

MÁRIO SÉRGIO SIGRIST

**ÁREAS DE ENDEMISMO NA AMÉRICA DO SUL E SEUS
RELACIONAMENTOS HISTÓRICOS: ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE
ENDEMISMOS (PAE) E ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE BROOKS (BPA)**

Monografia apresentada à disciplina BZ027,
Estágio em Zoologia, como requisito para
obtenção do grau de Bacharel em Ciências
Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de
Carvalho.

CURITIBA

2006

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Cláudio J. B. de Carvalho pela oportunidade de participar das pesquisas em seu laboratório e pela profunda orientação. Acredito que seu prazer em resolver minhas dúvidas indicando trabalhos e artigos foram essenciais, não só para a monografia, mas também para meu futuro como biólogo. A amizade e o exemplo profissional serão sempre lembrados.

Aos colegas do laboratório Ana, Beatriz, Elaine, Elisandro, Jaime, Jayme, Lisiane, Mariza, Maureen e Peter pelo companheirismo e ótima convivência. As discussões sobre os métodos e a ajuda incondicional com os programas de computador me deixam particularmente em débito com Elaine e Peter. Agradeço também ao “outgroup” Silvio, pela conversa esclarecedora via e-mail sobre questões cladísticas.

Aos diversos professores que auxiliaram a procura por revisões e escolha de alguns dos táxons utilizados: Alberto Urben-Filho, Ives Sbalqueiro, James Ropper, Olaf Mielke, Paulo Labiak, Renato Goldenberg e Phill Mayers.

À minha família, pelo incentivo e profundo amor dedicado a mim em todos os momentos. Considero-me uma pessoa de sorte por ter os melhores exemplos de integridade e afeto que conheço, materializados nas figuras de meus pais e irmãos. A distância que nos separa é a mesma que nos fortalece...

À Thaís, por ter tornado meus dias mais alegres e as noites mais tranquilas durante todo tempo que estamos juntos, e por suportar pacientemente minhas conversas biogeográficas.

Dedico aos meus avós: Sérgio, Nilza, Walter e Daysi.

RESUMO

Contendo uma alta diversidade taxonômica, heterogeneidade de biomas e habitats, além de uma história geológica complexa, a região Neotropical se destaca pela crescente necessidade de estudos abrangentes, que lidem com o grande volume de informações e dados disponíveis. A Biogeografia busca desvendar os padrões de distribuição da biota e quais foram os processos que os geraram, permitindo acessar quais os processos participantes da formação das comunidades biológicas. O presente estudo utilizou dois métodos em Biogeografia Histórica, aplicados a um conjunto de 199 táxons pertencentes à 19 clados filogeneticamente distintos ocorrentes na região Neotropical. Para detecção das áreas de endemismo foi utilizado o método Panbiogeográfico da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) e os relacionamentos históricos entre áreas endêmicas foi verificado por meio da Biogeografia Cladística utilizando a Análise de Parcimônia de Brooks (BPA). A análise do PAE baseado em quadrículas de 4° x 4° resultou em áreas endêmicas localizadas na região do Panamá e Equador, além da divisão da Mata Atlântica em quatro áreas endêmicas, corroborando as divisões anteriormente propostas. Uma segunda análise foi realizada, com a Mata Atlântica dividida em quadrículas de 1° x 1°, buscando aumentar a resolução das áreas para propósitos conservacionistas. A análise do BPA para formulação de hipóteses sobre o relacionamento histórico entre áreas endêmicas foi realizada utilizando dois sistemas de classificação. Em ambos os casos as áreas da Mata Atlântica formaram um agrupamento monofilético, ao passo que Amazônia mostrou-se com uma região composta por áreas historicamente distintas. Os resultados ainda indicam que áreas abertas, como o Cerrado e o Chaco, possuem maior afinidade com as regiões Amazônicas. São apresentadas as descrições dos métodos utilizados e algumas perspectivas futuras para a pesquisa na região.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	4
2.1 Objetivo Geral	4
2.2 Objetivos Específicos.....	4
3. MATERIAL E MÉTODOS	5
3.1 Obtenção dos dados e literatura.....	5
3.2 Táxons utilizados.....	5
3.3 Montagem do banco de dados.....	10
3.4 Análise dos dados.....	10
3.4.1 Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE).....	10
3.4.2 Análise de Parcimônia de Brooks (BPA).....	12
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4.1 Análise de Parcimônia de Endemismos.....	22
4.1.1 PAE: áreas de endemismo e conservação da biodiversidade.....	22
4.1.2 PAE e homologia biogeográfica.....	23
4.1.3 Áreas endêmicas na América do Sul e Mata Atlântica.....	24
4.1.4 Endemismo e riqueza.....	33
4.2 Análise de Parcimônia de Brooks.....	35
4.2.1 O BPA e a Biogeografia Cladística.....	35
4.2.2 Relações entre áreas na América do Sul.....	39
4.2.3 Amazônia e Mata Atlântica: Unidades naturais?.....	46
5. CONCLUSÕES	48
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
ANEXOS	57

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Áreas de estudo divididas em quadrículas para representação na matriz do PAE. A–Região Neotropical, B–Mata Atlântica.....	11
Figura 2. Áreas propostas por Amorin & Pires (1996) utilizadas no BPA primário.....	14
Figura 3. Províncias biogeográficas definidas por Morrone (2006) e analisadas no BPA primário. A sub-região amazônica foi dividida em 3 grandes áreas seguindo os critérios de Amorin & Pires (1996), conforme proposto por Nihei (no prelo).....	14
Figura 4. Hipóteses filogenéticas dos 13 táxons utilizados na análise do BPA primário (A-N), com os ramos terminais e nós internos numerados para representação na matriz.....	16-21
Figura 5. Cladograma de consenso estrito resultante da análise do PAE na região Neotropical (C = 623, IC = 31, IR = 28).....	26
Figura 6. Quadrículas endêmicas identificadas a partir do cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia das quadrículas de 4° x 4°	27
Figura 7. Cladograma de consenso estrito resultante da PAE na Mata Atlântica (C = 482, IC = 25, IR = 13).....	30
Figura 8. Quadrículas endêmicas identificadas a partir do cladograma de consenso estrito da análise de parcimônia das quadrículas de 1° x 1°	31
Figura 9. Mapas divididos em quadrículas de 4° x 4° (A) e de 1° x 1° (B) representadas conforme a riqueza total de táxons.....	33
Figura 10. Representação das incongruências nos cladogramas individuais dos táxons. Números representam espécies e letras as respectivas áreas de ocorrência. Modificado de Page (1988).....	36
Figura 11. Táxon presente nas áreas 1 e 2 e os relacionamentos obtidos sob as diferentes premissas. Modificado de Crisci et al. (2003).....	37
Figura 12. Cladograma de consenso estrito (C=354, IC=65, IR=61) resultante do BPA primário utilizando as áreas endêmicas propostas por Amorin & Pires (1996).....	40
Figura 13. Comparação entre os relacionamentos encontrados por Amorin & Pires (1996) (A) e o presente estudo (B).....	41

Figura 14. Resultados do BPA primário utilizando a classificação de áreas segundo Morrone (2006) com a subregião Amazônica dividida em três regiões conforme Amorin & Pires (1996). A – Cladograma de consenso estrito das subregiões (C=294, IC=79, IR=29). B – Cladograma de consenso estrito das províncias (C=338, IC=68, IR=50). Cladograma de consenso estrito das províncias considerando somente os clados com representantes em pelo menos seis das 11 áreas (C=210, IC=66, IR= 61).....	44
Figura 15. Número de espécies analisadas presentes em cada bioma.....	45

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Lista das quadriculas endêmicas e os respectivos táxons sinapomórficos da análise de 1° x 1°. Os números representam a identidade de cada táxon na matriz de dados e no cladograma de consenso estrito.....31
- Tabela 2.** Lista das quadriculas endêmicas e os respectivos táxons sinapomórficos da análise de 4° x 4°. A coluna ‘Número’ representa a identidade de cada táxon na matriz de dados e no cladograma de consenso estrito.....32

1. INTRODUÇÃO

Atualmente, por volta de 1,7 milhão de espécies são reconhecidas e catalogadas pela Ciência, sendo que diversas estimativas sugerem ser esta apenas uma pequena parcela do total de organismos vivos (ERWIN, 1997). Toda esta imensa biodiversidade não se encontra distribuída uniformemente no planeta, fazendo com que algumas regiões possuam uma maior riqueza taxonômica quando comparadas a outras.

A Biogeografia é o ramo da ciência que procura desvendar os padrões de distribuição da biota e quais foram os processos que os geraram. Historicamente, tem sido dividida em duas vertentes: Biogeografia Histórica e Biogeografia Ecológica; diferenciadas basicamente pela escala espaço-temporal que investigam (BROOKS, 1988; HUMPHRIES & PARENTI, 1999). Contudo, ultimamente esta visão dicotômica tem sido ofuscada pelo recente reconhecimento de que fatores históricos têm modelado os padrões de diversidade não somente em escalas globais, mas também em escalas locais, e que fatores ecológicos podem causar diferenciação e cladogênese (MORITZ *et al.*, 2000; CRISCI *et al.*, 2006).

A Biogeografia Histórica busca reconstruir a história de associação entre os organismos e as áreas que estes ocupam (PAGE & CHARLESTON, 1998). Na busca por elucidar tais associações, a biogeografia identifica três principais processos espaço-temporais capazes de modificar a distribuição geográfica dos organismos: extinção, dispersão e vicariância.

Embora não haja controvérsia sobre a influência dos eventos de extinção na formação de padrões distribucionais, o mesmo não pode ser dito em relação aos eventos de dispersão e vicariância. Estas últimas hipóteses podem ser distinguidas em parte devido à idade das barreiras que separam distribuições disjuntas. A hipótese de dispersão implica em uma barreira mais antiga do que a disjunção ao passo que, em padrões originados por vicariância, o surgimento da barreira é concomitante a disjunção (CRISCI *et al.*, 2003).

A hipótese de dispersão, apoiada nas idéias de Darwin e Wallace, foi tida como a explicação dominante até a metade do século XX. Esta linha de pensamento dificilmente pode ser testada devido a diversas premissas *ad hoc*, como por exemplo, a existência de centros de origem e a enorme variedade de critérios para determiná-los (EHRlich & WILSON, 1991, MEDINA *et al.*, 2001). Ainda, explicar padrões gerais como fruto de processos de dispersão quando linhagens de diferentes capacidades dispersivas compõem a análise, implica necessariamente em hipóteses menos parcimoniosas (HEADS, 2004).

Por outro lado, a proposição de que eventos vicariantes seriam os principais geradores de padrões distribucionais, ganhou impulso com a descoberta da tectônica de placas como explicação da deriva continental. O dinamismo geológico do planeta passou então a ser considerado um fator determinante nos processos de especiação e distribuição da biota (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

Neste contexto, os estudos de Leon Croizat foram de primordial importância. Em contraposição a Biogeografia Histórica Dispersalista, com uma abordagem focada em organismos particulares, Croizat passou a estudar a distribuição de diversos táxons em busca de padrões mais gerais, responsabilizando eventos de vicariância como sua principal causa. O método panbiogeográfico (CROIZAT, 1958) introduziu o conceito de homologia entre áreas através da distribuição da biota (MORRONE, 2001a), de modo que as áreas passaram a ser classificadas hierarquicamente de acordo com a origem e diversificação dos organismos que as ocupam. Como resultado, tornou-se possível interpretar historicamente as divisões do mundo em regiões, províncias e áreas endêmicas.

Outro avanço no campo da Biogeografia Histórica ocorreu com a síntese entre a Panbiogeografia e a sistemática filogenética (CRAW, 1988; mas ver COLACINO, 1997). Empregando métodos cladísticos, a biogeografia passou a utilizar informações sobre a filogenia de grupos aliada a distribuição dos organismos para inferir os relacionamentos históricos entre áreas endêmicas, passando de uma fase de pesquisa descritiva para uma fase analítica (HUMPHRIES & PARENTI, 1999). Esta nova fase, denominada Biogeografia Cladística ou Vicariante, possui como principal objetivo esclarecer relacionamentos entre áreas através da distribuição e filogenia dos táxons (WILEY, 1988).

Existe atualmente uma grande variedade de métodos e técnicas empregados na Biogeografia Histórica (para revisão ver CRISCI *et al.*, 2003). Diversos trabalhos têm sido publicados de forma a confrontar a eficácia destas técnicas, aplicando-as as mais diversas situações e regiões biogeográficas (EBACH & HUMPHRIES, 2002; MORRONE & CARPENTER, 1994; VAN VELLER *et al.*, 2002; BROOKS & VAN VELLER, 2003; VILLALOBOS, 2006).

Contendo uma alta diversidade taxonômica, heterogeneidade de biomas e habitats, além de uma história geológica complexa, a região Neotropical tem se destacado pela crescente necessidade de estudos abrangentes, que lidem com o grande volume de informações e dados disponíveis. O avanço da pressão antrópica sobre seus ecossistemas

torna urgente o entendimento da estrutura biótica da região para o delineamento de estratégias conservacionistas efetivas.

Basicamente, a região Neotropical compreende o sul dos Estados Unidos, México, América Central e América do Sul, exceto a região dos Andes e sul da Argentina e Chile (AMORIM & PIRES, 1996; CARVALHO, 2003), sendo composta pelas sub-regiões Caribenha, Amazônica, Chaquenha e Paraná (MORRONE, 2006). Destas, destacam-se as sub-regiões Amazônica e Paraná devido à presença de grandes formações florestais com alto índice de endemismo (SILVA & SANTOS, 2005).

Embora existam estudos onde tais divisões bióticas sejam corroboradas como unidades monofiléticas, em alguns casos as evidências sugerem haver áreas cujas subdivisões não se relacionam entre si, constituindo áreas híbridas (CRACRAFT & PRUM, 1988; PRUM, 1988; AMORIM & PIRES, 1996; PATTON *et al.*, 1997; COSTA *et al.*, 2000; RON 2000; MORITZ *et al.*, 2000; COSTA, 2003).

