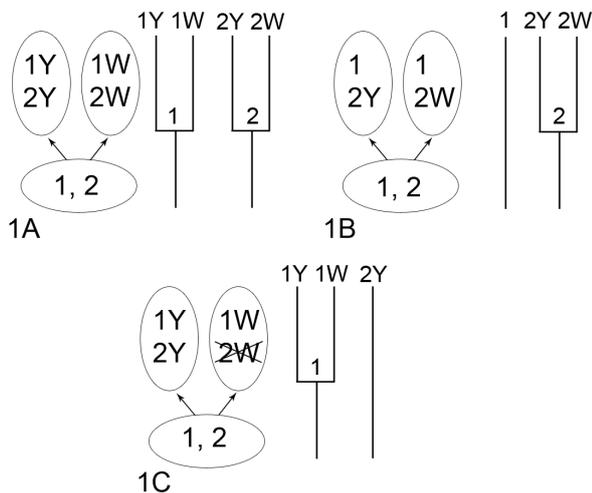


Figura 1 – Possíveis efeitos da formação de barreiras e os padrões filogenéticos resultantes. A. Congruência: as espécies ancestrais 1 e 2 respondem ao evento de vicariância com especiação. B. espécie ancestral 1 não sofre especiação e passa a ocupar as duas novas áreas, enquanto a 2 sofre especiação. C. a espécie 2W se extingue.

Dados de distribuição, filogenias, dados fósseis e geológicos eram as únicas informações disponíveis para testar os padrões. Nos últimos anos, no entanto, este quadro vem mudando. A crescente facilidade na obtenção de dados moleculares e a publicação de diversos programas computacionais têm permitido a datação molecular de diferentes táxons. A datação molecular é um processo através do qual as mudanças nas sequências de aminoácidos da cadeia de DNA são contadas em táxons proximamente relacionados. Estas mudanças são então utilizadas em conjunto com outros dados, como idades de

fósseis pertencentes a esses táxons ou a grupos proximamente relacionados, para prover idades mínimas para os organismos estudados. Este é um ponto importante: são idades mínimas e não idades absolutas ou máximas (Heads, 2005). A técnica ainda causa polêmica, sendo duramente criticada por alguns autores (por exemplo, Pulquério e Nichols, 2007) e aceita por outros como uma importante ferramenta para estudos biogeográficos (por exemplo, de Queiroz, 2005).

Todas estas mudanças conceituais e novas técnicas afetaram as abordagens nas pesquisas biogeográficas, e conseqüentemente o modo como os padrões amazônicos são entendidos.

Padrões amazônicos: quais foram seus eventos geradores?

Existem diversas hipóteses a respeito da origem dos padrões e da biodiversidade amazônica (Bush, 1994). Dentro do escopo deste trabalho, serão sumariadas apenas três.

Darwin (1859) enfatizou o papel das barreiras na formação de biotas distintas em regiões próximas. Elas impediriam a migração, gerando novas espécies e confinando táxons em determinadas regiões. Em se tratando mais especificamente da região amazônica, as barreiras são principalmente os grandes rios. O papel destes na formação da biodiversidade local foi pela primeira vez salientado por Wallace (1852), em seu estudo sobre os primatas da região. O autor observou que diferentes espécies de macacos estavam confinadas nas diferentes áreas isoladas pelos afluentes do rio Amazonas. Ressaltou ainda que estas barreiras seriam efetivas não apenas para primatas, mas também para aves e insetos. Esta hipótese foi desenvolvida e ficou posteriormente conhecida como teoria das barreiras fluviais. Darwin e Wallace viam a dispersão sobre tais barreiras como o principal evento responsável pela especiação. Apenas muitos anos mais tarde, com os trabalhos de Croizat (1958) e Nelson e Platnick (1981), a vicariância, ou seja, a formação de uma barreira separando um táxon que pode vir a divergir em duas linhagens (figura 1A), começou a ser entendida como o evento responsável por impedir o fluxo gênico e levar a especiação (Amorim e Pires, 1996).

Uma hipótese alternativa à das barreiras fluviais foi publicada por Haffer (1969) e ficou conhecida como teoria dos refúgios. De acordo

com ela, períodos secos durante o Pleistoceno (2,6 - 0,01 MA) e pós-Pleistoceno (0,01 MA ao presente) teriam dividido a floresta Amazônica em porções isoladas (refúgios), as quais foram unidas novamente em períodos mais úmidos. As barreiras, no caso, seriam cinturões de áreas secas que impediriam a migração de espécies típicas das regiões úmidas. Este ciclo teria ocorrido diversas vezes durante o quaternário (2,6 MA ao presente) permitindo a especiação rápida da fauna terrestre. Os refúgios seriam coincidentes com áreas de maior pluviosidade atualmente.

Uma terceira alternativa é teoria das incursões marinhas. Ela foi criada com base em evidências geológicas e paleontológicas de que eventos tectônicos e a elevação do nível dos oceanos ocorreram pela última vez ao menos em duas ocasiões no Mioceno (uma entre 15-13 MA e outra mais recente, a cerca de 10 MA). Estes eventos fizeram com que as águas salgadas invadissem a bacia amazônica e a fauna e a flora ficassem restritas às regiões mais altas, ou seja, a região andina, o escudo das Guianas e o escudo Brasileiro (Roddaz e col., 2010).

Testando as hipóteses

Cracraft (1985) utilizou dados de distribuição de aves para estabelecer áreas de endemismo na Amazônia, que correspondiam, aproximadamente, a subdivisões das áreas de Wallace (1852). Áreas de endemismo podem ser definidas de acordo com muitos conceitos. O mais adequado indica que áreas de endemismo possuem congruência de táxons espacial e filogeneticamente (Harold e Mooi, 1994). Outros autores encontraram, de forma aproximada, os mesmos padrões para primatas (Silva e Oren, 1996), anfíbios, répteis (Ron, 2000) e borboletas (Racheli e Racheli, 2004), entre outros. Alguns destes estudos, além do espaço, ainda utilizaram-se de hipóteses filogenéticas (Cracraft e Prum, 1988 com aves; Ron, 2000 com anfíbios e répteis). Todos estes estudos descreveram padrões de distribuição semelhantes, em que as diferentes espécies estudadas ocupavam diferentes regiões interfluviais (figura 2).

Haffer (1969) procurava uma hipótese alternativa à das barreiras fluviais por acreditar que estas não constituíam impedimento para o fluxo gênico no caso das aves, que seriam capazes de atravessá-las nas regiões mais estreitas. Conforme demonstrado por Cracraft (1985),

esta hipótese não se aplica a todos os grupos de aves. No entanto, há evidências de que a teoria dos refúgios se aplica a outros táxons sem a mesma aparente capacidade de dispersão, como borboletas, anfíbios, abelhas sem ferrão e escorpiões (Bush, 1994).

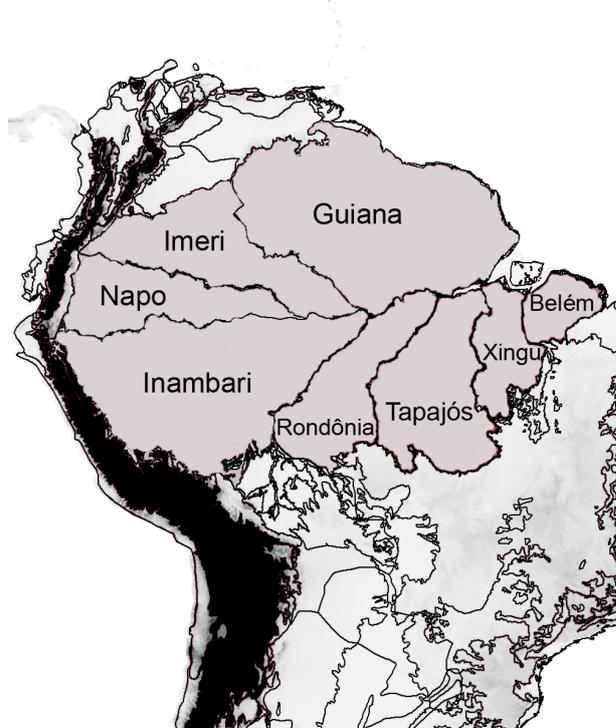


Figura 2 – Áreas de Endemismo delimitadas pelos rios Amazônicos (adaptado de Silva e col., 2005).

Quanto à teoria das incursões marinhas, existem diversas evidências geológicas e paleontológicas de que elas tenham ocorrido (Hovikoski e col., 2010). No entanto, poucos estudos conseguiram ligar estes eventos à distribuição e filogenia de grupos atuais. Um exemplo de sucesso é com as plantas da família Rubiaceae, a qual pertence, por exemplo, o café (Antonelli e col., 2009).

Fósseis demonstram que no período do Paleogeno (65-23 MA) já havia espécies de mamíferos na Amazônia; no Mioceno médio (16-11,6 MA) outros mamíferos e também peixes, crocodilos, quelônios e cobras; no Mioceno superior (11,6-5,3 MA) o registro fóssil é bastante rico, sendo as aves a principal novidade (Negri e col., 2010). O Rio Amazonas teve a sua formação relacionada ao soerguimento dos Andes, que teve seu clímax entre o Mioceno Superior e o Plioceno (10-4 MA) (Hoorn e Wesselingh, 2010). Sendo assim, alguns representantes destes grupos possuem idade suficiente para terem sido afetados pela formação da Bacia Amazônica e também pelas incursões marinhas do Mio-

ceno, e portanto, são muito antigos para terem sido afetados pelas mudanças climáticas do Pleistoceno.

Novas abordagens

No contexto filogenético, as predições das três hipóteses aqui abordadas são principalmente: barreiras fluviais – os ancestrais dos táxons atuais seriam amplamente distribuídos pela Amazônia antes da formação da bacia hidrográfica, e as espécies ou populações de lados opostos do rio seriam monofiléticas; refúgios pleistocênicos – os ancestrais estariam amplamente distribuídos durante o Pleistoceno, os táxons afetados seriam exclusivamente amazônicos, as espécies mais antigas estariam localizadas nos supostos refúgios e as linhagens derivadas nas regiões fora dos refúgios; incursões marinhas – os ancestrais estariam distribuídos pela região antes das incursões no Mioceno, e haveria uma especiação concomitante entre os táxons localizados nas duas áreas não inundadas, uma correspondendo aproximadamente às regiões Guiana, Imeri e Napo e outra a Pará e Belém (Solomon e col., 2008; Antonelli e col., 2010).