O emprego de diferentes métodos e premissas aplicados a variados conjuntos taxonômicos pode incorrer em relacionamentos de área incongruentes. Encontrar padrões comuns entre diferentes análises parece promissor na busca por um melhor entendimento dos processos envolvidos na distribuição e diversificação da biota (CARVALHO *et al.* 2003). Tendo isto em vista, o principal intuito deste trabalho reside em contribuir com o avanço do conhecimento biogeográfico no Neotrópico utilizando métodos da Biogeografia Histórica aplicados a um amplo conjunto de dados distribucionais e filogenéticos de grupos taxonômicos distintos.

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Identificar regiões de endemismo e analisar os relacionamentos históricos entre áreas endêmicas na porção Neotropical da América do Sul por meio de dados filogenéticos e distribucionais.

2.2 Específicos

a) Utilizar o método da Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE) para identificar as áreas de endemismo dos táxons analisados;

b) Definir os relacionamentos históricos entre áreas endêmicas previamente reconhecidas na América do Sul, por meio do método da Análise de Parcimônia de Brooks (BPA);

c) Analisar as possíveis diferenças nos relacionamentos quando empregados dois diferentes sistemas de classificação de áreas endêmicas;

d) Discutir os métodos empregados e comparar os resultados obtidos com outros estudos realizados na região.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Obtenção de dados e literatura

O primeiro passo para a realização de estudos biogeográficos consiste na obtenção dos dados de distribuição dos organismos. Dentre as diversas fontes disponíveis, os trabalhos de revisão taxonômica possuem considerável credibilidade, pois além de uma grande quantidade de espécimes serem analisados, os materiais provêm dos mais diversos museus e instituições de pesquisa. Outro ponto importante reside em uma identificação segura das espécies, feita por um especialista da área.

A busca pela bibliografia foi feita utilizando sítios da internet como o Portal da Capes (<http://www.periodicos.capes.gov.br>), que possui acesso às bases de dados bibliográficos “ISI Web of Knowledge” e “Google Acadêmico”, por exemplo. Foi acessado ainda o site do Portal da Informação (<http://www.portal.ufpr.br/index.php>), o qual é vinculado ao Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Paraná e disponibiliza uma ampla variedade de periódicos, teses e catálogos, além de permitir acesso a bancos de dados de busca como o “Biological Records” e o “Zoological Abstracts”.

Foram também consultados livros e artigos presentes no acervo pessoal do Professor Dr. Claudio J. B. Carvalho, localizado no Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia – Diptera, Departamento de Zoologia da UFPR.

3.2 Táxons utilizados

A escolha dos táxons foi feita com base em dois critérios previamente estabelecidos: os táxons deveriam ser monofiléticos e possuírem distribuição restrita à região Neotropical (*sensu* MORRONE, 2006).

O uso de agrupamentos naturais para identificação de áreas endêmicas atesta que a área estudada possui táxons descendentes de um ancestral comum que habitava aquela área, fazendo com que estas espécies sejam exclusivas do lugar onde se originaram (POSADAS & MIRANDA-ESQUIVEL, 1999). Em outras palavras, o uso de táxons parafiléticos não faz sentido, pois sua origem remete a diferentes ancestrais que poderiam habitar áreas diferentes da qual objetiva-se analisar.

Infelizmente, as hipóteses de relacionamento filogenético são escassas para a maioria dos grupos biológicos (COSTA *et al.* 2000), fazendo com que a monofilia de alguns táxons seja baseada na convergência de informações entre estudiosos daquele grupo. Estes táxons apesar de incorporados na Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE), método que não utiliza informações filogenéticas, foram excluídos da Análise de Parcimônia de Brooks (BPA). Foram analisados no PAE 19 táxons, dos quais 13 possuem hipóteses filogenéticas e puderam ser utilizados no BPA. Estes últimos encontram-se assinalados com (*).

a) *Adelpha* Hübner, 1819.

O gênero *Adelpha* pertence à família Nymphalidae (Lepidoptera) e é composto por pouco menos de uma centena de espécies distribuídas desde os Estados Unidos até Uruguai e Argentina. Os pontos de ocorrência dos complexos *Adelpha melona* e *Adelpha cocala* foram retirados a partir da revisão de 1124 exemplares feita por WILLMOTT (2003). As respectivas subespécies indicadas na revisão foram aqui consideradas como pertencentes a linhagens filogeneticamente distintas (CRACRAFT, 1986).

b) *Aechmea* Ruiz & Pav.

Com aproximadamente 172 espécies, este gênero pertence à família Bromeliaceae (bromélias). O presente estudo utilizou dados de distribuição do complexo *Aechmea multiflora*, constituído por três espécies revisadas por CANELA *et al.* (2003). São plantas robustas, com folhas duras e serrilhadas com mais de um metro de comprimento, geralmente epífitas. As três espécies analisadas encontram-se distribuídas ao longo da Mata Atlântica e, de acordo com os critérios estabelecidos pela IUCN, estas espécies são classificadas como vulneráveis à extinção.

c) *Agaporomorphus* Zimmermann, 1921. (*)

Agaporomorphus é um gênero de besouros da família Dytiscidae cuja monofilia baseia-se na ausência de bursa copulatória e presença de finas estrias na superfície dos élitros. A distribuição das cinco espécies do grupo foi consultada em MILLER (2001).

d) *Anelosimus* Simon, 1891. (*)

As aranhas do gênero *Anelosimus* pertencem à família Theridiidae. Caracterizam-se por serem aranhas de comportamento social ou subsocial. Devido à complexa taxonomia do grupo, uma série de trabalhos tem revisado tanto a taxonomia quanto as relações filogenéticas

entre suas espécies. As espécies do gênero são agrupadas em três clados isolados, sendo que dois destes foram revisados em AGNARSSON (2005), trabalho do qual foram compilados os dados de distribuição do grupo de espécies *ethicus*, composto por seis espécies.

e) *Balacha* Melichar, 1926. (*)

O gênero *Balacha* encontra-se inserido na família Cicadellidae (Hemiptera) e possui sete espécies válidas. Contrariamente aos demais membros da subfamília Cicadellinae, que se alimentam do xilema de diversos gêneros de plantas, os membros deste grupo parecem restringir sua alimentação às espécies de *Eryngium* (Apiaceae). As localidades de ocorrência foram acessadas na revisão feita por TAKIYA & MEJDALANI (2004).

f) *Carapoa* González-Sponga, 1998. (*)

O gênero *Carapoa* (Araneae, Pholcidae) reúne nove espécies de aranhas distribuídas na América do Sul. São caracterizadas por serem animais pequenos com pernas longas e viverem frequentemente em habitações humanas. Os dados referentes à sua distribuição foram consultados a partir da revisão feita por HUBER (2005), na qual foram descritas cinco novas espécies, todas pertencentes à região da Mata Atlântica.

g) *Charis* Hübner, 1819. (*)

Gênero de lepidópteros da família Riodinidae. Seus membros possuem uma alta similaridade interespecífica. O grupo é relativamente pouco estudado devido ao pequeno porte e pouca coloração. São animais presentes em uma ampla variedade de habitats florestais, e podem ser encontrados visitando diversos tipos de flores, porém predominam em ervas da família Asteraceae. Foram utilizados na análise biogeográfica os dados de distribuição do complexo de espécies *Charis gynaea*, obtidos da revisão de HALL & HARVEY (2001).

h) *Coenosopsia* Malloch, 1924. (*)

O gênero *Coenosopsia* encontra-se inserido na família Anthomyiidae (Diptera). Trata-se de um grupo morfológicamente homogêneo, diferenciado principalmente pela estrutura da genitália do macho. São organismos endêmicos do novo mundo, distribuídos desde o sul/sudeste dos Estados Unidos até o sul do Brasil. As localidades de coleta foram compiladas dos trabalhos de MICHELSEN (1991), NIHEI & CARVALHO (2004) e BORTOLANZA *et al.* (2006).

i) *Eremocaulon* Soderstr & Londoño, 1987.

Eremocaulon é um gênero de bambus (Poaceae, Bambuseae) endêmico do Brasil. São encontrados na Mata Atlântica, em Matas de Galeria do planalto central e nas florestas de igapó no oeste da bacia Amazônica. A distribuição geográfica das cinco espécies do gênero foi obtida a partir da revisão realizada por LONDOÑO & CLARK (2002).

j) Heteropachylinae Kury, 1994. (*)

A subfamília Heteropachylinae (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) é composta por 14 espécies de opiliões. Ocorrem na região da Mata Atlântica, principalmente no nordeste do Brasil. Trata-se de um grupo pouco estudado em que as relações filogenéticas foram primariamente propostas por MENDES (2005). Esta revisão analisou 662 espécimes, fornecendo dados de distribuição, resolução de sinonímias, proposição de três novas espécies, sendo uma delas pertencente a um novo gênero.

l) *Hypselotropis* Jekel, 1855. (*)

O gênero possui 17 espécies e pertence à família Anthribidae (Coleoptera). Como exemplos de sinapomorfias que definem o grupo podem-se citar: (1) carena do pigídio curta e (2) prosterno subplano e deprimido na metade posterior. A distribuição das 16 espécies do gênero foi consultada na revisão de MERMUDES (2005).

m) *Nicomia* Stal, 1858. (*)

As cigarrinhas do gênero *Nicomia* pertencem à subfamília Nicomiinae (Hemiptera, Membracidae). Atualmente 12 espécies são incluídas no grupo, sendo nove novas, distribuídas na Mata Atlântica e região Amazônica. Diversas sinapomorfias sustentam a monofilia do grupo como, por exemplo, a cápsula genital retraída dentro do abdômen. A distribuição do gênero foi obtida de ALBERTSON & DIETRICH (2005).

n) *Oxyepoecus* Santschi, 1926.

As formigas do gênero *Oxyepoecus* pertencem a subfamília Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae), a mais diversa dentre as 16 subfamílias reconhecidas atualmente. São animais criptobióticos, exclusivos da região Neotropical. Algumas espécies do gênero já foram observadas habitando ninhos de outras espécies de formigas. As localidades de coleta foram adquiridas com base no trabalho de ALBUQUERQUE & BRANDÃO (2004), no qual consta a revisão do subgrupo de espécies *vezenyii* (11 espécies).

o) *Physalaemus* Fitzinger, 1816.

Physalaemus é um gênero de rãs da família Leptodactylidae (Amphibia, Anura) composto atualmente por 46 espécies distribuídas do sul do México ao norte da Argentina. Os dados distribucionais foram obtidos da revisão do grupo feita por NASCIMENTO *et al.* (2005). Baseando-se em morfometria, morfologia externa, padrões de coloração e osteologia, os autores reconheceram sete subgrupos para o gênero: *P. cuvieri*, *P. signifer*, *P. albifrons*, *P. deimaticus*, *P. gracilis*, *P. henselli* e *P. olfersi*.

p) *Polietina* Schnabl & Dziedzicki, 1911. (*)

O gênero *Polietina* pertence à família Muscidae (Diptera) e possui 15 espécies, reconhecidas pela presença de sétulas na parede pós-alar e presença de três sétulas notopleurais (CARVALHO, 2002). As localidades de ocorrência de 13 espécies foram compiladas da revisão feita por NIHEI & CARVALHO (2005).

q) *Pseudoptilolepis* Snyder, 1949. (*)

Gênero de muscídeos (Diptera, Muscidae) Neotropicais encontrados desde a Nicarágua até o Brasil. A monofilia deste grupo é suportada pela presença de cílios na superfície dorsal da calíptra inferior bem como pelo edeagos bifido (Carvalho, 2002). Atualmente são reconhecidas nove espécies, quatro recém descritas. Os dados de distribuição do grupo foram obtidos de SCHUEHLI & CARVALHO (2005).

r) *Serdia* Stal, 1860. (*)

Os percevejos do gênero *Serdia* são encontrados da Costa Rica ao sul do Brasil e pertencem à família Pentatomidae (Heteroptera). Os dados obtidos para análise biogeográfica foram fornecidos pela revisão de 353 exemplares feita por FORTES & GRAZIA (2005). Com as cinco novas espécies descritas, o gênero passou a possuir 18 espécies.

s) *Siphlophis* Fitzinger, 1843. (*)

O gênero de serpentes *Siphlophis* pertence à família Colubridae (Pseudoboini). São animais encontrados do Panamá até o sudeste/sul do Brasil e suas espécies podem ser facilmente diferenciadas de acordo com as características do hemipênis. A distribuição do gênero foi obtida a partir da revisão feita por PRUDENTE (1998).

3.3 Montagem do banco de dados

A partir das revisões obtidas foi elaborado um banco de dados de distribuição das espécies (Anexo 1) no qual constam os nomes dos táxons, país e estado de ocorrência e as respectivas coordenadas geográficas das localidades de coleta.

As coordenadas geográficas para localidades presentes no Brasil foram consultadas a partir do Cadastro de Cidades e Vilas do Brasil (IBGE, 1998) ou do site Species link (<http://slink.cria.org.br>) por meio da ferramenta de busca “GeoLoc”. As coordenadas para locais de coleta nos demais países puderam ser obtidas a partir dos sites “Falling Rain Global Gazetteer” (<http://www.fallingrain.com/world>) e “Fuzzy Gazetteer” (<http://tomcat-dmaweb1.jrc.it/fuzzyg/query/>). Devido à ausência de informações precisas e ao fato de algumas vilas ou povoados não constarem nos bancos de dados consultados, a latitude e longitude de certos locais de coleta não puderam ser encontradas (Anexo 2). Embora estas localidades tenham sido automaticamente excluídas das análises, este fato não acarretou na exclusão de qualquer espécie.

Os dados de distribuição das espécies foram então inseridos no programa ArcView GIS 3.2a (ESRI, 1999), para a geração de mapas de distribuição georeferenciados. Embora este programa contemple as necessidades das análises propostas, os dados foram transferidos na forma de ‘shapefiles’ para o programa ArcGIS 9 (ESRI, 2004), uma vez que este último possui acesso a um maior número de ferramentas de análise e opções de edição de imagens. Os mapas com os pontos de ocorrência encontram-se dispostos no anexo 3.

3.4 Análise dos dados

3.4.1 Análise de Parcimônia de Endemismos – PAE

O método PAE foi originalmente desenvolvido por Rosen (1988 *apud* MORRONE, 1994) com o intuito de decifrar os padrões de distribuição dos táxons em diferentes horizontes geológicos, permitindo detectar as origens e extinções de linhagens ao longo do tempo. Ao incluir o fator temporal, o método em seu sentido original pode ser classificado como PAE *dinâmico*, em contraposição às outras duas modalidades mais atuais que analisam somente o horizonte geológico atual (PAE *estático*) (NIHEI, 2006).

As três modalidades do método se diferenciam em virtude das unidades geográficas operacionais (OGU’s) utilizadas. No PAE primordial de Rosen, estas unidades baseiam-se em localidades de coleta. Posteriormente CRACRAFT (1991) sugeriu o uso de áreas previamente

delimitadas como, por exemplo, regiões interfluviais (SILVA & OREN, 1996) e, mais recentemente, MORRONE (1994) propôs o uso de quadriculas georeferenciadas (ex: COSTA *et al.*, 2000). As modalidades do método baseadas em localidades de coleta e em áreas pré-determinadas buscam uma classificação hierárquica das unidades operacionais, ao passo que a modalidade proposta por MORRONE (1994) tem por objetivo detectar e identificar áreas de endemismo, reconhecendo as OGU's sem a necessidade de hipóteses *ad hoc*.

O presente estudo aplicou a metodologia proposta por MORRONE (1994) em duas etapas, diferenciadas pela escala espacial abordada. Na primeira análise, a região Neotropical foi dividida em quadriculas de 4° x 4° de latitude e longitude (Figura 1A) e posteriormente a análise foi focada na região da Mata Atlântica (JOSSE *et al.*, 2003), esta última dividida em quadriculas menores de 1° x 1° (Figura 1B). Em ambos os casos as quadriculas foram identificadas com números para representação na matriz de dados, sendo somente consideradas as quadriculas com registros de ocorrência. A análise da região Neotropical considerou um total de 199 táxons e na Mata Atlântica, devido à ausência de alguns destes grupos, foram utilizados os dados de 125 espécies.

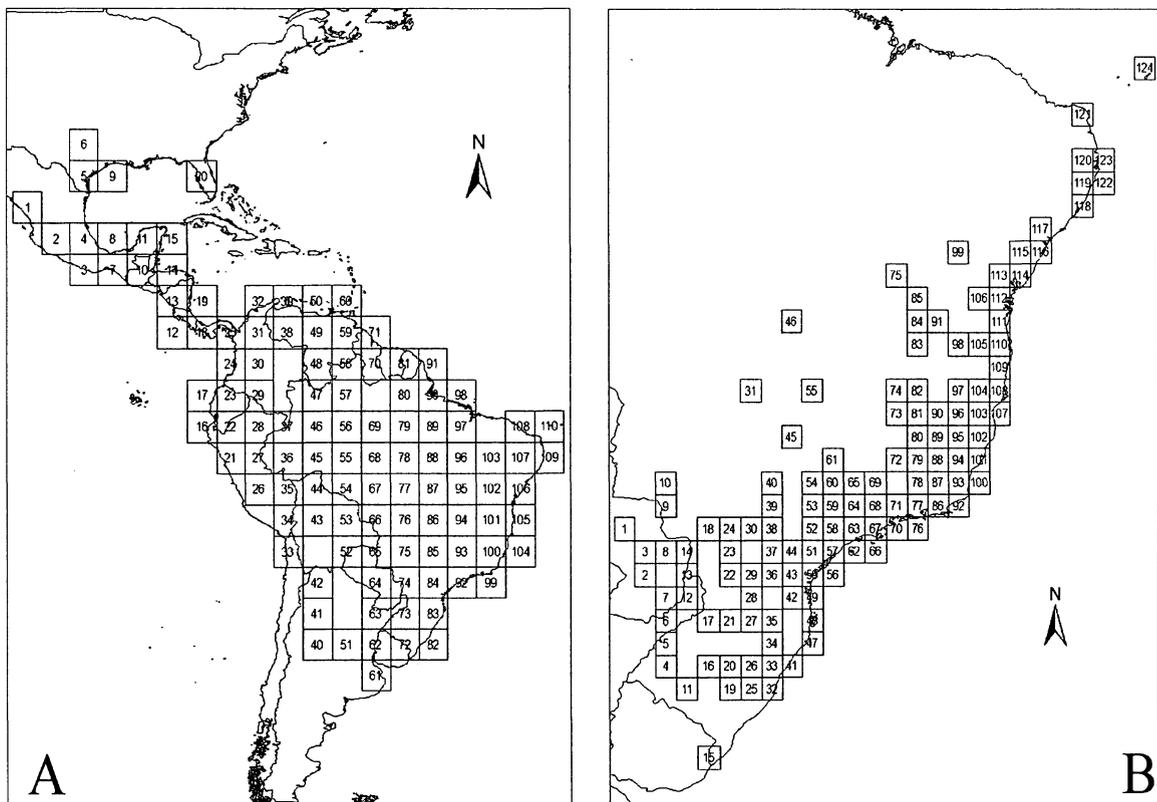


Fig. 1. Áreas de estudo divididas em quadriculas para representação na matriz do PAE. A - Região Neotropical, B - Mata Atlântica. Somente representadas as quadriculas com as espécies analisadas.

O próximo passo consistiu na montagem das matrizes de dados de presença-ausência de espécies nas quadrículas (Anexo 4). Analogamente a análise cladística, as quadrículas são consideradas como táxons e os táxons são considerados como caracteres. A matriz é então representada por codificação binária onde a presença de uma espécie em determinada quadrícula é codificada como '1' e sua ausência por '0' (MORRONE, 1994). Para polarização dos caracteres foi inserida uma área ancestral hipotética codificada pela ausência total de táxons ("All zero"), o que implica considerar a ausência e presença de espécies como caracteres primitivos e derivados, respectivamente.

Tanto a construção das quadrículas georeferenciadas quanto as matrizes de presença-ausência para foram feitas com auxílio da ferramenta "Hawth's Analysis Tool" para ArcGis 9 (<http://www.spatial ecology.com>), a qual permite a contagem dos pontos existentes dentro de cada quadrícula. A matriz gerada pela contagem dos pontos foi posteriormente editada de modo que a matriz final possuísse somente as codificações binárias '0' e '1'.

Para análise das matrizes e edição dos cladogramas resultantes foi utilizado o método da parcimônia empregado pelos programas NONA (GOLOBOFF, 1999) e WINCLADA (NIXON, 2002). O cladograma mais parcimonioso foi obtido por busca heurística, sendo selecionados os comandos "hold 50000; hold/ 10 e mult* 100;". O comando "hold" determina o número de árvores na memória, "hold/" determina o número de árvores mais parcimoniosas retidas por replicação, e "mult*" corresponde ao número de replicações. Posteriormente os nós não suportados foram colapsados e a opção por um cladograma de consenso estrito foi selecionada caso mais de um cladograma fosse encontrado. O cladograma de consenso estrito minimiza a influência de táxons amplamente dispersos uma vez que preserva somente os agrupamentos mais robustos (MORRONE, 1994). Não foram empregadas otimizações, de modo que os táxons sinapomórficos representam somente mudanças não ambíguas no cladograma.

As áreas endêmicas foram identificadas a partir do cladograma de consenso estrito, onde aparecem representadas pela presença de dois ou mais táxons sinapomórficos. A informação sobre hierarquia das quadrículas é baseada em táxons encontrados em mais de uma área, sendo designados como táxons *sinendêmicos* (ROSEN, 1992 *apud* NIHEI, 2006).

3.4.2 Análise de Parcimônia de Brooks – BPA

A Análise de Parcimônia de Brooks, à semelhança de outros métodos da Biogeografia Cladística, utiliza as hipóteses de relacionamento filogenético entre os táxons para inferir os relacionamentos históricos entre as áreas que estes organismos ocupam.

Essencialmente, os diversos métodos disponíveis possuem em comum o fato de iniciarem suas análises com a construção de ‘cladogramas de área’ a partir dos cladogramas taxonômicos, por meio da substituição dos táxons presentes nos ramos terminais pela suas respectivas área de ocorrência. Contudo, a diferença entre os métodos é evidente na forma com são obtidos ‘cladogramas gerais de área’ a partir dos cladogramas de área dos táxons (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

O BPA emprega técnicas de parcimônia para obter cladogramas gerais de área e foi originalmente desenvolvido por BROOKS (1981) para estudos ecológicos históricos envolvendo o relacionamento entre parasitas e seus hospedeiros, recebendo também a denominação de análise de coespeciação (BROOKS & MCLENNAN, 1991). A utilização do método em biogeografia se deu a partir da analogia de que os táxons poderiam representar os parasitos de sua área de ocorrência, a qual por sua vez é considerada como hospedeiro (PAGE & CHARLESTON, 1998).

Desde sua formulação original o método passou por modificações (WILEY, 1988; BROOKS, 1990), sendo atualmente identificadas duas etapas: ‘BPA primário’, que busca identificar um padrão geral de relacionamentos entre áreas, e ‘BPA secundário’, cuja função consiste em representar todas as exceções ao padrão geral (BROOKS et al, 2001). Embora o método seja mais robusto quando contempladas ambas as etapas (RIDDLE, 2005), o presente estudo aplicou somente o BPA primário por questões discutidas posteriormente.

O BPA primário foi aplicado a três conjuntos de áreas diferentes. Na primeira análise foram utilizadas as áreas propostas por AMORIM & PIRES (1996), sendo acrescentada a área ‘Venezuela / Colômbia’ (Ven/Col) no componente Noroeste (Fig. 2A e B). A delimitação de uma área a mais se fez necessária devido à presença de algumas espécies analisadas na região.

Os dois últimos conjuntos de áreas analisadas foram baseadas na proposta de MORRONE (2006), seguindo as modificações propostas por NIHEI (no prelo). Em ambos os casos a sub-região Amazônica foi dividida em três áreas: AmzN, AmzSW e AmzSE. Tais divisões seguem a proposta de AMORIM & PIRES (*op. cit.*) e baseiam-se nos rios Amazonas, Madeira – Mamoré, Parnaíba, Tocantins e Xingu, que cortam a região. A necessidade da modificação da proposta feita por MORRONE (2006) é justificada devido ao grande número de áreas amazônicas nesta proposta, o que exigiria um maior número de táxons para se obter resolução do cladograma.

Os relacionamentos destas áreas foram testados considerando primeiramente as províncias biogeográficas adjacentes à Amazônia (Fig. 3) e posteriormente as províncias adjacentes foram agrupadas em suas respectivas subregiões, sendo a subregião Chaquenha

composta pelas formações abertas Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa e a subregião Paraná constituída pela Mata Atlântica, Floresta do Paraná e Mata de Araucárias.

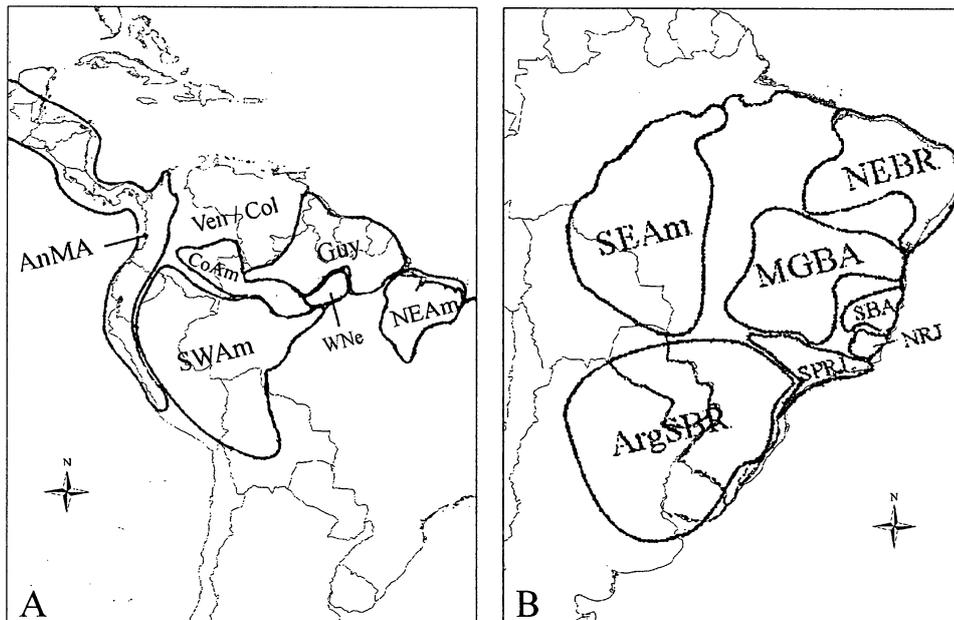


Fig. 2. Áreas propostas por Amorim & Pires (1996) utilizadas no BPA primário. A – Componente Noroeste, B – Componente Sudeste. Abreviaturas: AnMA – Andes e América Central; Ven/Col – Venezuela e Colômbia; Guy – Guiana; CoAm – Amazônia Colombiana; WNe – Oeste do Rio Negro; SWAm – Sudoeste da Amazônia; NEAm – Nordeste da Amazônia; SEAm – Sudeste da Amazônia; NEBR – Nordeste do Brasil; MGBA – Minas Gerais e Bahia; SBA – Sul da Bahia; NRJ – Norte do Rio de Janeiro; SPRJ – São Paulo e Rio de Janeiro; ArgSBR – Argentina e Sul do Brasil. Modificado de AMORIM e Pires (1996).