A distinção entre os efeitos da primeira hipótese e as outras duas é bem clara. No entanto, distinguir as duas últimas apenas com os dados de distribuição atuais é mais complicado, pois a maior parte dos refúgios seria coincidente com as regiões altas que teriam ficado imunes às inundações das incursões marinhas (Solomon e col., 2008). Para distinguir entre as duas, é necessária uma precisa datação das linhagens e uma estrutura populacional ou filogenética muito clara, o que nem sempre é obtido como resultado. A datação molecular ainda precisa ser aprimorada para ter resultados mais precisos, e a amostragem incompleta das espécies ou populações envolvidas pode prejudicar a precisão da estrutura filogenética ou populacional. Abaixo, revisaremos alguns estudos de caso, que utilizaram datação molecular para estudar diferentes táxons distribuídos pela Amazônia, e que demonstram estas dificuldades.

Utilizando as abordagens da filogenia molecular, datação molecular e biogeografia, Ribas e Miyaki (2004) publicaram um artigo que corrobora parcialmente a teoria dos refúgios como explicação para os padrões de diversificação e distribuição de algumas espécies de periquitos (gênero *Aratinga*). Para terem sido afetadas pelos refúgios do quaternário, as espécies preci-

sam ser relativamente recentes (no máximo 2,6 MA). Este requisito constitui uma das principais críticas a esta teoria, pois acredita-se que a maioria das espécies tenha iniciado seu processo de divergência em tempos anteriores (Ribas e Miyaki, 2004; Solomon e col., 2008). No entanto, Ribas e Miyaki (2004) encontraram tempos de divergência bastante variáveis dentro das cinco espécies que estudaram. A idade estimada da espécie mais antiga do grupo é de 4,9 a 6,1 MA, portanto muito antiga para aplicar-se a teoria dos refúgios. Porém, as outras espécies possuíam idades estimadas entre 2,28 a 0,46 MA, estando temporalmente de acordo com a teoria de Haffer (1969). Assim sendo, a diferenciação da primeira espécie do gênero pode ter sido causada pela formação do rio Amazonas ou por incursões marinhas, e as outras potencialmente pelas mudanças climáticas do Pleistoceno.

Os mesmos resultados foram obtidos também por outros estudos realizados com a fauna local: algumas espécies da linhagem seriam mais antigas e outras teriam se originado no Pleistoceno. Alguns exemplos de grupos estudados são: serpentes (Wüster e col., 2005), roedores (Salazar-Bravo e col., 2001) e dois dos gêneros de aves utilizados no trabalho de Cracraft e Prum (1988) (Eberhard e Bermingham, 2005).

Um outro tipo de abordagem recente na biogeografia é a filogeografia. Ela pode ser entendida como um ramo da biogeografia que busca compreender os princípios e processos causadores da distribuição das linhagens proximamente relacionadas (Avice, 2001), como por exemplo, populações de uma espécie. Para testar a validade da teoria das barreiras fluviais Solomon e col. (2008) utilizaram a filogeografia aliada a projeções de paleodistribuições, feitas a partir de dados climáticos do passado. Para isso, utilizaram três espécies de formigas cortadeiras (gênero *Atta*). Duas das espécies estudadas mostraram que sua estrutura populacional formou-se durante o Mioceno, podendo ter sido afetadas tanto pela formação do rio Amazonas quanto pelas incursões marinhas na região. No entanto, os dados moleculares demonstram que há fluxo gênico entre as três espécies estudadas nas diferentes margens do rio, descartando a aplicação da teoria das barreiras fluviais. Uma das espécies mostrou ter uma estrutura jovem o suficiente para ter sido influenciada por eventos do Plioceno e do Pleistoceno, e, portanto pelos supostos refúgios formados durante este período. No entanto, a estrutura filogeográfica en-

contrada não está totalmente de acordo com as previsões da teoria. Apenas uma das espécies corroborou as previsões da teoria dos refúgios, com as populações formando clados monofiléticos entre regiões que abrigavam os supostos refúgios pleistocênicos.

Rull (2008) revisou grande parte dos estudos com datação de linhagens neotropicais disponíveis até então. Concluiu, que de 1115 linhagens estudadas, aproximadamente metade delas (51%) tinha origem anterior ao Pleistoceno e o restante durante o Pleistoceno.

Qual a real causa dos padrões de distribuição e da biodiversidade da Amazônia?

Esta pergunta tem sido o alvo de diversos pesquisadores desde a época da visita dos primeiros naturalistas à região. É interessante notar que os estudos citados ao longo desta revisão testaram as hipóteses apresentadas em diferentes níveis taxonômicos (gêneros, grupos de espécies e populações) e também diferentes grupos de seres vivos (plantas, mamíferos, répteis, aves, anfíbios e insetos). Fica claro que os diferentes níveis taxonômicos e grupos de seres vivos possivelmente se originaram em períodos distintos, e dessa forma é provável que não haja um único processo que possa explicar a diversidade amazônica. Todas as hipóteses levantadas podem explicar parte dos padrões (Bush, 1994; Tuomisto, 2007; Rull, 2008; Antonelli e col., 2010). Este fato pode ser bem compreendido com estudos como o de Ribas e Miyaki (2004) que sugerem que espécies de um mesmo gênero podem ter sido geradas por diferentes eventos. Embora estudos particulares possam favorecer a uma ou outra hipótese, à medida que o número de estudos com datação molecular aumentaram, tem-se demonstrado que a maior parte dos táxons amazônicos foi afetada pelo soerguimento dos Andes, incursões marinhas e mudanças climáticas do Neogeno (Antonelli e col., 2010).

A biogeografia é uma ciência dinâmica. Assim sendo, novas abordagens surgem com frequência, podendo dar nova luz a esta antiga questão. Técnicas de datação molecular e estudos de filogeografia prometem iluminar os padrões de distribuição com novas hipóteses. Mas acima de tudo, faz-se necessária a obtenção de dados de localização geográfica das espécies, trabalhos de revisão que delimitem com clareza as unidades taxonômicas (gêneros, espécies,

etc.) e estudos evolutivos em diferentes grupos de seres vivos.

Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa e auxílios concedidos (KLFH: 157808/2010-6, CJBC: 300873/2008-5). Ao Silvio Shigueo Nihei (USP) pelo convite para participar deste volume da Revista da Biologia. A Diana L. Grisales (UFPR) pela leitura crítica do manuscrito.

Bibliografia

- Amorim, D.S. e Pires, M.R.S. (1996). Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. Em: Bicudo, C.E.M. e Menezes, N.A. (eds.). Biodiversity in Brazil, a first approach. São Paulo: CNPq.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. e Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. PNAS, 106: 9749-9754.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, Q., Crawford, A.J., Bates, J.M., Velazco, P.M. e Wuster, W. (2010). Molecular studies and phylogeography of Amazon tetrapods and their relation to geological and climatic models. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Avise, J.C. (2001). Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press.
- Briggs, J.C. e Humphries, C.J. (2004). Early classics. Em: Lomolino, M.V., Sax, D.V. e Brown, J.H. Foundations of Biogeography: classic papers with commentaries. Chicago: University of Chicago Press.
- Bush, B.M. (1994). Amazonian speciation: a necessary complex model. Journal of Biogeography 21, 5-17.
- Cervo, A.L. e Bervian, P.A (1983). Metodologia Científica. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil.
- Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological monographs 36, 35-84.
- Cracraft, J. e Prum, R.O. (1988). Pattern and processes of diversification in some Neotropical birds. Evolution 43, 603-620.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Caracas: publicado pelo autor.
- Darwin, C. e Wallace, A.R. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by means of natural selection. Proceedings of the Linnean Society, Zoology 3, 53-62.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species (by means of natural selection). London: John Murray.
- Donoghue, M.J. e Moore, B.R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. Integrative and Comparative Biology 43, 261-270.
- Eberhard, J.R. e Bermingham, E. (2005). Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. Molecular Phylogenetics and Evolution 36, 288-304.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. Science 165, 131-137.

- Harold, A.S. e Mooi, R.D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Heads, M. (2005). Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics* 21, 62-78.
- Hovikoski, J., Wesselingh, F.P., Räsänen, M., Gingras, M. e Vonhof, H.B. (2010). Marine influence in Amazonia: evidence from geological record. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Horn, C. e Wesselingh, F. (2010). Introduction. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Morrone, J.J. (2009). *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Negri, F.R., Bocquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. e Antoine, P.O. (2010). A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia.
- Nelson, G. e Platnick, N.I. (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Pulquério, M.J.F. e Nichols, R.A. (2007). Dates from the molecular clock: how wrong can it be? *Trends in Ecology and Evolution* 22, 180-184.
- de Queiroz, A. (2005). The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 68-73.
- Racheli, L. e Racheli, T. (2004). Patterns of Amazonian areas relationship based on raw distribution of papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilioninae). *Biological Journal of the Linnean Society* 82, 345-357.
- Ribas, C.C. e Miyaki, C.Y. (2004). Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the '*solstitialis*' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30, 663-675.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophoul, F. Brusset, S. e Espurt, N. (2010). Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Ron, S.R. (2000). Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71, 379-402.
- Rull, V. (2008). Speciation time and Neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17, 2722-2729.
- Salazar-Bravo, J., Dragoo, J.W., Tinnin, D.S. e Yates, T.L. (2001). Phylogeny and evolution of the Neotropical rodent genus *Calomys*: inferences from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20, 173-184.
- Silva, J.M.C. e Oren, D.C. (1996). Application of parcimony analysis of endemism (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59, 427-437.
- Silva, J.M.C., Rylands, A.B., Silva Junior, J.S., Gascon, G. e Fonseca, G.A.B. (2005). Primate diversity patterns and their conservation in Amazonia. Em: Purvis, A.; Gittleman, J.L. e Brooks, T. *Phylogeny and Conservation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Solomon, S.E., Bacci, M., Martins, J.Jr., Vinha, G.G. e Mueller, U.G. (2008). Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insights into the origins of Amazon diversity. *PLoS ONE* 3, e2738.
- Tuomisto, H. (2007). Interpreting the biogeography of South America. *Journal of Biogeography* 34, 1294-1295.
- Wallace, A.R. (1852). On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20, 107-110.
- Wüster, W., Ferguson, J.E., Quijada-Mascareñas, A., Pook, C.E., Salomão, M.G. e Thorpe, R.S. (2005). Tracing an invasion: landbridges, refugia, and phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14, 1095-1108.