Figura 3. Províncias biogeográficas definidas por Morrone (2006) e analisadas no BPA primário. A sub-região amazônica foi dividida em 3 grandes áreas seguindo os critérios de Amorim & Pires (1996), conforme proposto por Nihei (no prelo). Abreviaturas: AnMA - Andes e América Central; AmzSW – Sudoeste da Amazônia; AmzSE – Sudeste da Amazônia; AmzN – Norte da Amazônia. Modificado de Morrone (2006).

Os mapas contendo as áreas endêmicas analisadas foram georeferenciados com auxílio da ferramenta “Georeferencing”, disponível no programa ArcGis 9. A sobreposição entre os mapas contendo as áreas e as distribuições das espécies permitiu identificar em quais destas áreas os táxons ocorrem, facilitando a construção dos cladogramas de área para cada táxon.

O procedimento para montagem dos cladogramas individuais de área consiste em substituir os nomes das espécies na filogenia do grupo pelas suas respectivas áreas de ocorrência. Posteriormente, os ramos terminais e os nós internos das relações filogenéticas foram identificados com números para representação na matriz binária aditiva. A ordem e disposição dos números (componentes) não interferem nos resultados desde que, uma vez iniciada a análise, esta ordem permaneça a mesma (BROOKS & MCLENNAN, 1991).

A figura 4 (A-N) mostra os cladogramas individuais de área com a devida numeração dos componentes para representação na matriz, bem como as áreas ocupadas pelos táxons de acordo com o sistema de classificação empregado. As áreas ocupadas pelos táxons considerando as sub-regiões de MORRONE (2006), não se encontram representadas, porém podem facilmente ser inferidas a partir dos dados da segunda coluna (“Morrone, 2006 modificado”), agrupando-se as áreas de formação aberta (Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampas) sob a denominação de sub-região Chaquenha, e as áreas da costa atlântica brasileira (Mata Atlântica, Floresta do Paraná e Mata de Araucária) formando a sub-região Paraná.

A partir dos dados apresentados na figura 4, foram montadas as matrizes para cada conjunto de áreas (Anexo 4). Na matriz do BPA (áreas x componentes), a ocorrência da espécie em determinada área é codificada por ‘1’ e sua ausência por ‘0’. As áreas com ausência de representantes de determinado clado foram codificadas como ‘?’, para que não ocorram inferências *a priori* sobre dispersão ou extinção (WILEY, 1988). Uma área ancestral hipotética codificada pela ausência de qualquer componente foi inserida para polarização dos caracteres (CRISCI, 2003), buscando agrupar as áreas pela presença, e não ausência, de componentes. O uso de uma área hipotética ancestral é um procedimento estritamente cladístico para enraizamento do cladograma (NIHEI, comunicação pessoal).

As matrizes foram editadas no programa NEXUS Data Editor (PAGE, 2001) e exportadas para o programa WINCLADA (NIXON, 2002) para análise de parcimônia. Foram utilizados os seguintes comandos: hold 100; hold / 50; mult* 100. Os nós não suportados foram colapsados, e caso mais de uma árvore mais parcimoniosa fosse encontrada, buscou-se o consenso estrito. Foi utilizada ainda a opção DELTRAN (slow optimization), a qual favorece paralelismos (dispersão) sobre reversões (extinção) (WILEY, 1988).

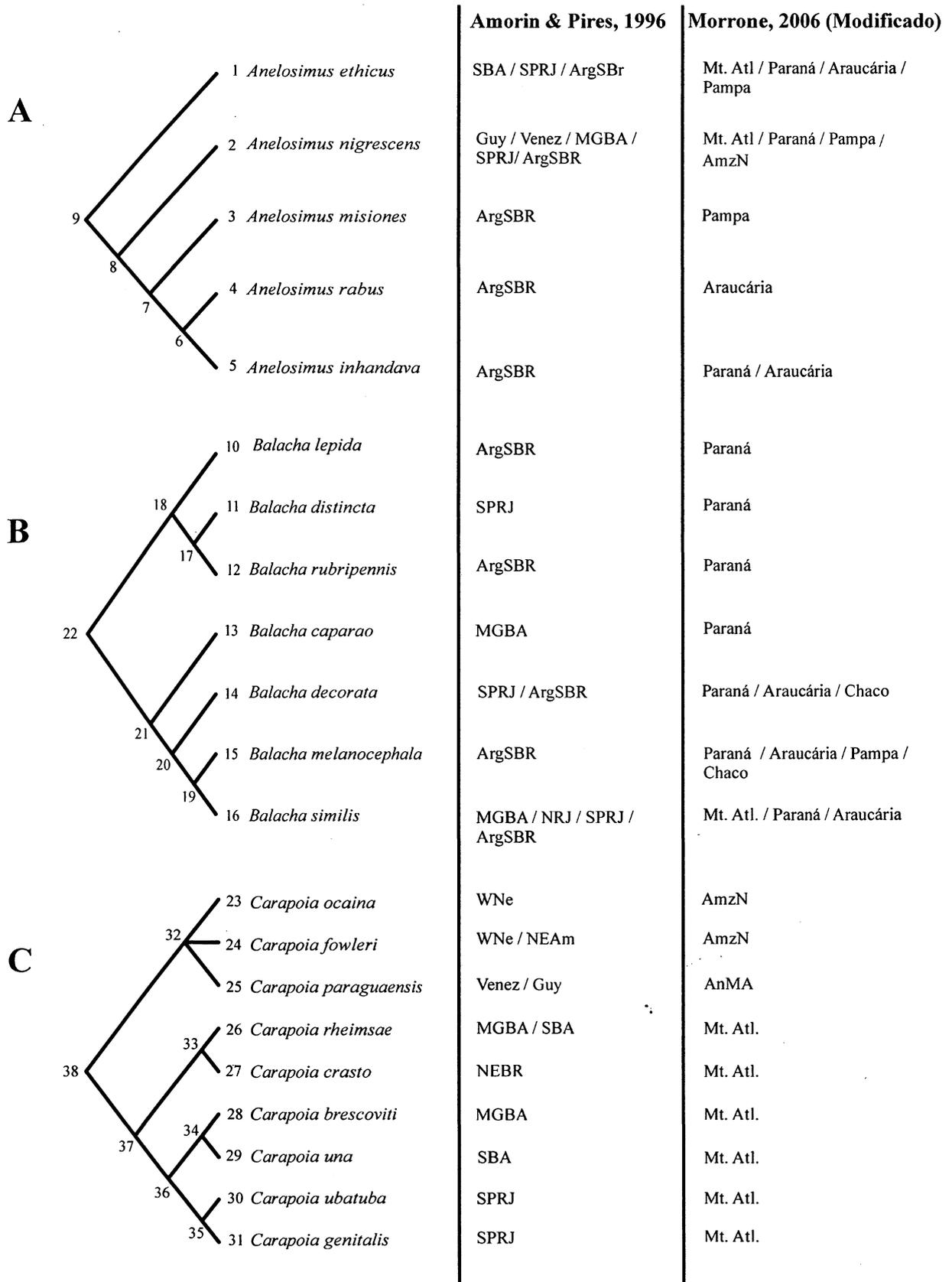


Figura 4. A- *Anelosimus ethicus* (Agnarsson, 2005), B – *Balacha* (Takiya & Mejdalani, 2004) e C – *Carapoia* (Huber, 2005). Legenda na página 21.

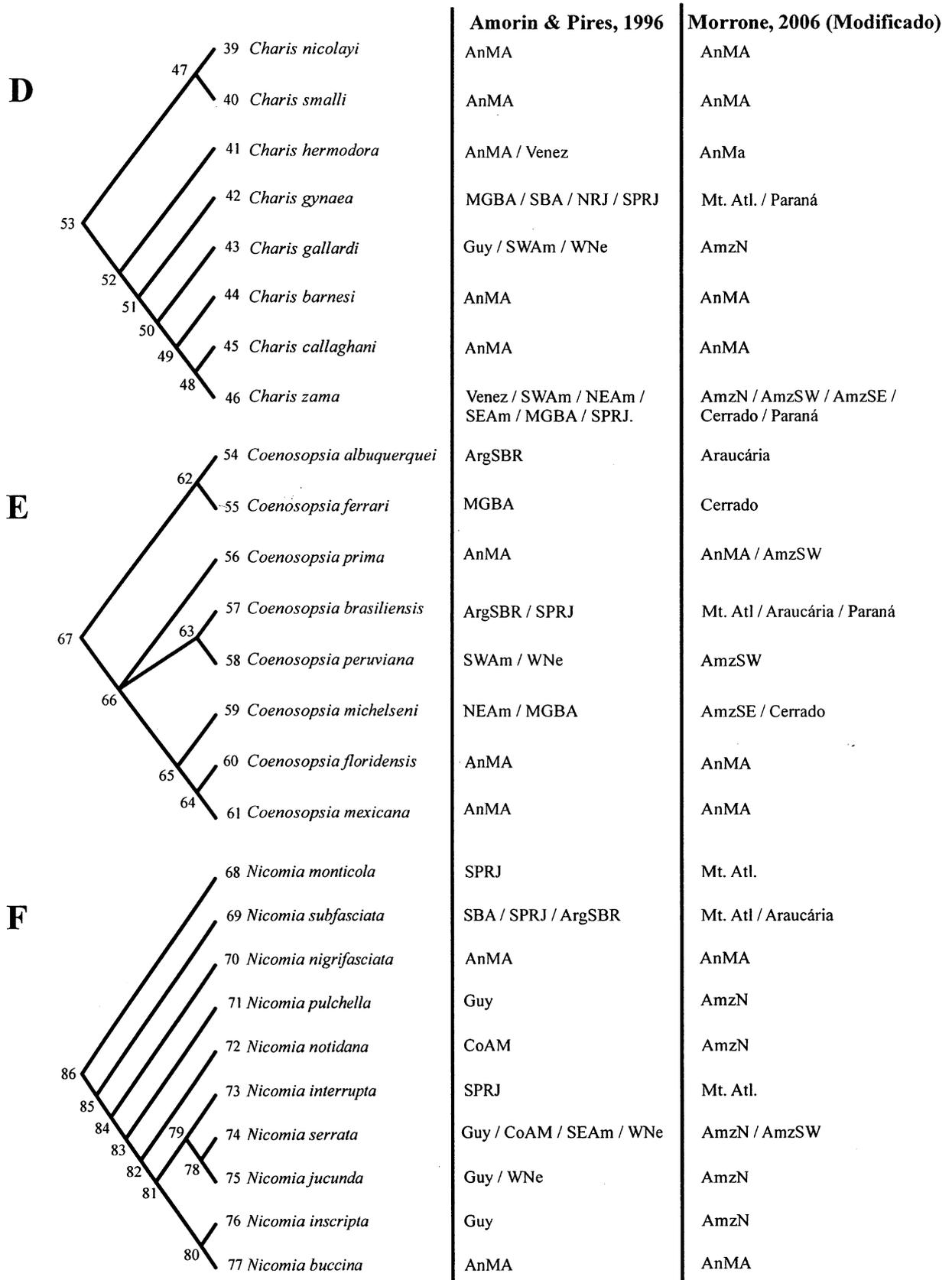


Figura 4. D – *Charis gynaea* (Hall & Harvey, 2001), E – *Coenosopsia* (Nihei & Carvalho, 2004) e F – *Nicomia* (Albertson & Brandão, 2004). Legenda na página 21.

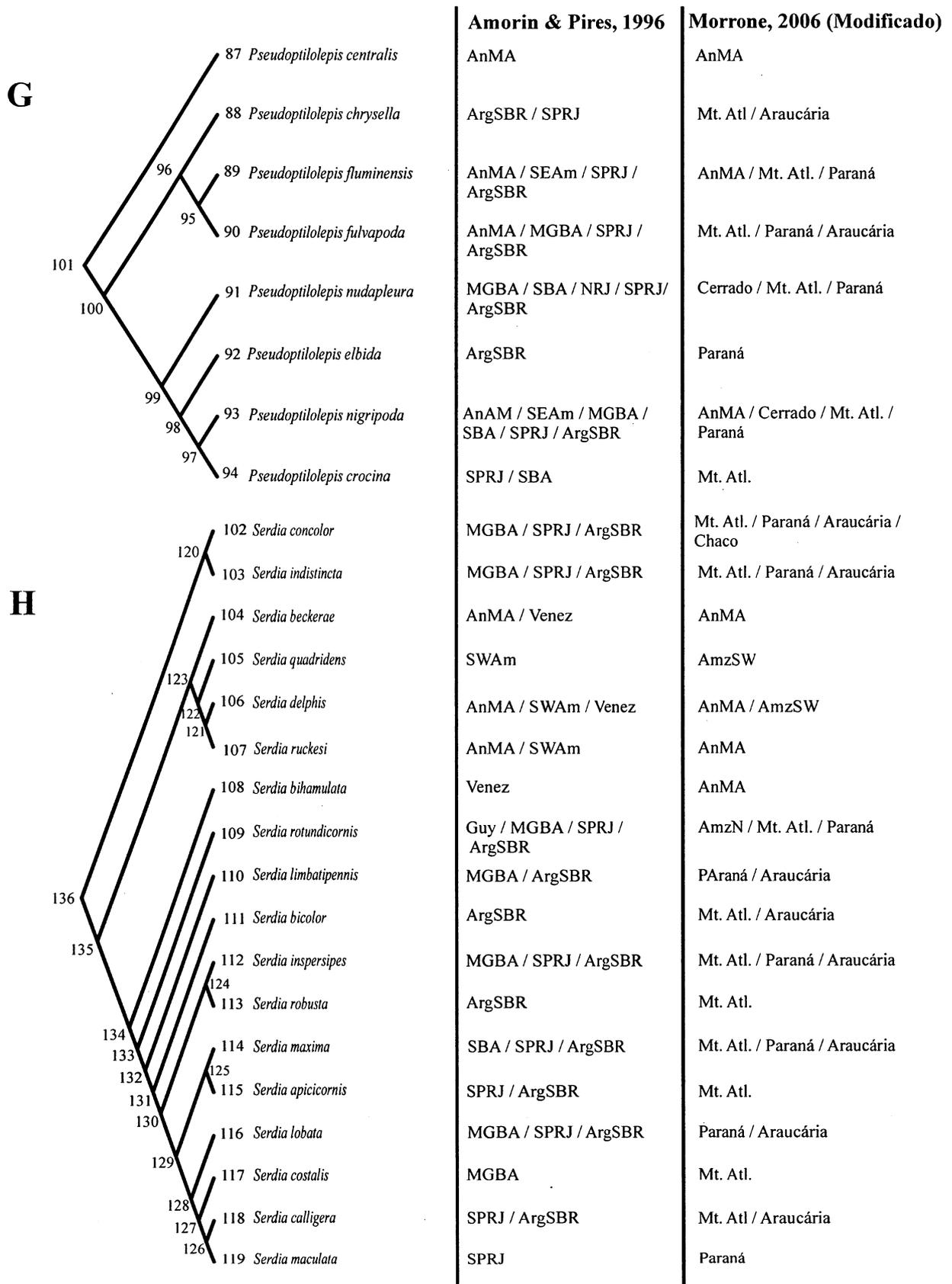


Figura 4. G – *Pseudoptilolepis* (Schuehli & Carvalho, 2005) e H – *Serdia* (Fortes & Garzia, 2005). Legenda na página 21.

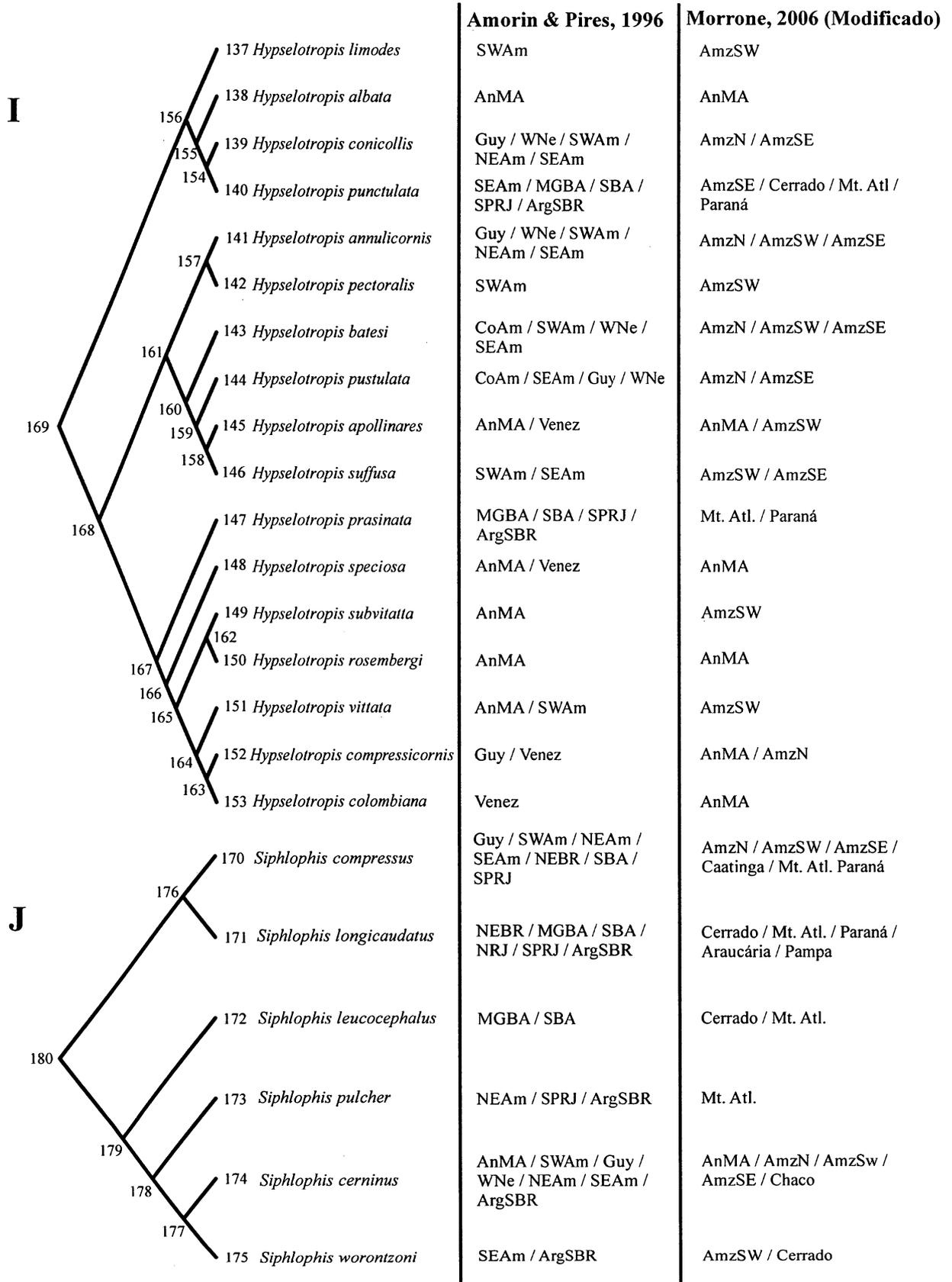
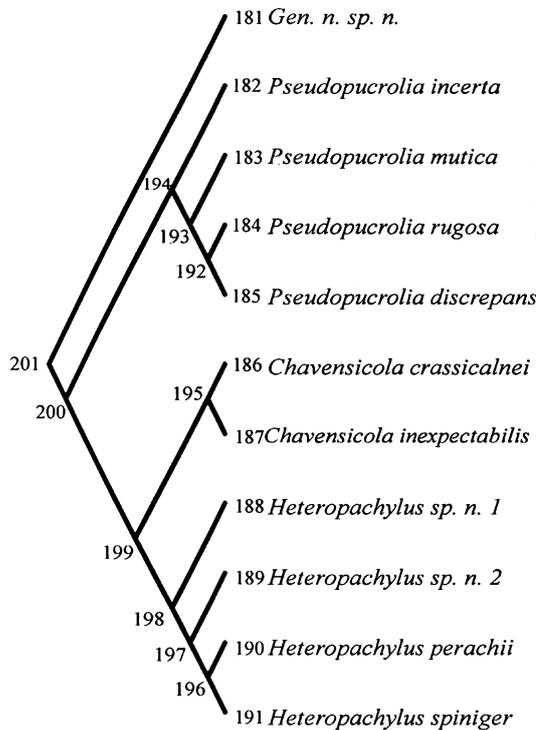


Figura 4. I – *Hypselotropis* (Mermudes, 2005) e J – *Siphlophis* (Prudente, 1998). Legenda na página 21.

L

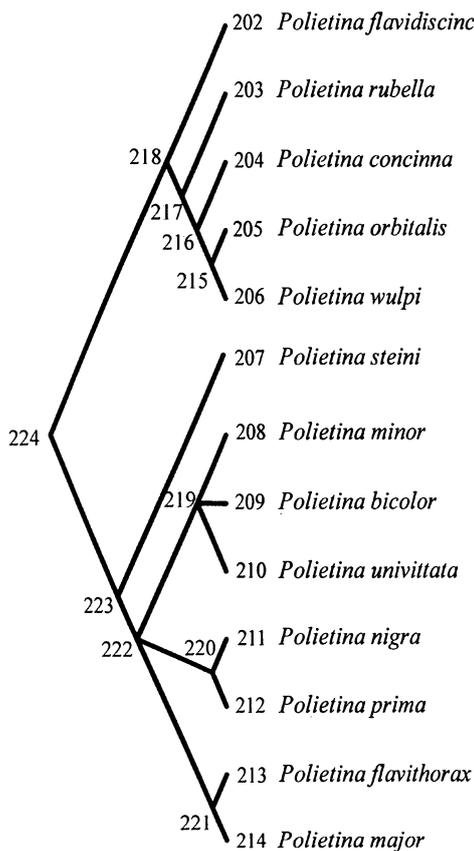


Amorin & Pires, 1996

Morrone, 2006 (Modificado)

181 <i>Gen. n. sp. n.</i>	MGBA / SBA	Mt. Atl.
182 <i>Pseudopucroliia incerta</i>	NEBR	Mt. Atl.
183 <i>Pseudopucroliia mutica</i>	NEBR / MGBA / SBA	Mt. Atl.
184 <i>Pseudopucroliia rugosa</i>	NEBR	Caatinga
185 <i>Pseudopucroliia discrepans</i>	NEBR	Caatinga / Mt. Atl.
186 <i>Chavensicola crassicalnei</i>	NEBR	Mt. Atl.
187 <i>Chavensicola inexpectabilis</i>	SBA	Mt. Atl.
188 <i>Heteropachylus sp. n. 1</i>	MGBA	Mt. Atl.
189 <i>Heteropachylus sp. n. 2</i>	SBA	Mt. Atl.
190 <i>Heteropachylus perachii</i>	MGBA	Mt. Atl.
191 <i>Heteropachylus spiniger</i>	NEBR	Mt. Atl.

M



202 <i>Polietina flavidiscincta</i>	SWAm / CoAm	AmzN / AmzSW
203 <i>Polietina rubella</i>	AnMA	AnMA
204 <i>Polietina concinna</i>	AnMA	AnMA
205 <i>Polietina orbitalis</i>	SWAm / SEAm / NEBR / SBA / MGBA / NRJ / SPRJ / ArgSBR	AmzSW / AmzSE / Cerrado / Mt. Atl. / Paraná / Araucária / Pampa
206 <i>Polietina wulpi</i>	AnMA	AnMA
207 <i>Polietina steini</i>	SEAm / NEBR / SBA / SPRJ ArgSBR	AmzSE / Mt. Atl. / Paraná / Araucária
208 <i>Polietina minor</i>	SPRJ / ArgSBR	Mt. Atl. / Paraná
209 <i>Polietina bicolor</i>	SPRJ / ArgSBR	Mt. Atl. / Paraná / Araucária
210 <i>Polietina univittata</i>	SPRJ / ArgSBR	Mt. Atl. / Araucária
211 <i>Polietina nigra</i>	AnMA / Guy / NEAm / WNe/ Venez / CoAm / SEAm / NRJ/ NEBR / SPRJ	AnMA / AmzN / Caatinga / Mt. Atl.
212 <i>Polietina prima</i>	AnMA / SWAm / SEAm / CoAm / WNe / NEBR / SPRJ	AmzN / AmzSW / AmzSE / Mt. Atl.
213 <i>Polietina flavithorax</i>	SWAm / SEAm / WNe / SPRJ / ArgSBR	AmzN / AmzSW / AmzSE / Cerrado / Mt. Atl. / Paraná / Araucária
214 <i>Polietina major</i>	SWAm / SEAm / NRJ / SPRJ ArgSBR	AmzSW / Cerrado / Mt. Atl. / Paraná

Figura 4. L – *Heteropachylinae* (Mendes, 2005) e M – *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005). Legenda na página 21.

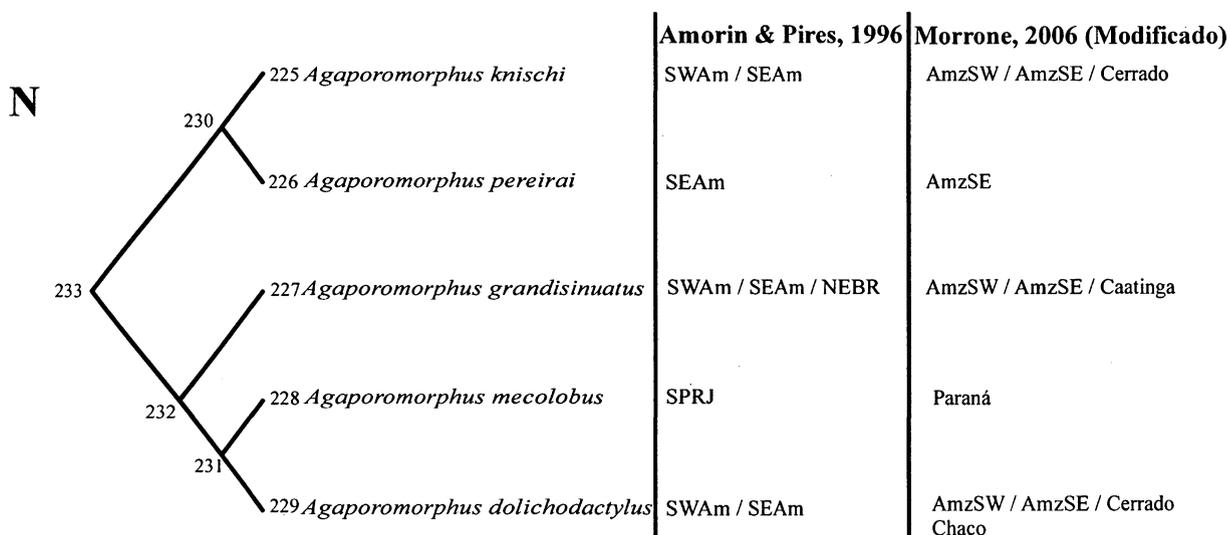


Figura 4. N – *Agaporomorphus* (Miller, 2001). Hipóteses filogenéticas dos 13 táxons utilizados na análise do BPA primário (A-N), com os ramos terminais e nós internos numerados para representação na matriz. As colunas à direita indicam as áreas ocupadas pelas espécies de acordo com o sistema de classificação. Áreas em AMORIM & Pires (1996): AnMA – Andes e América Central; Venez. – Venezuela e Colômbia; Guy – Guiana; CoAm – Amazônia Colombiana; WNe – Oeste do Rio Negro; SWAm – Sudoeste da Amazônia; NEAm – Nordeste da Amazônia; SEAm – Sudeste da Amazônia; NEBR – Nordeste do Brasil; MGBA – Minas Gerais e Bahia; SBA – Sul da Bahia; NRJ – Norte do Rio de Janeiro; SPRJ – São Paulo e Rio de Janeiro; ArgSBR – Argentina e Sul do Brasil. Áreas em Morrone (2006) modificado: AnMA – Andes e América Central; AmzN – Norte da Amazônia; AmzSW – Sudoeste da Amazônia; AmzSE – Sudeste da Amazônia; Cerrado – Cerrado; Caatinga – Caatinga; Chaco – Chaco; Pampa – Pampas; Paraná – Floresta do Paraná; Araucária – Mata de Araucária; Mt. Atl. – Mata Atlântica.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise de Parcimônia de Endemismos

4.1.1 PAE: áreas de endemismo e conservação da biodiversidade

As áreas de endemismo são definidas como entidades históricas de congruência distribucional entre dois ou mais táxons monofiléticos, não decorrente do acaso (HAROLD & MOOI, 1994). Esta congruência pode não ser verificada em todas as escalas, porém relativo nível de simpatria é um pré-requisito (MORRONE, 1994).