Abordagens atuais em biogeografia marinha

Current approaches in marine biogeography

Thaís Pires Miranda, Antonio Carlos Marques

Laboratório de Evolução Marinha, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. A biogeografia marinha estuda a história da distribuição geográfica dos táxons marinhos, tendo as áreas de endemismo e os traços generalizados como unidades básicas analíticas. Estudos em biogeografia marinha são incipientes para a maioria dos táxons marinhos, principalmente devido às dificuldades de caracterização e compreensão das barreiras que determinam cladogêneses dos grupos. Atualmente, o estudo da distribuição geográfica de táxons marinhos não apresenta uma metodologia analítica estrita e muito das idiosincrasias dessa área são ignoradas em abordagens biogeográficas. Neste artigo, procuramos revisar os conceitos de homologia biogeográfica, barreiras e metodologias em biogeografia marinha, ressaltando a importância dessa disciplina em estudos de biodiversidade e conservação.

Palavras-chave. *Biogeografia, barreiras, biodiversidade, áreas de endemismo, traços generalizados, taxonomia, distribuição geográfica, conservação.*

Abstract. Marine biogeography focuses on the history of geographic distribution of marine taxa, with areas of endemism and generalized tracks as basic units of analysis. Studies in marine biogeography are incipient for the majority of marine taxa, mainly because of difficulties in characterizing and understanding the barriers that causes cladogenesis of the groups. Currently, the study of geographical distribution of marine taxa does not have a strict analytical methodology, and many idiosyncrasies of the realm are ignored in biogeographic approaches. Herein we provided a review of the concepts of biogeographic homology, barriers and methodologies used in marine biogeography, and we stressed the importance of this discipline in studies of biodiversity and conservation.

Key words. *Biogeography, barriers, biodiversity, areas of endemism, generalized tracks, taxonomy, geographic distribution, conservation.*

Introdução à biogeografia: definições e pressupostos

A biogeografia é uma ciência interdisciplinar que se diferencia das outras áreas da ciência pela heterogeneidade de seus princípios e metodologias (Morrone, 2004). Existem vários ramos dentro da biogeografia (*e.g.*, biogeografia ecológica ou histórica, marinha ou terrestre, de conservação), os quais, apesar de suas divergências conceituais, lidam com os mesmos padrões e, portanto, estão integrados espaço-temporalmente. Apesar de sua complexidade e vastidão conceitual-metodológica, o interesse em biogeografia cresceu extraordinariamente nos últimos anos (Morrone, 2009), mesmo em áreas pouco estudadas, como a biogeografia marinha. Esse ramo da biogeografia vem sendo foco de muito interesse atual, principalmente devido às crescentes preocupações com perdas

de habitats e conservação ambiental.

A biogeografia compreende o estudo da história dos seres vivos e sua distribuição geográfica no espaço (Morrone e Crisci, 1995; Crisci e col., 2000), podendo ser dividida em dois principais ramos: a biogeografia histórica e a biogeografia ecológica.

A biogeografia histórica enfoca o efeito dos eventos de grande escala temporal (*e.g.*, evolutivos, tectônicos) sobre os padrões de distribuição e história das espécies e táxons supra-específicos (Nelson e Platnick, 1981; Humphries e Parenti, 1999; Crisci e col., 2000; Morrone, 2009). Já a biogeografia ecológica analisa padrões nos níveis populacional e específico, enfatizando os efeitos dos processos ecológicos (*e.g.*, temperatura, umidade, salinidade, disponibilidade de alimento) que ocorrem em escalas mais curtas de tempo (Nelson e Platnick, 1981; Cox e Moore,

Contatos dos autores:
thaismir@ib.usp.br
marques@ib.usp.br

Apoio: FAPESP, CAPES-
PROAP, CNPq

Recebido 20out10
Aceito 15abr11
Publicado 07nov11

1993, Morrone, 2009). O problema dessa separação está na pouca interação entre essas duas vertentes e isso se reflete em uma predominância de estudos narrativos sobre os analíticos, o que pode gerar conclusões baseadas apenas em divergências de opiniões, não comparáveis em sua essência, e não baseadas em metodologias rigorosas de estudo (Morrone e Crisci, 1995; Crisci e col., 2000).

Historicamente, a dispersão e a vicariância são os principais modelos de explicação para a distribuição dos organismos e, conseqüentemente, os principais causadores de oposições de ideias em biogeografia histórica (Morrone e Crisci, 1995; Morrone, 2009). A ideia de Hennig, de que tanto a dispersão quanto a vicariância podem explicar a distribuição dos organismos, associada à anagênese, cladogênese e paleogeografia, originou a biogeografia filogenética, a qual estuda a história dos grupos monofiléticos hierárquicos no tempo e no espaço (Brundin, 1981). Contraposta à biogeografia filogenética, a pan-biogeografia considera a vicariância como principal modelo explicativo para a distribuição dos organismos, sendo a história geológica da Terra o principal fator para explicar os padrões de subdivisão e isolamento das biotas (Croizat, 1958). A união das ideias de Hennig e Croizat permitiu o surgimento da biogeografia cladística, a qual relaciona as espécies com suas áreas de distribuição por meio do uso de cladogramas (Cox e Moore, 1993; Morrone e Crisci, 1995) buscando, assim, uma compreensão filogenética para as áreas ocupadas pelos táxons.

Estudos biogeográficos iniciam-se por meio de análises de áreas de distribuição geográfica (Crisci e col., 2000), as quais têm as áreas de endemismo ou os traços generalizados como unidades básicas de estudo, também denominadas hipóteses de homologia biogeográfica primária (Morrone, 2001, 2009). Estas hipóteses estão relacionadas à pan-biogeografia de Croizat (1958), na qual os táxons estão integrados espaço-temporalmente numa mesma biota, ou seja, possuem uma história biogeográfica comum. O teste cladístico para os componentes bióticos identificados (*i.e.*, para as hipóteses de homologia biogeográfica primária) constitui a homologia biogeográfica secundária, a qual corresponde o principal objetivo da biogeografia cladística (Morrone, 2001, 2004, 2009).

Dificuldades taxonômicas, independentes do domínio ambiental de interesse, seja esse terrestre ou marinho, constituem entraves aos

estudos biogeográficos. O primeiro obstáculo relaciona-se à confiabilidade das identificações das espécies e, conseqüentemente, à determinação dos pontos geográficos com a presença real de um determinado táxon. O segundo obstáculo é a ausência de cladogramas no nível específico que permitam a inferência das distribuições em um contexto filogenético, mesmo que haja dados fidedignos sobre a distribuição dos táxons. Assim, os estudos taxonômicos e filogenéticos amplos e de qualidade são condições essenciais para análises de distribuição geográfica e inferências de áreas de endemismo e traços generalizados, tanto para a biota como um todo como para comunidades específicas.

Homologia biogeográfica primária e barreiras geográficas no ambiente marinho

Estudos na área marinha precisam ser intensificados e focados sob uma ótica evolutiva, e não simplesmente considerados como “difíceis” ou “impossíveis”, a ponto de se relegar a biogeografia apenas aos grupos continentais. Um exemplo notável de aplicação de um enfoque biogeográfico estrito é o trabalho de van Soest e Hajdu (1997), o qual justamente conclama a necessidade de mais estudos na área, mas este é, sem dúvida, uma exceção.

Briggs (1974) foi um dos primeiros autores a delimitar e caracterizar zonas zoogeográficas e províncias marinhas em nível mundial, considerando-se padrões de distribuição e ciclo de vida de táxons provenientes de plataformas continentais, regiões de mar aberto e de profundidade. Apesar da abordagem baseada em centros de origem, a importância histórica deste trabalho está no pioneirismo relacionado à descrição e sistematização dos conceitos em biogeografia marinha, os quais comumente eram apontados de forma fragmentada em estudos de outras áreas. Como ressaltado pelo autor, o acúmulo de conhecimentos em biologia marinha ainda é escasso, principalmente devido à grande extensão territorial dos oceanos, sua tridimensionalidade e à hostilidade de alguns ambientes, os quais dificultam as atividades observacionais humanas, tais como, as regiões de profundidade e de mar aberto.

Atualmente, os estudos em biogeografia marinha concentram-se, em sua maioria, na caracterização de padrões de distribuição geográfica (*e.g.*, Anderson e col., 2009; Gibbons e col., 2010a, b; Olu e col., 2010) e na delimitação de

homologias biogeográficas primárias (*i.e.*, áreas de endemismo ou traços generalizados). Os estudos em homologia biogeográfica primária estão particularmente mais direcionados à inferência e delimitação de áreas de endemismo por meio de métodos de parcimônia, principalmente em regiões austrais, tais como o sudeste do Pacífico e continente antártico (*viz.*, Glasby e Alvarez, 1999; Moreno e col., 2006; Marques e Peña Cantero, 2010). São poucos os estudos que empregam traços generalizados na delimitação de áreas de endemismo (*e.g.*, Hajdu, 1998; Vargas e col., 2008) ou outras metodologias pan-biogeográficas para a reconstrução da história de áreas no ambiente marinho (*e.g.*, Myers e Lowry, 2009). Estudos comparando diferentes metodologias aplicadas na definição de áreas de endemismo marinhas são preliminares e raros (Vargas e col., 2008), provavelmente por exigir uma grande quantidade de registros taxonômicos fidedignos com dados georreferenciados, o que não ocorre na maioria das bases de dados disponíveis atualmente. Isso demanda que o pesquisador realize todo o trabalho taxonômico preliminar e básico para estas inferências.