Uma premissa implícita em qualquer área de endemismo é a de que sua biota possui uma única história e conseqüentemente as relações biogeográficas entre os elementos desta biota devem ser as mesmas. Caso esta premissa não seja verificada, a área em questão pode se tratar de uma unidade composta (LINDER, 2001). O uso de áreas compostas possui um efeito indesejável particularmente na Biogeografia Cladística, onde causam um aumento de incongruências nos relacionamentos entre áreas devido à paralogia (NELSON & LADIGES, 1996).

Ao estudarmos padrões distribucionais em ilhas, a determinação de áreas endêmicas não representa um grande problema. Supõe-se que cada unidade (ilha) possui uma identidade biótica relativamente antiga sendo possível, deste modo, considerá-las como unidades discretas. Porém, em escalas intracontinentais nem sempre é fácil definir unidades endêmicas discretas, sendo primordial que estas áreas sejam metodologicamente delimitadas para possíveis reproduções experimentais e testes das hipóteses geradas (SILVA & OREN, 1996).

Usualmente, um dos métodos utilizados para delimitação de áreas de endemismo tem sido a sobreposição das áreas de distribuição de espécies (ex: CRACRAFT, 1985). As áreas de distribuição de cada táxon são definidas por meio de uma linha, a qual engloba todos os pontos de ocorrência daquele táxon e, na medida em que mais grupos são acrescentados, as áreas de endemismo podem ser identificadas pela intersecção das diversas áreas de distribuição (CRISCI *et al.*, 2003). Contudo, o uso de um amplo conjunto de dados distribucionais de variados grupos taxonômicos favorecem delimitações arbitrárias (AXELIUS, 1991).

No sentido de aprimorar a delimitação de áreas endêmicas, a PAE baseado em quadrículas constitui um método direto e de fácil execução, cujos resultados podem ser

melhorados na medida em que mais dados tornarem-se disponíveis (SILVA *et al.*, 2004). Além de determinar áreas endêmicas por meio de organismos de distribuição restrita, estas áreas também incluem elementos taxonômicos amplamente distribuídos (POSADAS & MIRANDA-ESQUIVEL, 1999), permitindo reconhecer endemismos em níveis hierárquicos diferentes. Outra faceta pertinente deste método reside em evitar delimitações subjetivas de áreas endêmicas.

A distribuição restrita de dois ou mais táxons delimitando áreas endêmicas indica que fatores históricos encontram-se operantes, ou favorecendo a especiação ou fornecendo condições para que táxons amplamente dispersos outrora, mantenham suas populações na região. As áreas de endemismo possuem deste modo especial importância, pois representam áreas de produção de biodiversidade no passado e conseqüentemente podem ser reservatórios do potencial evolucionário para o futuro (BROOKS & MCLENNAN, 1992).

Deste modo, um importante aspecto das áreas endêmicas diz respeito ao estabelecimento de prioridades nos esforços conservacionistas. Nos dias atuais, o avanço da pressão antrópica sobre ecossistemas e a crescente fragmentação de áreas remanescentes requerem urgência na preservação dos recursos naturais.

4.1.2 PAE e homologia biogeográfica

A homologia é entendida como um conceito estritamente comparativo, significando equivalência das partes por origem comum. Se por um lado a sistemática filogenética faz uso da comparação das distribuições de caracteres para inferir homologia entre táxons, a biogeografia detecta homologias entre áreas por meio da comparação entre as distribuições geográficas dos táxons individuais (MORRONE, 2001a).

Além de seu uso para detecção de áreas endêmicas, a Análise de Parcimônia de Endemismos fornece uma hipótese de homologia biogeográfica acerca dos relacionamentos históricos entre estas áreas. Ao agrupar áreas de acordo com o compartilhamento dos táxons, o método gera um cladograma onde as dicotomias terminais representam áreas que compartilham conexões bióticas recentes (MORRONE & CRISCI, 1995 *apud* BROOKS & VAN VELLER, 2003).

A eficácia do PAE para inferir relacionamentos entre áreas tem sido debatida com frequência na literatura. A maior parte das críticas é dirigida ao fato de o método não incorporar informações filogenéticas em sua análise o que tem levado alguns autores a

desconsiderá-lo como uma metodologia pertencente à biogeografia histórica (HUMPHRIES & PARENTI, 1999; mas ver MORRONE, 2005).

MORRONE (2001a) propôs que os relacionamentos entre áreas deveriam seguir um programa composto de duas etapas. A primeira consiste em delinear uma hipótese de homologia biogeográfica primária, a qual fornece uma conjectura a respeito de uma história biogeográfica comum. Esta etapa seria realizada pelo PAE e outros métodos panbiogeográficos, que identificam áreas de endemismo e fornecem uma hipótese acerca da natureza destas. Por sua vez, esta hipótese pode ser testada em uma segunda etapa por meio da informação filogenética dos grupos, constituindo a hipótese de homologia biogeográfica secundária.

4.1.3 Áreas endêmicas na América do Sul e Mata Atlântica

A análise de parcimônia das matrizes (quadrículas x táxons), tanto das quadriculas de 4° x 4° quanto das de 1° x 1°, resultaram em 50.000 árvores mais parcimoniosas. A saturação da memória computacional, por múltiplas árvores igualmente parcimoniosas antes da finalização da busca heurística, pode ser explicada pelo baixo número de caracteres (táxons) filogeneticamente informativos suportando as áreas (BROWER, 2006). Consequentemente, as árvores de consenso estrito obtidas representam um universo amostral que foi limitado pela capacidade dos computadores disponíveis e tempo de análise. Mesmo com um limite máximo estabelecido, as análises das matrizes do PAE duraram aproximadamente seis dias.

A análise das quadrículas de 4° x 4° na região Neotropical resultou em um cladograma de consenso estrito com comprimento 623, índice de consistência (IC) 31 e índice de retenção (IR) 28 (Figura 5). As quadrículas suportadas por dois ou mais táxons sinapomórficos são consideradas como endêmicas (MORRONE, 1994) (Figura 6).

Foram detectadas pelo método um total de seis quadrículas endêmicas correspondentes as quadrículas 18, 23, 25, 105, 106 e 109; além de uma grande área definida pela união das quadrículas 73, 74, 83, 84, 92, 99 e 100, onde é possível verificar um padrão de endemismo aninhado.

As quadrículas 18 e 23 encontram-se situadas na região do Panamá, caracterizada por uma história geológica complexa que data do fechamento do Istmo do Panamá, por volta de 3,1 – 3,5 milhões de anos atrás (MARKO, 2002). A distinção biótica desta área foi previamente reconhecida por CROIZAT (1958 *apud* HUMPHRIES & PARENTI, 1999) que, pelo método panbiogeográfico de traços individuais e generalizados, definiu esta região como

um grande nó biogeográfico. De acordo com HEADS (2004), os nós biogeográficos podem ser considerados como um indicativo de endemismo.

QUIJANO-ABRIL *et al.* (2006) utilizando o método do PAE aplicado ao gênero *Piper*, demonstraram a existência de aproximadamente seis áreas endêmicas menores na região. O maior número de áreas encontradas pode ser devido à menor escala utilizada na análise (quadrículas de 1° x 1°). Este mesmo estudo corrobora ainda a área aqui representada pela quadrícula 23, localizada ao norte do Equador e sudoeste da Colômbia. Esta região encontra-se sobre a cordilheira dos Andes que, devido a grande variação de altitude, possui um alto grau de endemismo demonstrado pela existência de diversas províncias biogeográficas na região (MORRONE, 2006). A região do Equador foi reconhecida como área endêmica por COSTA *et al.* (2000) e por CRACRAFT (1985), neste último constituindo o centro de endemismo Tumbesan.

Todas as demais quadrículas reconhecidas na análise das quadrículas de 4° x 4° situam-se na região da Mata Atlântica, com um distinto padrão hierárquico formando um componente ao sul, com sub-áreas contidas dentro de áreas maiores.

Este padrão aninhado de endemismo definido por endopatria (ESPINOSA *et al.*, 2001) possui especial importância, pois fornece subsídio para esquemas de classificação hierárquica de áreas em províncias, subregiões e reinos, conforme a proposta de MORRONE (2006). Mais além, considerando-se uma hipótese de homologia primária, este agrupamento indica que as áreas nele contidas são mais intimamente relacionadas entre si do que com qualquer outra área mais ao Norte (quadrículas 105, 106 e 109). A existência de diferenças latitudinais na Mata Atlântica, formando um componente ao sul distinto de outras áreas ao norte, foi verificada também por outros estudos (AMORIM & PIRES, 1996; COSTA *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2004).

Um dos pioneiros na delimitação de áreas endêmicas na Mata Atlântica, embora as considerando como centros de dispersão, foi MULLER (1973 *apud* SILVA *et al.*, 2004), que indicou a Mata Atlântica como sendo uma região distinta dividida em três subcentros: Pernambuco, Bahia e Paulista. Esta hipótese de três regiões endêmicas foi também constatada por COSTA *et al.* (2000) através do PAE baseado em quadrículas, embora a subregião 'Bahia' seja denominada no estudo como 'Costa Sudeste'. Os autores argumentaram com base em seu cladograma, que a região de 'Pernambuco' mostrou-se mais relacionada com a 'Costa Sudeste', havendo uma dicotomia basal separando estas duas áreas da região 'Paulista' na latitude da Serra da Mantiqueira.

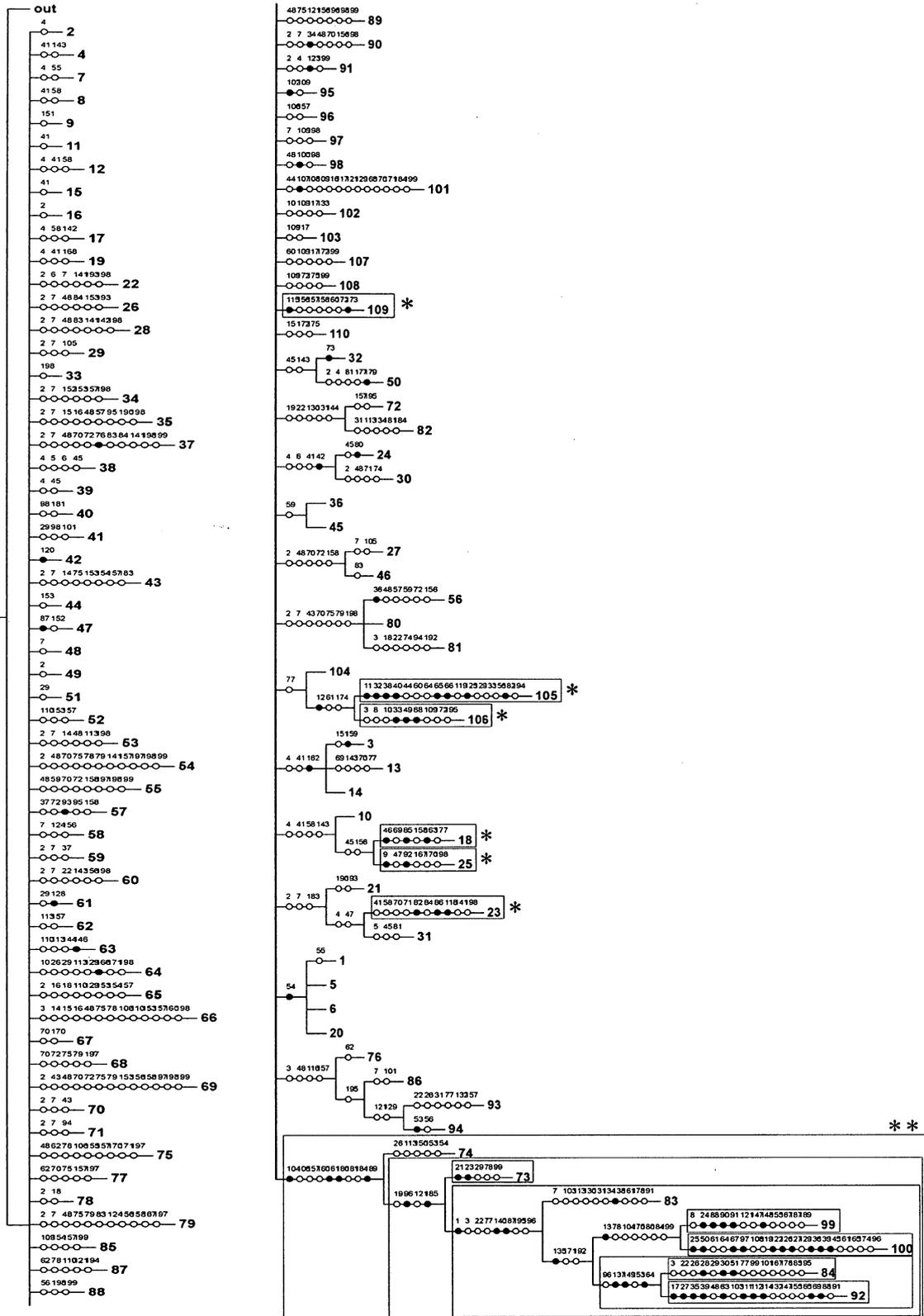


Figura 5. Cladograma de consenso estrito resultante da análise do PAE na região Neotropical (C = 623, IC = 31, IR = 28). Táxons sinapomórficos representados por pontos pretos. Números terminais correspondem às quadrículas. *Quadrículas endêmicas isoladas. **Conjunto de quadrículas agrupadas hierarquicamente.

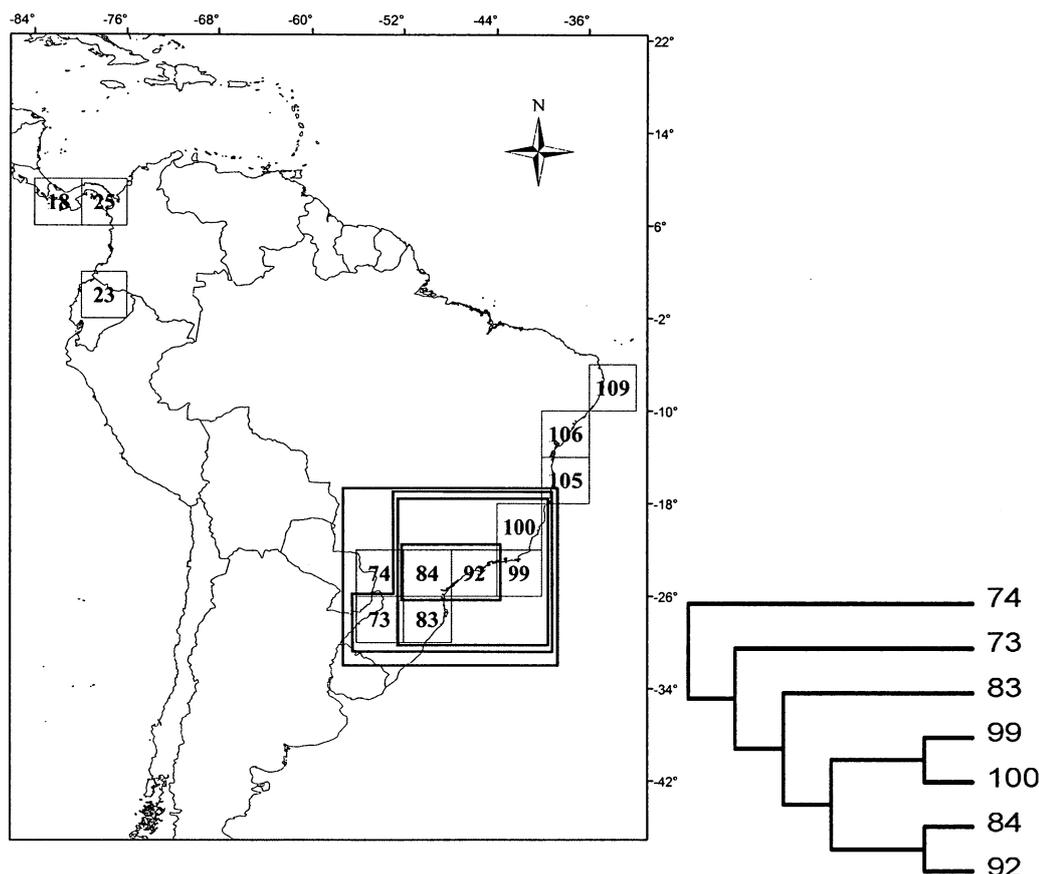


Figura 6. Quadrículas endêmicas identificadas a partir do cladograma de consenso estrito da Análise de Parcimônia de Endemismos das quadrículas de 4° x 4°. As quadrículas agrupadas hierarquicamente encontram-se destacadas. À direita, os relacionamentos propostos para as quadrículas em destaque. Números referentes à figura 1A.

SILVA *et al.* (2004) analisou os padrões distribucionais em passeriformes na Mata Atlântica através do PAE e distinguiu quatro áreas: Serra do Mar, Centro da Bahia, Costa da Bahia e Pernambuco. Pode-se notar o acréscimo de uma área pela divisão da área ‘Bahia’ (ou ‘costa sudeste’) em duas, a primeira mais interior e outra costeira. Esta nova divisão resultou em alterações na hipótese de homologia primária entre as áreas na Mata Atlântica. Em conformidade ao estudo feito por COSTA *et al.* (2000) as áreas Centro da Bahia, Costa da Bahia e Serra do Mar foram mais intimamente relacionadas, formando um componente sul distinto da área Pernambuco (componente norte). Contudo, a nova divisão apresentou aspectos interessantes ao relacionar, dentro do componente sul, o Centro da Bahia como mais próxima à Serra do Mar do que com a Costa da Bahia.

Uma outra classificação para a Mata Atlântica foi estabelecida por AMORIM & PIRES (1996), onde foram propostas seis áreas (figura 2B, exceto a área SEAm) baseadas nos dados de primatas e dípteros. Apesar de esta delimitação não ter utilizado a PAE, as áreas

exibem congruência aos estudos anteriores, inclusive no que diz respeito à distinção entre os componentes norte e sul.

CRACRAFT (1985) e MORRONE (2006) propuseram uma classificação das áreas da Mata Atlântica em um sentido longitudinal, concordante com as variações fitofisionômicas do bioma. Contudo, a identificação de áreas endêmicas limitadas entre si latitudinalmente apresentada aqui e nos estudos citados anteriormente, sugerem que uma gama maior de fatores geográficos e geológicos podem estar envolvidos como, por exemplo, a elevação da Serra do Mar e formação de vales durante o Plioceno – Pleistoceno (ROCHA, 2005).

De um modo geral as áreas definidas na Mata Atlântica pelos táxons utilizados na análise de 4° x 4° neste estudo são corroboradas pela literatura. A área hierárquica encontra correspondência parcial ou total com a região ‘Paulista’ definida por MULLER (1973, op cit.) e COSTA *et al.* (2000), ‘Serra do Mar’ em SILVA *et al.* (2004), ‘ArgSBR’ em AMORIM & PIRES (1996) e ‘costa leste’ em FLORES (2001). A quadrícula 105 situa-se na região sul da Bahia, área encontrada também por AMORIM & PIRES (1996). A quadrícula 106 corresponde à ‘costa sudeste’ em COSTA *et al.* (2000), e se sobrepõe as regiões delimitadas na Bahia por SILVA *et al.* (2004) e em parte à região ‘MGBA’ de AMORIM & PIRES (1996). Finalmente a quadrícula 109 encontra-se na área ‘Pernambuco’, definida por todos os estudos anteriores, sendo que em AMORIM & PIRES (1996) esta quadrícula encontra-se inserida na região denominada ‘NEBR’.

Uma maior resolução das áreas endêmicas na Mata Atlântica pode ser visualizada com esta região dividida em quadrículas menores de 1° x 1°, resultando no cladograma de consenso estrito mostrado na figura 7 (Comprimento = 482, IC = 25, IR = 13). O mapa com as áreas endêmicas indicadas pelo cladograma encontra-se na figura 8.

O primeiro fato notado no resultado desta análise diz respeito a um menor número de áreas terem sido delimitadas, em função da diminuição do tamanho da quadrícula. Unidades de análise maiores englobam um maior número de táxons, o que significa dizer que um maior número de caracteres identifica uma quadrícula (MORRONE & ESCALANTE, 2002). A diminuição no número de táxons exclusivos que definem as quadrículas endêmicas de 1° x 1° fica evidente na comparação entre as tabelas 1 e 2, considerando-se a região da Mata Atlântica.

Somente um agrupamento entre áreas pode ser visualizado nesta escala, compreendendo as quadrículas 110 e 111. Embora proximamente relacionadas, estas quadrículas não poderiam ser consideradas como uma entidade única uma vez que cada uma possui identidade (espécies endêmicas) própria. Na PAE, não há necessidade de que os

tamanhos das unidades geográficas operacionais (quadrículas) sejam exatamente iguais, de modo que o agrupamento de certas quadrículas conforme o resultado da análise pode resultar em uma definição mais concreta das áreas endêmicas.

A maior resolução das áreas endêmicas pode ser verificada conforme a correspondência a seguir:

Quadrículas endêmicas PAE 1° x 1°	Correspondência com quadrículas endêmicas PAE 4° x 4°
114	106
110 e 111	105
80, 88 e 102	100
71 e 77	99
63 e 67	92

A partir do apresentado, fica claro que a delimitação de áreas endêmicas depende da escala utilizada na análise (MORRONE & ESCALANTE, 2002). A diminuição da escala resultou em não reconhecimento de áreas definidas na escala maior. Mais precisamente, a quadrícula que delimitava o centro endêmico de Pernambuco na análise de 4° x 4° não foi identificada em menor escala. O mesmo pode ser visto com as áreas definidas na região sul do Brasil e arredores. Consequentemente, a maneira mais promissora para melhores definições de áreas endêmicas, consiste em utilizar diversos tamanhos de quadrícula, concomitantemente ao agrupamento de áreas conforme os resultados permitam.

Embora tenham sido utilizadas somente duas escalas diferentes neste estudo, as quadrículas de 4° indicaram áreas endêmicas congruentes com propostas anteriores. Considera-se ainda, que as áreas endêmicas obtidas na análise de 1° devam ser consideradas como prioritárias para a conservação (Figura 8), uma vez que foram detectadas em ambas as escalas, suportando um endemismo histórico tanto regional quanto local. Tais regiões, em termos geopolíticos, compreenderiam: 1) litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro, 2) sudeste de Minas Gerais, 3) região central do Espírito Santo, 3) litoral sudeste / sul da Bahia e 5) região ao norte de Salvador.



Figura 7. Cladograma de consenso estrito resultante da análise da PAE na Mata Atlântica (18 x 18) (C = 482, IC = 25, IR = 13). Táxons sinapomórficos representados por pontos pretos, números terminais correspondem às quadrículas. * Quadrículas endêmicas isoladas. ** Agrupamento de quadrículas.

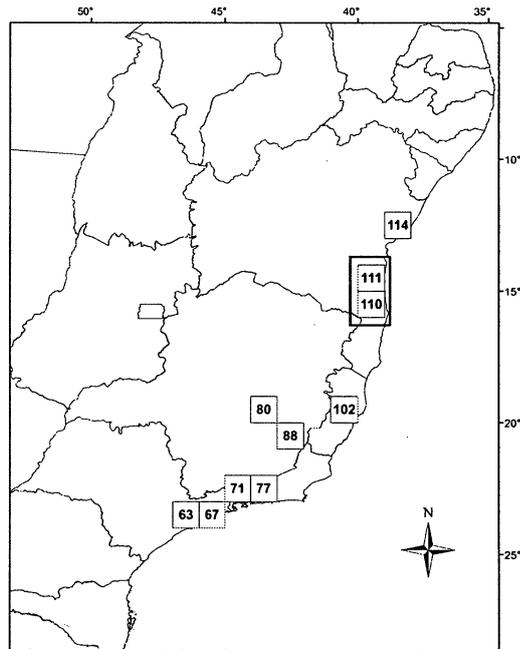


Figura 8. Quadrículas endêmicas identificadas a partir do cladograma de consenso estrito resultante da Análise de Parcimônia de Endemismos das quadrículas de 1° x 1°. As quadrículas agrupadas encontram-se destacadas.

Tabela 1. Lista das quadrículas endêmicas e os respectivos táxons sinapomórficos da análise de 1° x 1°. A coluna 'Número' representa a identidade de cada táxon na matriz de dados e no cladograma de consenso estrito.

Quadrícula	Táxon	Número	Quadrícula	Táxon	Número
63	<i>Physalaemus bokermanni</i>	61	102	<i>Heteropachylus sp. 2</i>	42
	<i>Pseudoptilolepis latipalpis</i>	102		<i>Physalaemus obtectus</i>	81
67	<i>Carapoia ubatuba</i>	28	110	<i>Carapoia brescoviti</i>	24
	<i>Physalaemus atlanticus</i>	58		<i>Carapoia una</i>	29
71	<i>Balacha distincta</i>	19	111	<i>Heteropachylus perachii</i>	41
	<i>Physalaemus barrioi</i>	59		<i>Serdia costalis</i>	113
	<i>Serdia maculata</i>	118			
77	<i>Anelosimus sumisolena</i>	16	114	<i>Chavensicola crassicalnei</i>	32
	<i>Nicomia interrupta</i>	46		<i>Heteropachylus spiniger</i>	43
	<i>Nicomia lemniscata</i>	47	(110, 111)	<i>Aechmea depressa</i>	6
	<i>Nicomia monticola</i>	48		<i>Heteropachylus sp. 1</i>	40
	<i>Physalaemus soaresi</i>	86			
80	<i>Physalaemus deimaticus</i>	67			
	<i>Physalaemus evangelistae</i>	70			
88	<i>Balacha caparao</i>	17			
	<i>Physalaemus maximus</i>	78			

Tabela 2. Lista das quadrículas endêmicas e os respectivos táxons sinapomórficos da análise de 4° x 4°. Os números representam a identidade de cada táxon na matriz de dados e no cladograma de consenso estrito.