Em biogeografia histórica marinha, o número de estudos é até menor que a definição de homologias primárias. Alguns exemplos são Garraffoni e col. (2006) com o uso de análise de parcimônia de endemidade (PAE) na delimitação de padrões biogeográficos mundiais para espécies de terebelídeos e van Soest e Hajdu (1997), que aplicam diferentes metodologias de biogeografia cladística (análise de componentes, análise de parcimônia de Brooks e análise de enunciados de 3-áreas) para a construção de cladogramas gerais de área em nível mundial para espécies de esponjas.

Pelo exposto, podemos supor que a compreensão sobre a distribuição geográfica de táxons marinhos não é uma tarefa simples. A inexistência de estudos em biogeografia para a maioria dos grupos marinhos pode ser creditada ao fato de que a ideia de evolução biológica conjunta à evolução geológica/ambiental não é tão evidente no meio marinho, seja por fatores biológicos ou físicos. Entre os fatores biológicos, há uma compreensão comum de que existe amplo potencial de dispersão no ambiente marinho, causado pelo fato de que a maioria dos organismos possui estágios dispersivos em seus ciclos de vida (sejam esses larvas, como ocorre em decápodes, ou adultos, como em hidrozoários), além da intensa e histórica forésia

humana (por meio de "fouling", água de lastro de navios, etc.). O estudo dos ciclos de vida das espécies é um aspecto pouco explorado e de suma importância para a compreensão da evolução no tempo e espaço, uma vez que abordagens biogeográficas não podem negligenciar a relação entre a biologia dos grupos e suas áreas de endemismo. Um exemplo neste sentido é Gibbons e col. (2010a), que relacionaram dados de riqueza, distribuição geográfica e estratégias de ciclo de vida dentre os Hydrozoa, e concluem que os táxons holoplanctônicos possuem maior capacidade de dispersão em relação aos bentônicos. Posteriormente, Gibbons e col. (2010b) novamente usam dados de presença/ausência de espécies de Hydrozoa associados a diferentes estratégias de ciclo de vida desse grupo para concluir que os táxons holoplanctônicos apresentam menor estrutura biogeográfica em relação aos táxons bentônicos. Ambos os estudos corroboram o paradigma clássico marinho da maior distribuição geográfica em grupos com maior potencial dispersivo.

Dentre os fatores físicos, há uma dificuldade inerente em se compreender a vicariância no ambiente marinho, ou seja, se delimitar a existência de barreiras históricas ou atuais que determinaram a cladogênese dos grupos (Myers, 1997; Heads, 2005). Porém, do ponto de vista teórico (*viz.*, Nelson e Platnick, 1981), não há razão para descartar o modelo vicariante como fator explicativo para compreender os padrões de distribuições dos organismos marinhos. Heads (2005) critica justamente o amplo uso do conceito de dispersão de Darwin-Wallace em estudos do ambiente marinho, discutindo alternativas relacionadas à pan-biogeografia de Croizat e, conseqüentemente, à pressuposição do processo de vicariância como principal fator responsável pelo estabelecimento do endemismo em uma determinada área.

Atualmente, observa-se que inferências sobre a distribuição de organismos marinhos experimentam, em grande medida, uma ausência de metodologia analítica biogeográfica formal, estando, portanto, toda a disciplina em um estágio anterior à própria elaboração dos padrões e/ou de artefatos perpetuáveis concertados de distribuição. Como ressaltado por Myers (1997), embora ainda não compreendamos corretamente o funcionamento das barreiras geográficas no ambiente marinho, sua existência pode ser evidenciada por meio da descontinuidade que elas produzem na distribuição das espé-

cies. Essa incompreensão sobre barreiras pode ser creditada à maior complexidade dos ecossistemas marinhos, os quais são caracterizados por vários regimes de correntes e frentes oceânicas, diferenças de temperatura, salinidade, profundidade, gradientes latitudinais, relevo e composição de fundo, além das distintas comunidades que se estabelecem de acordo com as condições abióticas de cada local (*viz.*, Acha e col., 2004; Lucas e col., 2005, para regimes oceânicos no Atlântico sul). Desta forma, uma variável ambiental que pode funcionar como barreira geográfica para uma comunidade de uma área (*e.g.*, tipo de substrato e/ou composição de fundo oceânico para os hidróides bentônicos do sudoeste do Atlântico), pode não ter qualquer influência para outra comunidade que ocupa esta mesma área e que seja influenciada por outras variáveis ambientais (*e.g.*, temperatura e luminosidade da coluna d'água para o fitoplâncton do sudoeste do Atlântico). Assim, fica evidente que barreiras atuam sobre biologies uniformes dos organismos marinhos, e não sobre táxons ou sobre a biota como um todo.

Entretanto, abordagens relacionadas à existência de barreiras biogeográficas marinhas têm sido mais frequentes na última década (*viz.*, Myers, 1997; McCartney e col., 2000; Heads, 2005), assim como outros estudos em biogeografia marinha (*viz.* Engle e Summers, 2000; De Grave, 2001; Garraffoni e col., 2006; Moreno e col., 2006; Winfield e col., 2006; Myers e Lowry, 2009; Marques e Peña Cantero, 2010). Em um estudo recente, Olu e col. (2010) demonstraram que a profundidade é a variável determinante da estrutura da comunidade da megafauna de áreas mais profundas (abaixo dos 330m) da região Atlântica-Equatorial e, portanto, atua como barreira para a distribuição dessas espécies. Mas este tipo de abordagem é uma exceção nos estudos biogeográficos marinhos.

Metodologias de análises biogeográficas e suas relações com o ambiente marinho

Não há metodologias estritas ou únicas para análises biogeográficas no ambiente marinho. Como consequência, até o momento, a maior parte das propostas de "províncias marinhas" continua sendo baseada em cenários interpretativos/narrativos (*e.g.*, Briggs, 1974; Palacio, 1982) ou em revisões da literatura (*e.g.*, Spalding e col., 2007), sem base metodológica e analítica estrita. Os poucos estudos existentes em

biogeografia marinha usam as metodologias biogeográficas tradicionais que foram primariamente propostas para táxons terrestres, seja na área de pan-biogeografia ou de biogeografia cladística.

Particularmente para as áreas de endemismo, vários métodos foram propostos para sua identificação, tais como modelos nulos (Mast e Nyffeler, 2003; Giokas e Sfenthourakis, 2008), agrupamentos de áreas (Harold e Mooi, 1994; Deo e DeSalle, 2006), análises de parcimônia (Rosen, 1988; Morrone, 1994; Morrone e Escalante, 2002) e algoritmos particulares de otimização (Szumik e col., 2002; Szumik e Goloboff, 2004). Nenhuma dessas metodologias leva em consideração a complexidade e tridimensionalidade do ambiente marinho e suas idiosincrasias abióticas, tais como regimes de correntes oceânicas, temperatura, salinidade, profundidade, entre outras.

A profundidade, por exemplo, é uma das variáveis ambientais que mais influencia na composição de comunidades marinhas. Para Okolodkov (2010), por exemplo, a biogeografia marinha deveria estar dividida em biogeografia do pelagial e biogeografia do bentos, sendo que a biogeografia do pelagial poderia ainda estar dividida em biogeografia oceânica e biogeografia costeira. Essa separação não é sem sentido, já que em uma mesma coluna d'água poderia se encontrar, por exemplo, uma área de endemismo bentônica a 2.000m de profundidade e outra planctônica, nos primeiros 20m de profundidade que, inclusive, podem ser baseadas nos mesmos táxons. Novamente, é determinante se compreender a distribuição das espécies (e suas fases) marinhas sob a ótica das múltiplas biologies encerradas no ambiente.

As correntes e massas de água oceânicas também são variáveis importantes na determinação da distribuição de organismos marinhos. A presença de uma espécie (ou um conjunto delas) em determinado ponto do litoral sudeste do Brasil, por exemplo, poderia simplesmente ser devido à penetração de uma massa de água profunda que flui do litoral argentino em direção ao Brasil em uma determinada época do ano, possibilitando o estabelecimento dessa comunidade de espécies típicas do litoral argentino no litoral sudeste do Brasil, inclusive com distribuições aparentemente descontínuas. Assim, o possível estabelecimento de uma área de endemismo devido à presença dessa espécie, por exemplo, não poderia ser considerada

temporalmente permanente, nem poderia envolver toda a área entre o sudeste do Brasil e Argentina – o correto seria interpretá-la como sazonal e ligada ao movimento da corrente oceânica responsável por sua existência no sudeste do Brasil.

Essas considerações não implicam que as metodologias tradicionais de estudos em biogeografia devam ser simplesmente abandonadas ou descartadas nos estudos de biogeografia marinha. Apenas alertam para a necessidade de uma compreensão e análise que levem em consideração estes aspectos únicos do ambiente. Uma área de endemismo proposta para o meio do Atlântico, por exemplo, faz sentido se tiver também sua posição na coluna d'água localizada, e não simplesmente ser considerada como bidimensional. Ainda, se por acaso essa área for comparada ou discutida em relação à de outras comunidades, essas discussões devem ser feitas sempre levando-se em consideração a batimetria, ou a massa d'água única ou predominante das regiões, por exemplo. Desta forma, as metodologias biogeográficas tradicionais podem e devem ser empregadas em biogeografia marinha, mas isso deve ser feito com cautela, sempre se considerando a tridimensionalidade do ambiente marinho e as variáveis ambientais que podem atuar na distribuição geográfica das espécies. Esses cuidados e prevenções são importantes para o aprimoramento, adequação e uso das metodologias biogeográficas em ambientes complexos e diferenciados, tal como o ambiente marinho, e resultarão em padrões mais congruentes e melhor descritores do ambiente.

O cenário atual dos estudos em biogeografia marinha

Atualmente, a atividade relacionada à biodiversidade marinha tem incentivado a criação de bases de dados, aumento e organização de coleções de museus, formação de taxonomistas, entre outros (*viz.*, O'Dor e col., 2010). Essas medidas são importantes como base para o desenvolvimento de estudos biogeográficos com novas abordagens e também para criar um arcabouço para outras disciplinas, tais como, conservação, ecologia, filogeografia, genética, entre outras. A existência de uma maior diversidade de filós marinhos em relação aos terrestres (Myers, 1997; Okolodkov, 2010) não implica em uma maior quantidade satisfatória de re-

visões sistemáticas para os táxons marinhos, envolvendo desde o levantamento de fauna/flora (seja por coleta em campo e/ou coleções de museus), mapeamento de distribuições geográficas e construção de filogenias. No Brasil, por exemplo, há uma escassez de filogenias no nível específico, mesmo para os táxons marinhos com fauna melhor conhecida (*e.g.*, Copepoda, Chaetognata; *viz.*, Migotto e Marques, 2006), o que dificulta a elaboração de hipóteses de homologia biogeográfica secundária. Dessa forma, podemos afirmar que há uma necessidade urgente de estudos taxonômicos para organismos marinhos antes da delimitação de homologias biogeográficas.

Com relação à área de conservação, estudos e classificações biogeográficas dos ecossistemas são fundamentais para o estabelecimento de áreas de proteção no ambiente marinho, principalmente pela representatividade desse ambiente ser subestimada em relação ao que existe mundialmente para outras regiões (Spalding e col., 2007). Lourie e Vincent (2004) apontam e discutem cinco principais áreas nas quais a biogeografia pode contribuir para estudos em conservação: (1) mapas de distribuição geográfica das espécies, (2) modelos de distribuição, (3) classificações biológicas adequadas para a identificação de áreas, (4) identificação dos processos que determinam e mantêm as distribuições das espécies e (5) ferramentas adequadas para analisar os dados, e todas estas se aplicam ao ambiente marinho.

Whittaker e col. (2005) faz uma revisão crítica às aplicações de alguns aspectos da biogeografia em estudos de conservação e afirma que a ciência biogeográfica ainda é pobre dentro da área de biologia da conservação, sendo uma "Cinderella within Conservation Biology" (Whittaker e col., 2005:3). Entretanto, recentemente, o número de estudos em biogeografia da conservação vem aumentando (*e.g.*, Lourie e Vincent, 2004; Leslie, 2005), incluindo estudos que apresentam classificações biogeográficas baseadas na literatura para áreas costeiras marinhas (*e.g.*, Spalding, 2007) com proposta de conservação de ambientes. Ainda assim, os ambientes para os quais existem estudos nessa área relacionam-se, em sua maioria, às águas costeiras e de plataforma, para as quais a atenção e o interesse humano estão mais voltados (Kochin e Levin, 2003; Spalding, 2007). Como ressaltado por Kochin e Levin (2003), uma maior atenção e disponibilização de recursos devem ser vol-

tados aos estudos no ambiente marinho, para que as falhas e problemas encontrados nessa linha de pesquisa possam ser resolvidos urgentemente.

Considerações finais

A biogeografia é uma ciência que tem se desenvolvido amplamente nos últimos anos, principalmente com relação às diferentes áreas em que pode ser aplicada e às diferentes metodologias propostas (e.g., Brooks, 1981; Nelson e Platnick, 1981; Rosen, 1988; Harold e Mooi, 1994; Morrone, 1994; Nelson e Ladiges, 1996; Szumik e col., 2002; Mast e Nyffeler, 2003; Szumik e Goloboff, 2004; Porzecanski e Cracraft, 2005; Deo e DeSalle, 2006; Giokas e Sfenthourakis, 2008). A ausência de uma teoria biogeográfica unificada e a ampla variedade de metodologias contribuem com a existência de pensamentos opostos e extremos nesta linha de pesquisa (Morrone, 2009).

A biogeografia marinha é o ramo temático da biogeografia que detém o menor número de estudos e metodologias desenvolvidas. Como ressaltado por Tronolone (2008), o conhecimento atual existente para o ambiente marinho concentra-se nos níveis tróficos de topo, devido principalmente à importância econômica direta desses organismos. Essa situação agrava-se com a existência de poucos taxonomistas em muitos grupos marinhos (Marques e Lamas, 2006; Migotto e Marques, 2006), dificultando a existência de conhecimentos suficientes da taxonomia, distribuição geográfica e relações de parentesco da fauna/flora marinha, os quais são a base para o desenvolvimento de estudos biogeográficos. Entretanto, atualmente, incentivos para o aumento dos conhecimentos na área marinha são mais frequentes (*viz.* O'Dor e col., 2010), incluindo estudos em conservação (Amaral e Jablonski, 2005; Leslie, 2005; Anderson e col., 2009) e em biogeografia da conservação (Lourie e Vincent, 2004; Leslie, 2005; Whittaker e col., 2005). Desta forma, como ressaltado por Crisci e col. (2000), os conflitos existentes entre as diferentes linhas de pensamento em biogeografia são comuns e devem ser enfrentados para se encontrar uma solução. Um primeiro passo seria uma maior integração entre a biogeografia ecológica e histórica, já que tanto os fatores ecológicos quanto os históricos são importantes na determinação/modulação dos padrões de biodiversidade (Morrone, 2009). A biogeografia

marinha é uma linha de pesquisa que, apesar de ainda apresentar estudos incipientes, está se desenvolvendo em sua teoria e métodos, principalmente com os constantes incentivos em estudos de biodiversidade e conservação marinha.

Agradecimentos

A Silvio Nihei pelo convite em participar deste número. Aos colegas Gabriel Genzano (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina) e Hermes Mianzan (Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina) pelas constantes colaborações nesta área de estudo. Aos dois revisores anônimos pelos comentários e sugestões para a melhoria do texto. TPM teve apoio financeiro da FAPESP (Proc. 2006/58226-0, 2010/06927-0), CAPES-PROAP e CNPq (Proc. 142269/2010-7); ACM teve apoio financeiro da FAPESP (Proc. 2004/09961-4, 2010/52324-6, 2011/50242-5), CNPq (557333/2005-9, 305735/2006-3, 490348/2006-8, 562143/2010-6, 563106/2010-7) e CAPES (PRODOC e PRO-CAD).

Contribuição dos autores

Ambos os autores desenvolveram as ideias, conteúdo e discussões do texto.

Bibliografia

- Acha, E.M., Mianzan, H., Guerrero, R.A., Favero, M. e Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44, 83-105.
- Amaral, A.C.Z. e Jablonski, S. (2005). Conservation of marine and coastal biodiversity in Brazil. *Conservation Biology* 19, 625-631.
- Anderson, R.J., Bolton, J.J. e Stegenga, H. (2009). Using the biogeographical distribution and diversity of seaweed species to test the efficacy of marine protected areas in the warm-temperate Agulhas Marine Province, South Africa. *Diversity and Distributions* 15, 1017-1027.
- Briggs, J.C. (1974) *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Brooks, D.R. (1981). Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30, 229-249.
- Brundin, L.Z. (1981). Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography. In: *Vicariance Biogeography: A critique: a symposium of the Systematics Discussion Group of the American Museum of Natural History*. Eds G., Nelson e D.E., Rosen. New York: Columbia University Press.
- Cox, C.B. e Moore, P.D. (1993). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Oxford: Blackwell.
- Crisci, J.V., Katinas, L. e Posadas, P. (2000). Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica.

- Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botânica.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Caracas: published by the author.
- De Grave, S. (2001). Biogeography of Indo-Pacific Pontoninae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography* 28, 1239-1253.
- Deo, A.J. e DeSalle, R. (2006). Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33, 1511-1526.
- Engle, V.D. e Summers, J.K. (2000). Biogeography of benthic macroinvertebrates in estuaries along the Gulf of Mexico and western Atlantic coasts. *Hydrobiologia* 436, 17-33.
- Garraffoni, A.R.S., Nihei, S.S. e Lana, P.C. (2006). Distribution patterns of Terebellidae (Annelida: Polychaeta): an application of Parsimony Analysis of Endemism (PAE). *Scientia Marina* 70, 269-276.
- Gibbons, M.J., Janson, L.A., Ismail, A. e Samaai, T. (2010a) Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography* 37, 441-448.
- Gibbons, M.J., Buecher, E., Thibault-Botha, D. e Helm, R.R. (2010b) Patterns in marine hydrozoan richness and biogeography around southern Africa: implications of life cycle strategies. *Journal of Biogeography* 37, 606-616.
- Giokas, S. e Sfenthourakis, S. (2008). An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *Journal of Biogeography* 35, 893-902.
- Glasby, C.J. e Alvarez, B. (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* 26, 507-533.
- Hajdu, E. (1998) Toward a panbiogeography of the seas: sponge phylogenies and general tracks. In: *Sponge sciences: multidisciplinary perspectives*. Eds Y. Watanabe, N. Fusetani. Tokyo: Springer.
- Harold, A.S. e Mooi, R.D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Heads, M. (2005) Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* 84, 675-723.
- Humphries, C.J. e Parenti, L. (1999). *Cladistic Biogeography. Second Edition: Interpreting Patterns of Plant and animal Distributions*. Oxford: Oxford University Press.
- Kochin, B.F. e Levin, P.S. (2003). Lack of concern deepens the oceans' problems. *Nature* 424, 723.
- Leslie, H.M. (2005). A synthesis of marine conservation planning approaches. *Conservation Biology* 19, 1701-1713.
- Lourie, S.A. e Vincent, A.C.J. (2004). Using biogeography to help set priorities in marine conservation. *Conservation Biology* 18, 1004-1020.
- Lucas, A.J., Guerrero, R.A., Mianzan, H.W., Acha, E.M. e Lasta, C.A. (2005) Coastal oceanographic regimes of the northern Argentine continental shelf (34-43 S). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 65, 405-420.
- Marques, A.C. e Lamas, C.J.E. (2006). Taxonomia zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras. *Papéis Avulsos de Zoologia* 46, 139-174.
- Marques, A.C. e Peña Cantero, A.L. (2010) Areas of endemism in the Antarctic – a case of study of the benthic hydrozoan genus *Oswaldella* (Cnidaria, Kirchenpaueriidae). *Journal of Biogeography* 37, 617-623.
- Mast, A.R. e Nyffeler, R. (2003). Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology* 52, 271-280.
- McCartney, M.A., Keller, G. e Lessios, H.A. (2000) Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology* 9, 1391-1400.
- Migotto, A.E. e Marques, A.C. (2006). Invertebrados marinhos. In: *Avaliação do estado do conhecimento da diversidade brasileira*. Ed. T.M. Lewinsohn. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Moreno, R.A., Hernández, C.E., Rivadeneira, M.M., Vidal, M.A. e Rozbaczylo, N. (2006). Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33, 750-759.
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43, 438-41.
- Morrone, J.J. (2001). Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7, 297-300.
- Morrone, J.J. (2004). *Homología Biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología. México DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone, J.J. e Crisci, J.V. (1995). Historical Biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 373-401.
- Morrone, J.J. e Escalante, T. (2002). Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29, 1095-1104.
- Myers, A.A. (1997) Biogeographic barriers and the development of marine biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 241-248.
- Myers, A.A. e Lowry, J.K. (2009) The biogeography of Indo-West Pacific tropical amphipods with particular reference to Australia. *Zootaxa* 2260, 109-127.
- Nelson, G. e Platnick, N. (1981). *Systematics and Biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nelson, G. e Ladiges, P.Y. (1996). TASS: three area subtrees, 2.2. New York: distribuído pelos autores.
- O'Dor, R., Miloslavich, P. e Yarincik, K. (2010). Marine biodiversity and biogeography – regional comparisons of global issues, an introduction. *Plos One* 5, 1-7.
- Okolodkov, Y.B. (2010). *Biogeografía Marina*. Campeche: Universidad Autónoma de Campeche.
- Olu, K., Cordes, E.E., Fisher, C.R., Brooks, J.M., Sibuet, M. e Desbruyères, D. (2010) Biogeography and potential exchanges among the Atlantic Equatorial Belt cold-seep faunas. *Plos One* 5, 1-11.
- Palacio, F.J. (1982) Revisión zoogeográfica marina del sur del Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 31, 69-92.
- Porzecanski, A.L. e Cracraft, J. (2005). Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American arid lands. *Journal of Biogeography* 32, 261-275.
- Rosen, B.R. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: *Analytical Biogeography*. Eds A.A., Myers e P.S., Gillers. London: Chapman &

- Hall.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. e Robertson, J. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57, 573-583.
- Szumik, C.A. e Goloboff, P.A. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53, 968-977.
- Szumik, C.A., Cuezco, F., Goloboff, P.A. e Chalup, A.E. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51, 806-816.
- Tronolone, V.B. (2008). Estudo faunístico e da distribuição das hidromedusas (Cnidaria, Hydrozoa) da região compreendida entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC), Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 209p.
- van Soest, R.W.M. e Hajdu, E. (1997). Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics* 13, 1-20.
- Vargas, S., Guzman, H.M. e Breedy, O. (2008) Distribution patterns of the genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae): track compatibility analysis and parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 35, 241-247.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. e Willis, K.J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11, 3-23.
- Winfield I., Escobar-Briones, E. e Morrone, J.J. (2006). Updated checklist and identification of areas of endemism of benthic amphipods (Caprellidea and Gammaridea) from offshore habitats in the SW Gulf of Mexico. *Scientia Marina* 70, 99-108.

Gareth Nelson: os desafios atuais e o futuro da biogeografia

Gareth Nelson: current challenges and the future of biogeography

George M. T. Mattox

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. A distribuição dos organismos tem chamado a atenção dos cientistas desde muito tempo. Grandes naturalistas preocuparam-se em estudar seus grupos de interesse e descrever padrões geográficos, evocando dispersão para explicar sua distribuição. O advento da sistemática filogenética na década de 60 representou uma mudança de paradigma na biogeografia incorporando o conceito de vicariância, processo pelo qual grupos de organismos são isolados e sofrem diferenciação, fornecendo assim modelos testáveis em biogeografia. Neste contexto apareceu Gareth Nelson, ictiólogo norte-americano que contribuiu para o desenvolvimento da Biogeografia Cladística, pautando suas bases teóricas e propondo metodologias para seu estudo. Neste artigo, Nelson responde uma entrevista tangenciando alguns dos principais assuntos da biogeografia moderna como suas tendências e futuro, interface com a conservação, e outras questões epistemológicas.

Palavras-chave. *Biogeografia histórica, ciência, distribuição dos organismos, história da biologia, paradigma.*

Abstract. The distribution of organisms has captured the attention of scientists for a long time. Great naturalists studied their groups of interest and described geographic patterns, evoking dispersion to explain their distribution. The development of phylogenetic systematics in the sixties represented a paradigm shift for biogeography, incorporating the concept of vicariance, process through which groups of organisms are isolated and differentiate, providing testable models in biogeography. In this context emerged Gareth Nelson, a North-American ichthyologist that contributed to the development of Cladistic Biogeography, providing its theoretical basis and proposing methodologies for its study. Herein, Nelson answers an interview regarding some of the main topics in modern biogeography such as its tendencies and future, interface with conservation, among other epistemological questions.

Key words. *Distribution of organisms, historical biogeography, history of biology, paradigm, science.*

Contato do autor:
gmattox@ib.usp.br

Recebido 20set10
Aceito 10set11
Publicado 07nov11

Os padrões de distribuição de plantas e animais despertam o interesse da humanidade há muitos séculos (Lomolino e col., 2004). Há pouco mais de 200 anos, por exemplo, Carolus Linnaeus (1709-1778) já se preocupava em explicar como as diferentes espécies de plantas e animais teriam chegado às suas atuais distribuições geográficas, a partir da suposta Arca de Noé após o dilúvio bíblico. Outros grandes nomes da Biologia seguiram esta linha de pesquisa, tentando entender a dispersão das plantas e animais pelo globo. Incluem-se nesta lista pesquisadores como Georges-Louis Leclerc, o Conde de Buffon (1707-1788), Augustin de Candolle (1778-1841), Alexander von Humboldt (1769-1859), Sir Joseph Dalton Hooker (1817-1911), Philip L. Sclater (1829-1913), Charles Darwin (1809-1882), Alfred R. Wallace (1823-1913), Ernst Haeckel (1834-1919), Hermann von

Ihering (1850-1930) e Sven Ekman (1876-1964), dentre outros (Briggs e Humphries, 2004). Apesar da heterogeneidade de idéias e paradigmas por trás destes naturalistas do passado, um denominador em comum a todos eles era o conceito de dispersalismo, no qual todas as plantas e animais atingiram seus atuais padrões de distribuição exclusivamente através da dispersão. Principalmente por causa disso, os estudos biogeográficos destes pesquisadores ainda tinham uma conotação muito descritiva, ainda não pautada no teste de hipóteses que permeia a ciência moderna.

As décadas de 50 e 60 foram palco de uma importante mudança de paradigma nos campos da biologia comparada, incluindo a biogeografia, com o advento da Sistemática Filogenética através do famoso livro homônimo publicado pelo entomólogo alemão Willi Hennig

(1966). A sistemática filogenética trouxe uma nova metodologia para análise de dados em biologia comparada que permitiu a incorporação de testes de hipóteses às suas diversas áreas como a anatomia comparada, a biogeografia e mesmo a genética moderna. Apesar de Hennig já ter incluído em seu livro as bases da sistemática filogenética aplicada à biogeografia, foi o entomólogo sueco Lars Brundin (1907-1993) que utilizou as idéias de Hennig de forma mais ampla na biogeografia e formalizou o método que ficou conhecido como Biogeografia Filogenética (Funk, 2004). Ainda assim, a aplicação do método filogenético de Hennig e Brundin para se determinar a evolução da distribuição dos organismos ao longo do tempo era limitada às análises de grupos individualmente, já que não havia um método para integrar a informação proveniente de grupos de organismos distintos (Nelson, 1969; Platnick e Nelson, 1978; Nelson e Platnick, 1981, Funk, 2004).



Figura 1 – Fotografia de Gareth Nelson (à dir.) junto a Lars Brundin (à esq.), tirada por Christopher Humphries em 1988, próximo ao Museu Sueco de História Natural em Estocolmo (Naturhistoriska Riksmuseet). Imagem gentilmente cedida por G. Nelson, publicada originalmente em Nelson (2000).

Paralelamente a esta mudança de paradigma, surgia uma nova linha de pesquisa em biogeografia que permitia a análise dos padrões de distribuição de muitos grupos distintos de organismos: a panbiogeografia. Ela foi desenvolvida pelo botânico franco-italiano radicado na Venezuela Leon Croizat (e.g., Croizat, 1958; 1964), e utilizava a congruência de distribuições de organismos diferentes com base na análise de seus traços individuais para se obter um traço generalizado que representasse a distribui-

ção de toda uma biota (Funk, 2004). No contexto desta nova linha de pensamento, a distribuição atual dos organismos não era mais interpretada como resultado de múltiplos eventos de dispersão, mas sim da fragmentação de distribuições de linhagens ancestrais de organismos que, ao se isolarem geograficamente, davam origem a novas linhagens ao longo do tempo geológico. Este processo ficou conhecido como vicariância. Era o ingrediente integrativo que faltava à Biogeografia Filogenética de Hennig e Brundin. É neste contexto que apareceu Gareth J. Nelson (Figura 1), um jovem ictiólogo norte-americano do American Museum of Natural History de Nova Iorque que foi um dos responsáveis por uma verdadeira revolução na maneira de se encarar a biogeografia e os estudos sobre a distribuição dos organismos.

Nelson se formou em 1962 pela Universidade de Chicago e obteve seu doutorado pela Universidade do Hawaii em 1966, mesmo ano em que o revolucionário livro de Willi Hennig foi traduzido para o inglês. Especializou-se na sistemática e taxonomia de Clupeiformes, a ordem de peixes que inclui anchovas e sardinhas, mas sua contribuição científica à ictiologia extrapolou muito este grupo, tendo publicado importantes artigos sobre anatomia e sistemática de diversas linhagens de peixes. Além disso, desenvolveu bastante a teoria da sistemática filogenética, tornando-se uma referência nesta área do conhecimento. Ao longo de sua carreira, a maior parte da qual desenvolvida na Divisão de Peixes do American Museum of Natural History de Nova Iorque, tornou-se membro de muitas sociedades científicas importantes, como a Linnean Society of London, Society of Systematic Biologists e a Willi Hennig Society, e recebeu diversos prêmios pela sua produtiva contribuição à ciência (Annual Medal da Linnean Society of London, Stoye Award e Robert H. Gibbs Jr. Award da American Society of Ichthyologists and Herpetologists, dentre outros). Assim como na ictiologia e na sistemática teórica, Nelson trouxe uma importante contribuição à biogeografia ao integrar as idéias cladísticas de Hennig e Brundin ao conceito de panbiogeografia desenvolvido por Croizat (Funk, 2004). Nelson propôs que o método desenvolvido por Hennig e Brundin fosse aplicado a diversos grupos com distribuições semelhantes, buscando-se a congruência nos padrões biogeográficos e um melhor entendimento a cerca dos processos evolutivos que os geraram, o que ficou co-

nhecido mais tarde como Biogeografia Cladística ou de Vicariância (Nelson, 1974; Funk, 2004). Apesar dos processos de vicariância (hipóteses cientificamente testáveis) representarem a principal linha de raciocínio deste paradigma, os processos de dispersão também são incluídos na análise como explicações às exceções da vicariância. A partir daí, houve um grande desenvolvimento de diferentes metodologias buscando este objetivo, e atualmente a biogeografia constitui um ramo multidisciplinar da ciência com uma profusão de métodos abordando as mais diversas questões a cerca da distribuição dos seres vivos.

Atualmente, Gareth Nelson é pesquisador honorário e professor de Sistemática e Biogeografia no Departamento de Botânica da Universidade de Melbourne, Austrália, onde tem desenvolvido muitos trabalhos abordando a biogeografia de plantas na região do Pacífico em colaboração com sua colega de departamento e esposa, Dra. Pauline Ladiges. Recentemente, ele gentilmente concordou em participar de uma breve entrevista sobre suas impressões a cerca dos rumos que a biogeografia tem tomado nos últimos anos e suas perspectivas para o futuro. Esta entrevista é reproduzida abaixo, com o texto original em inglês transcrito no apêndice.

George Mattox: *A região neotropical é conhecida por abrigar uma vasta diversidade de grupos animais e vegetais e é tida como um dos lugares mais diversos do mundo. Como o senhor vê o futuro da biogeografia no Neotrópico?*

Gareth Nelson: Tenho uma experiência limitada com organismos neotropicais, o que na ictiologia compreende uma área de estudo especializada. Eu aprecio a “vasta diversidade de grupos”. Seu estudo é agora buscado por cientistas locais, e não predominantemente por “colonos”. Acredito que o futuro da biogeografia será realizado quase que completamente pelo estudo continuado do Neotrópico.

George Mattox: *As Nações Unidas decretaram que 2010 seria o ano internacional da biodiversidade. Quais as contribuições que a biogeografia pode trazer para a conservação das espécies?*

Gareth Nelson: Para mim, “biogeografia” e “biodiversidade” significam a mesma coisa. Conservação é outra questão. Eu fiquei impres-

sionado pela opinião de Wallace de 1863, pág. 234: “É para tais questões que o naturalista moderno coleta seu material; é para isto que ele continua desejando adicionar aos tesouros aparentemente sem fronteiras de nossos museus nacionais, e não descansará satisfeito enquanto seu país nativo, a distribuição geográfica, e a quantidade de variação de cada coisa viva permanecerem imperfeitamente conhecidos. Ele encara cada espécie vivente de animal e planta como letras individuais que irão compor um dos volumes da história de nossa terra; e, assim como algumas letras perdidas podem tornar uma sentença ininteligível, a extinção das numerosas formas de vida que o progresso do cultivo invariavelmente acarreta irão necessariamente obscurecer este incomensurável registro do passado. É portanto um importante objetivo, que deve ser imediatamente assegurado por instituições governamentais e científicas, que em todos os países tropicais colonizados por europeus sejam feitas as mais perfeitas coleções possíveis em todos os ramos da história natural e depositadas em museus nacionais, onde estarão disponíveis para estudo e interpretação. Se isto não for feito, futuras gerações certamente olharão para nós como pessoas tão imersas na busca por riquezas, que se tornaram cegas para considerações mais elevadas. Eles irão nos cobrar a culpa de ter permitido a destruição de alguns destes registros da Criação os quais tivemos o poder de preservar; e enquanto proferimos todas as coisas viventes como resultado direto e melhor evidência de um Criador, ainda assim, e com estranha inconsistência, vemos muitas delas perecerem irreversivelmente da face da terra, sem cuidado e desconhecidas” (On the physical geography of the Malay Archipelago, J. Roy. Geogr. Soc. 33:217-234). Não posso realmente melhorar isto.

George Mattox: *Historicamente, há uma separação entre a biogeografia histórica e ecológica, tanto em seus objetivos quanto nos pesquisadores que as praticam (e.g., Crisci, 2001). No entanto, tem-se havido um esforço para integrar estas duas áreas do conhecimento. Como o senhor enxerga esta integração?*

Gareth Nelson: Esta é uma área problemática na qual não posso afirmar ter tido muitas idéias. Sou cético em relação à integração e síntese, talvez por causa da “nova síntese” relacionada à sistemática. Vejo ecologia e história como pes-

quisas com diferentes interesses, que fazem diferentes séries de perguntas, paralelamente às noções de estações e habitações de Candolle.

George Mattox: Em 1978, o senhor afirmou que a biogeografia era uma disciplina “estranha” o que se refletia na falta de departamentos ou institutos de biogeografia e na inexistência de professores, curadores e profissionais desta área do conhecimento (Nelson, 1978). O senhor enfatizou a falta de porta-vozes da biogeografia. Em sua opinião, este problema ainda persiste hoje em dia e por quê?

Gareth Nelson: Atualmente há muito interesse pela biogeografia, mas ainda poucos biogeógrafos “profissionais”. Croizat foi uma das poucas pessoas na história a levar a disciplina a sério. Ainda assim, seu nome se tornou um termo de abuso hoje em dia. Sei que nos países latinos a “história das idéias” em geral e particularmente na biogeografia são levadas a sério. Por outro lado, são menos consideradas no mundo anglofônico, em que a história das coisas parece mais esquecida na pressão da pesquisa moderna. Eu revisei o pequeno livro texto de Robert MacArthur “Geographical Ecology” (1972). No prefácio ele afirma: “O estudante que aprender tanto a matemática quanto a leitura da bibliografia para completar um curso anual, estará pronto para fazer sua própria pesquisa.” Acredito que nossas universidades de maior vanguarda vêem seu papel como determinante no que pode ser ignorado de forma segura, no caso de MacArthur a maior parte da biogeografia.

George Mattox: Em seu artigo “A decade of challenge: the future of biogeography”, de 1985, o senhor afirmou que um dos principais objetivos da biogeografia nos dez anos seguintes seria contextualizar as importantes descobertas de Leon Croizat no paradigma cladístico. O senhor acha que, mais de duas décadas depois, este objetivo tem sido alcançado?

Gareth Nelson: Não sei, mas os recentes artigos por Michael Heads, à respeito da sistemática molecular e biogeografia, tendem a esta realização. Para ele, no entanto, tudo é “panbiogeografia”. Eu não tenho um problema com isso, mas o aspecto cladístico era muito desaprovado por Croizat, que considerava Hennig um nazista por haver estado no serviço militar e “ter sobrevivido à guerra.”

George Mattox: Atualmente, há uma ampla gama de métodos analíticos em biogeografia histórica, muitos deles com pontos fortes, mas também com algumas limitações. O senhor acredita que há um método mais eficiente para abordar questões biogeográficas ou que a aplicação de métodos distintos, mesmo que pautados em alicerces filosóficos diferentes, deve ser buscada?

Gareth Nelson: As pessoas sempre irão variar em sua abordagem à pesquisa nestas questões. Atualmente, um dos principais problemas diz respeito à datação de tempos de divergência. Há uma diversidade de métodos aqui, e muitas estimativas diferentes são possíveis com base nos mesmos dados sobre relações e distribuições geográficas. Um autor recente reclamou que “panbiogeógrafos não acreditam em relógio molecular”, como se deversem acreditar. Relevantes a esta discussão são as observações de J.B.S. Haldane (1930, *The duty of doubt*, p. 224): “a ciência deve seu maravilhoso progresso em grande parte ao hábito de questionar todas as teorias, mesmo aquelas sobre as quais uma ação é fundada. O mote da Royal Society, ‘Nullius in verba’, que pode ser parafraseada como ‘Não aceitamos a palavra de ninguém’, é uma regra sólida. [...] O exemplo da ciência mostra que isto não é um limite à ação.”

George Mattox: O senhor possui uma vasta produção científica no campo da sistemática e biogeografia de peixes. O que o levou a mudar o enfoque de sua linha de pesquisa da ictiologia para a biogeografia de plantas, mais recentemente?

Gareth Nelson: A vida em Nova Iorque não é fácil se você tem que trabalhar para se sustentar. Permaneci durante trinta anos, os quais achei que foram duros o bastante. Além disso, meu trabalho nos últimos anos envolvia a contagem de caracteres merísticos em pranchas radiografadas de pequenos peixes (anchovas), o que era cansativo para os olhos. Havia me casado com Pauline Ladiges, uma australiana, em 1991, e em 1997 achei que era hora de me mudar para estar com ela.

George Mattox: Recentemente, tem havido um grande avanço no desenvolvimento da biologia molecular, muitas vezes em detrimento de outras áreas importantes como a taxonomia e a sistemática mor-

fológica. Quais são as principais contribuições que a biologia molecular pode trazer para a biogeografia?

Gareth Nelson: Novamente, os artigos de Michael Heads são relevantes. Estes se destacam na minha opinião. Ou talvez seja simplesmente porque sou mais familiarizados com eles pois geralmente tenho que revisá-los para periódicos. Sinto-me obrigado, pois sem minhas revisões geralmente positivas, o que seriam deles?

George Mattox: *E quais são as principais armadilhas que a biologia molecular impõe aos praticantes da biogeografia?*

Gareth Nelson: A principal armadilha é a fenética, reconhecida ou não, particularmente na datação molecular.

George Mattox: *Para finalizar, o que o senhor diria aos estudantes de graduação e pós-graduação que estão iniciando seus estudos na biogeografia.*

Gareth Nelson: Penso que os estudantes se beneficiam por possuírem raízes no passado. Quando eu era responsável por um curso de biogeografia, pedia que os estudantes fizessem seminários orais curtos (15 minutos) sobre figuras históricas baseados em sua própria leitura. Hoje em dia, isso é muito fácil pois a Internet disponibiliza muito material histórico. Na biogeografia, há grandes realizações no passado que tem um lugar de valor na cultura humana. Nada disso pode ser “ignorado de forma segura.”

Agradecimentos

O autor é extremamente grato a Gareth Nelson por ter concedido esta entrevista e pela atenção despendida durante o desenvolvimento do manuscrito. Sinceros agradecimentos a Silvio Nihei pela oportunidade de entrevistar Gareth Nelson, e pelas sugestões dadas às perguntas e ao manuscrito. As perguntas formuladas também se beneficiaram de conversas produtivas com Márcio Bernardino da Silva. Agradecimentos também à Mônica de Toledo-Piza pelo incentivo à realização deste trabalho e a Marcelo de Carvalho por sugestões ao manuscrito. Monique Nouailhetas Simon contribuiu com a revisão linguística do texto. Em especial, a to-

dos os membros do Grupo de Discussão de Biogeografia, idealizado e mantido por alunos de pós-graduação dos diferentes departamentos do Instituto de Biociências da USP.

Bibliografia

- Briggs, J. C. e Humphries, C. J. (2004). Early classics. Pp. 5-13. IN Lomolino, M. V., Sax, D. F. e Brown, J. H. (eds.). Foundations of biogeography. Chicago: The University of Chicago Press.
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28, 157-168.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Caracas: publicado pelo autor.
- Croizat, L. (1964). Space, time, form: the biological synthesis. Caracas: publicado pelo autor.
- Funk, V. A. (2004). Revolutions in historical biogeography. Pp. 647-657. IN Lomolino, M. V., Sax, D. F. e Brown, J. H. (eds.). Foundations of biogeography. Chicago: The University of Chicago Press.
- Hennig, W. (1966). Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press.
- Lomolino, M. V., Sax, D. F. e Brown, J. H. (2004). Foundations of biogeography. Chicago: The University of Chicago Press.
- Nelson, G. (1969). The problem of historical biogeography. *Systematic Zoology* 18, 243-246.
- Nelson, G. (1974). Historical biogeography: an alternative formalization. *Systematic Zoology* 23, 555-558.
- Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of the History of Biology* 11, 269-305.
- Nelson, G. (1985). A decade of challenge: the future of biogeography. *Journal of the History of Earth Science Society* 4, 187-196.
- Nelson, G. (2000). Ancient perspectives and influence in the theoretical systematics of a bold fisherman. *The Linnean, Special Issue no. 2, Colin Patterson (1933-1998): a celebration of his life*, 9-23.
- Nelson, G. e Platnick, N. I. (1981). Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Nova Iorque: Columbia University Press.
- Platnick, N. I. e Nelson, G. (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27, 1-16.

Apêndice

Versão original da entrevista com Gareth Nelson

Appendix

Original version of the interview with Gareth Nelson

George Mattox: *The neotropical region is known to harbour a vast diversity of various groups of plants and animals, and is considered one of the most diverse places on earth. How do you see the future of biogeography in the neotropics?*

Gareth Nelson: I have limited experience with neotropical organisms, which in ichthyology comprise a specialized area of study. I appreciate the “vast diversity of groups”. Their study is now

pursued by scientists in place, not predominantly by “colonials”. I suppose that the future of biogeography will be realized most completely through the continued study of the Neotropics.

George Mattox: *The United Nations decreed that 2010 is the Year of Biodiversity. What contributions can biogeography bring to the conservation of species?*

Gareth Nelson: To me “biogeography” and “biodiversity” mean the same thing. Conservation is another matter. I was impressed with Wallace’s assessment of 1863:234: “It is for such inquiries the modern naturalist collects his materials; it is for this that he still wants to add to the apparently boundless treasures of our national museums, and will never rest satisfied as long as the native country, the geographical distribution, and the amount of variation of any living thing remains imperfectly known. He looks upon every species of animal and plant now living as the individual letters which go to make up one of the volumes of our earth’s history; and, as a few lost letters may make a sentence unintelligible, so the extinction of the numerous forms of life which the progress of cultivation invariably entails will necessarily render obscure this invaluable record of the past. It is therefore, an important object, which government and scientific institutions should immediately take steps to secure, that in all tropical countries colonized by Europeans the most perfect collections possible in every branch of natural history should be made and deposited in national museums, where they may be available for study and interpretation. If this is not done, future ages will certainly look back upon us as a people so immersed in the pursuit of wealth as to be blind to higher considerations. They will charge us with having culpably allowed the destruction of some of those records of Creation which we had in our power to preserve; and while professing to regard every living thing as the direct handiwork and best evidence of a Creator, yet, with a strange inconsistency, seeing many of them perish irrecoverably from the face of the earth, uncared for and unknown” (On the physical geography of the Malay Archipelago, J. Roy. Geogr. Soc. 33:217-234). I can’t really improve on that.

George Mattox: *Historically, there is a separation between a Historical Biogeography and an Ecological Biogeography, including their objectives and research groups practicing it. However, there have been efforts to integrate these two areas of knowledge. How do you see this integration?*

Gareth Nelson: This is a problematic area into

which I cannot claim much insight. I am skeptical about integration and synthesis, perhaps because of the “new synthesis” regarding systematics. Ecology and history I see as different research interests, which ask different series of questions, paralleling de Candolle’s notions of stations and habitations.

George Mattox: *In 1978, you affirmed that biogeography was a strange discipline, reflecting in the absence of departments or institutes of biogeography, or in the lack of professors, curators and professionals of biogeography. You emphasized the lack of a spokesman in biogeography. In your opinion, has this scenario changed? Do these problems persist today and why?*

Gareth Nelson: Today there is much interest in biogeography, but still few of any “professional” biogeographers. Croizat was one of the few persons in history to have taken the subject seriously. Yet today his name has become a term of abuse. I know that in Latin countries the “history of ideas,” generally and in particular in biogeography, is taken seriously. Less so in the Anglophone world, where the history of things seems best forgotten in the press forward of modern research. I reviewed Robert MacArthur’s small textbook on Geographical Ecology (1972). In the Preface he states: “The student who both learns the mathematics and reads from the bibliography, to complete a year’s course, is ready to do research on his own.” I came away with the idea that our foremost universities see their role as determining what can safely be ignored, in MacArthur’s case most of biogeography.

George Mattox: *In your article “A decade of challenge: the future of biogeography”, of 1985, you affirmed that one of the main objectives of biogeography in the subsequent ten years would be to place the important findings of Leon Croizat in the cladistic context. Do you think that, more than two decades later, this objective has been reached?*

Gareth Nelson: I don’t know, but the recent papers by Michael Heads, respecting molecular systematics and biogeography, tend toward that realization. For him, however, it is all “panbiogeography.” I don’t have a problem with that, but the cladistics aspect was anathema to Croizat, who considered Hennig a nazi because Hennig was in the military and “he survived the war.”

George Mattox: *Today, there is a wide plethora of analytical methods in Historical Biogeography,*

many of them with strong points but also with a few limitations. Do you think that there is an ideal method to face biogeographic questions or that the application of different methods, even with distinct philosophical backgrounds, must be sought?

Gareth Nelson: People will always vary in their approach to research in these matters. Today, one main problem concerns dating of divergence times. There is a diversity of methods here, with the result that many different estimates are possible based on the same data regarding relationships and geographic distribution. One recent author complained that “panbiogeographers do not believe in molecular clocks,” as if they should so believe. Relevant here are remarks of JBS Haldane (1930, *The duty of doubt*, p. 224): “science has owed its wonderful progress very largely to the habit of doubting all theories, even those on which one’s action is founded. The motto of the Royal Society, ‘Nullius in verba,’ which may be paraphrased ‘We take nobody’s word for it,’ is a sound rule.... The example of science shows that it is no check on action.”

George Mattox: *You have a vast scientific production in the field of systematics and biogeography of fishes. What made you change the scope of your research line from ichthyology to biogeography of plants, more recently?*

Gareth Nelson: Life in New York City is not easy if you have to work for a living. I lasted thirty years, which I thought were enough. Also my work in my last years there involved counting meristic characters on x-ray plates of small fishes (anchovies), which was wearing on the eyes. Also I had married Pauline Ladiges, an Australian, in 1991, and in 1997 I thought it was time to move to be with her.

George Mattox: *There has been a great development in molecular biology in the past years, sometimes to the detriment of other important fields such as taxonomy or morphological systematics. What are the main contributions that molecular biology can bring to biogeography?*

Gareth Nelson: Again relevant are the papers by Michael Heads. These stand out in my opinion. Or maybe it is just that I am more familiar with them because generally I have to review them for journals. I feel obliged, for without my generally positive reviews, what would become of them?

George Mattox: *And what are the main traps that*

molecular biology can set against biogeography?

Gareth Nelson: The main trap is phenetics, recognized or not, particularly in molecular dating.

George Mattox: *At last, what would you like to say to undergrad and graduate students who are beginning their studies in biogeography?*

Gareth Nelson: I think that students benefit from having some roots in the past. When I was responsible for a biogeography course, I had the students give short oral reports (15 minutes) on historical figures, based on their own reading. Nowadays, this is very easy because the Internet makes available so much historical material. In biogeography there is significant past accomplishment, which has a place of value in human culture. None of it can “safely be ignored.”