Quadrícula	Táxon	Número	Quadrícula	Táxon	Número	
18	<i>Charis nicolayi</i>	46	105	<i>Aechmea depressa</i>	11	
	<i>Nicomia buccina</i>	85		<i>Carapoia brescoviti</i>	32	
	<i>Pseudoptilolepis centralis</i>	163		<i>Carapoia rheimsae</i>	38	
23	<i>Hypseltropis subnittata</i>	82		<i>Carapoia una</i>	40	
	<i>Nicomia harenosa</i>	86		<i>Heteropachylus sp. 1</i>	65	
	<i>Physalaemus coloradorum</i>	118		<i>Heteropachylus perachii</i>	66	
25	<i>Adelpha melona neildi</i>	9		106	<i>Physalaemus erikae</i>	125
	<i>Nicomia nigrescens</i>	92			<i>Serdia costalis</i>	182
73	<i>Anelosimus missiones</i>	21	109		<i>Carapoia crasto</i>	33
	<i>Anelosimus rabus</i>	23		<i>Chavensicola crassicalnei</i>	49	
84	<i>Balacha lepida</i>	28			<i>Heteropachylus spiniger</i>	68
	<i>Balacha rubripennis</i>	30	(84, 92)	<i>Physalaemus caete</i>	115	
	<i>Coenosopsia albuquerquei</i>	51		<i>Pseudopucroliia incerta</i>	173	
92	<i>Agaporomorphus mecolobus</i>	17			<i>Physalaemus moreirae</i>	137
	<i>Balacha distincta</i>	27		<i>Physalaemus spiniger</i>	149	
	<i>Carapoia genitalis</i>	35	(83, 84, 92, 99, 100)	<i>Pseudoptilolepis chrysella</i>	164	
	<i>Carapoia ubatuba</i>	39		<i>Adelpha cocala caninia</i>	1	
	<i>Eremocaulon setosum</i>	63		<i>Physalaemus olfersii</i>	140	
	<i>Physalaemus atlanticus</i>	111		<i>Serdia lobata</i>	187	
	<i>Physalaemus barrioi</i>	112	(73, 83, 84, 92, 99, 100)	<i>Nicomia subfasciata</i>	96	
	<i>Physalaemus bokermanni</i>	114		<i>Serdia inspersipes</i>	185	
	<i>Pseudoptilolepis latipalpis</i>	169	(73, 74, 83, 84, 92, 99, 100)	<i>Oxyepoecus punctifrons</i>	104	
	<i>Serdia maculata</i>	188		<i>Polietina univitatta</i>	161	
	99	<i>Anelosimus sumisolena</i>		24	<i>Serdia calligera</i>	180
<i>Nicomia interrupta</i>		88	<i>Serdia maxima</i>	189		
<i>Nicomia lemniscata</i>		90				
<i>Nicomia monicola</i>		91				
<i>Physalaemus soaresi</i>		148				
100	<i>Balacha caparao</i>	25				
	<i>Chavensicola inexpectabilis</i>	50				
	<i>Heterpachylus sp 2</i>	67				
	<i>Oxyepoecus browni</i>	97				
	<i>Physalaemus deimaticus</i>	122				
	<i>Physalaemus erithros</i>	126				
	<i>Physalaemus evangelistae</i>	127				
	<i>Physalaemus maximus</i>	136				
	<i>Physalaemus obtectus</i>	139				
<i>Physalaemus rupestris</i>	145					

4.1.4 Endemismo e Riqueza

Anteriormente foi discutido que, dentre outros critérios para definição de prioridades conservacionistas, constavam os locais de maior riqueza de espécies e endemismo. ORME *et al.* (2005) demonstrou haverem incongruências entre as localizações espaciais dos *hotspots* de biodiversidade (MYERS *et al.* 2000), dependendo do conceito empregado para defini-los. Conseqüentemente, áreas caracterizadas por alto grau de endemismo, maior riqueza taxonômica e alto grau de ameaça antrópica não se encontraram definidos nas mesmas regiões. A única exceção a esta observação foi encontrada na região dos Andes.

FJELDSA & RAHBEK (1997) investigaram a possibilidade de agregados locais de espécies endêmicas estarem relacionadas com a capacidade de suporte de espécies da área, representada pela riqueza de espécies. O estudo realizado na região andina indicou ausência de correlação entre estas variáveis, contudo foi verificada uma correlação positiva quando comparadas as concentrações de espécies neoendêmicas com as espécies relictuais.

Para acessar a existência ou não de sobreposição entre as áreas de maior riqueza e endemismo, foram elaborados os mapas de riqueza taxonômica total por quadrícula, mostrados na figura 9 A-B.

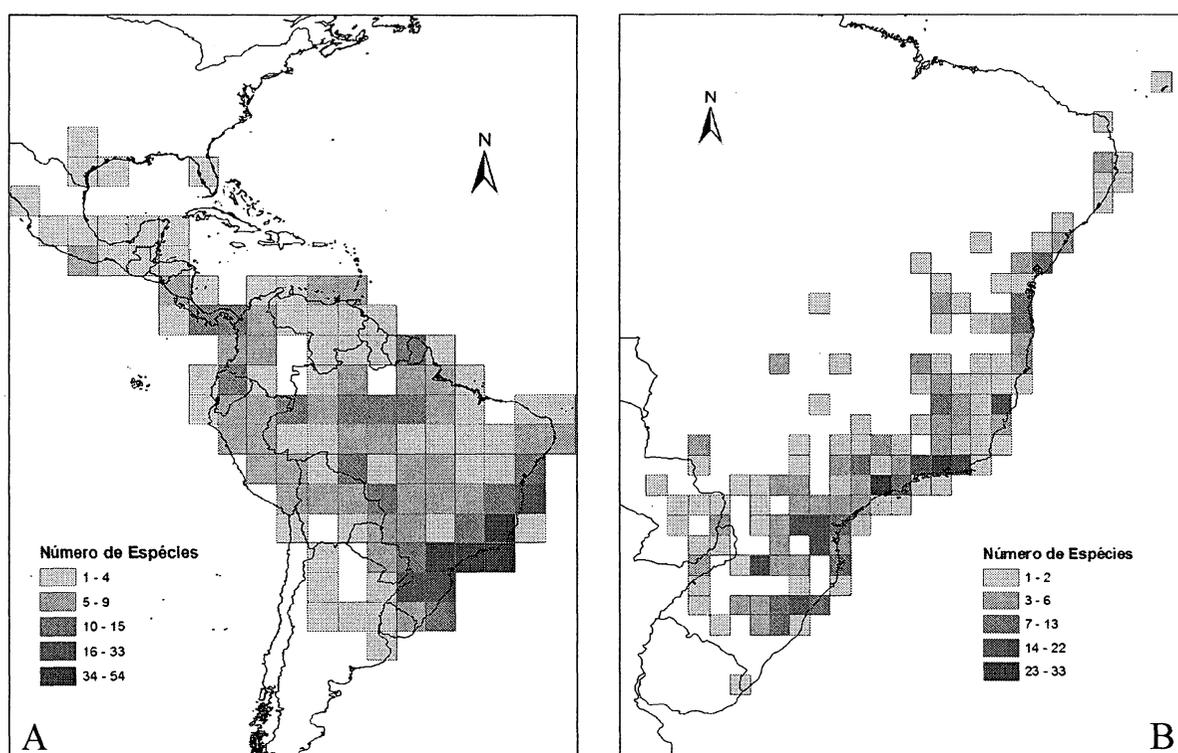


Figura 9. Mapas divididos em quadrículas de 4° x 4° (A) e de 1° x 1° (B) representadas conforme a riqueza total de táxons.

A comparação entre os mapas de riqueza com os das áreas endêmicas (Figuras 6 e 8) demonstra certa correspondência entre estes parâmetros em alguns locais. A figura 9A exibe uma maior riqueza nas quadrículas onde também foi detectado endemismo, mais especificamente na região da Mata Atlântica, Panamá e Equador. Contudo, é possível verificar que algumas quadrículas presentes na região Amazônica e na Guiana Francesa / Suriname apresentam alta riqueza, embora quadrículas endêmicas não tenham sido diagnosticadas.

O mesmo se aplica as riquezas observadas nas quadrículas de 1° x 1° da Mata Atlântica. Áreas endêmicas e com alta riqueza encontram-se espacialmente sobrepostas na região da Serra do Mar de São Paulo e Rio de Janeiro, nas quadrículas do Espírito Santo e Bahia. Em contraste, é possível observar a existência de quadrículas com alto grau de riqueza nos estados do Paraná e Rio Grande do Sul que não constituem áreas endêmicas.

De modo geral, as quadrículas endêmicas possuem também um grande número de espécies, ao passo que quadrículas com alta riqueza não necessariamente são áreas endêmicas. Consequentemente, em termos de prioridades conservacionistas, parece ser mais interessante conservar áreas endêmicas pois, além de possibilidades evolutivas exclusivas, estas possuíram uma alta riqueza taxonômica.

Estas conclusões devem ser vistas com cautela, pois uma melhor comparação entre estas variáveis demandaria cálculos estatísticos mais elaborados. Deve-se também considerar a influência dos esforços amostrais para os diferentes grupos, o que pode ser minimizado através da escolha de grupos coletados de forma sistemática e espacialmente homogênea.

4.2 Análise de Parcimônia de Brooks

4.2.1 O BPA e a Biogeografia Cladística

A Análise de Parcimônia de Brooks (BPA) foi originalmente desenvolvida por BROOKS (1981) com o objetivo de propor uma solução ao método parasitológico de Hennig. Na época havia o reconhecimento de que, dada uma associação histórica entre parasito-hospedeiro, os parasitos poderiam servir como marcadores das relações evolutivas entre os hospedeiros. Entretanto, o método parasitológico encontrava problemas quando os grupos apresentavam eventos de cladogênese distintos.

A proposta de Brooks para solucionar o problema consiste em um método para analisar a filogenia dos hospedeiros através da filogenia de seus parasitos, considerando os parasitos como caracteres que definem as relações entre os hospedeiros (BROOKS, 1981; WILEY, 1988). BROOKS (1990) denominou o método de forma mais ampla, como análise de co-especiação. Considerando-se que o método basicamente analisa o grau de encaixe entre dois ou mais clados historicamente associados, a análise de co-especiação pode ser empregada em diversos tipos de associações, de parasitos-hospedeiros a táxons-áreas (PAGE & CHARLESTON, 1998).

A Biogeografia Cladística busca desvendar a história das áreas por meio das filogenias dos organismos que a ocupam. A estrutura básica de análise consiste em, a partir de uma hipótese filogenética para determinado grupo, substituir os nomes dos organismos pelas áreas que estes ocupam, construindo um cladograma individual de área (VAN VELLER *et al.*, 2002).

Um cladograma individual de área pode explicar como ocorreu a evolução de um determinado grupo nas áreas em questão, porém se o objetivo é analisar como ocorreu a evolução das áreas, é necessário acrescentar um maior número de cladogramas individuais de área, provenientes de vários clados, para um melhor suporte dos relacionamentos.

Uma vez montados os cladogramas individuais de área, a etapa seguinte baseia-se em resumir as informações contidas nestes cladogramas em um único cladograma geral de área. A construção do cladograma geral de área é a parte responsável por existirem aproximadamente 18 métodos diferentes na biogeografia cladística (CRISCI *et al.*, 2003). Embora diferentes, existem classificações que procuram agrupar estas técnicas de acordo com algumas semelhanças, procurando orientar a escolha dos métodos mais adequados para determinado objetivo.

O BPA pode ser classificado com um método da biogeografia cladística que utiliza técnicas de parcimônia para definição do cladograma geral de área, em detrimento de outros métodos que o fazem por meio de consenso (WILEY, 1988). Ainda, o método é considerado como sendo a *posteriori*, pois não permite modificações a *priori* nos dados para lidar com táxons de ampla distribuição ou simpátricos. Estes táxons (tratados como componentes na análise) aparecem como homoplasias no cladograma geral de área e são explicados no BPA a *posteriori* por processos *ad hoc* como extinção e dispersão (VAN VELLER *et al.*, 2002; BROOKS & MCLENNAN, 2001). Outra distinção é feita entre métodos baseados em eventos (ex: RONQUIST, 1997) *versus* métodos baseados em padrão, sendo o BPA e a maioria das demais técnicas incluídas no último caso (CRISCI *et al.*, 2003).

Um problema enfrentado por todas as técnicas na biogeografia cladística surge quando cladogramas individuais de área apresentam incongruências entre si. Quando três ou mais clados apresentam seus cladogramas de área congruentes, ou seja, com o mesmo número de áreas e relacionamentos iguais entre estas, isto sugere um padrão geral de relacionamento entre estas áreas. Padrões podem ser produzidos por diversos modos de especiação, porém padrões gerais resultantes de diversos clados filogeneticamente distintos obrigatoriamente devem ter surgido por vicariância, sendo esta a hipótese nula a ser testada (BROOKS *et al.*, 2001).

Os relacionamentos conflitantes ou incongruentes entre cladogramas individuais de área e particularidades alheias a estes, derivam basicamente de três situações: 1) Táxons ausentes, 2) Táxons de ampla distribuição e 3) Áreas de simpatria ou Paralogia biogeográfica (Figura 10) (PAGE, 1988).

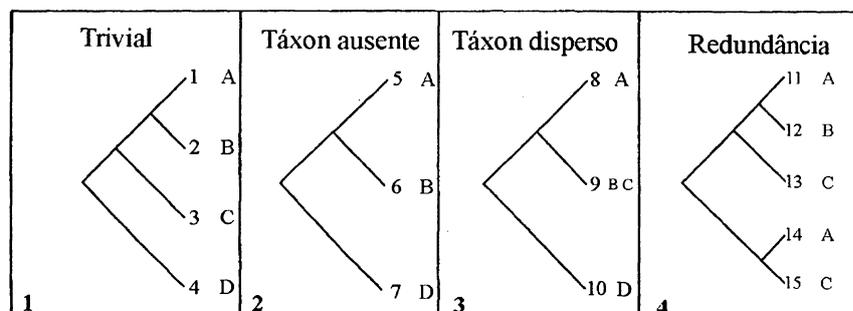


Figura 10. Representação das incongruências nos cladogramas individuais dos táxons. Números representam espécies e letras as respectivas áreas de ocorrência. 1) Distribuição congruente onde cada espécie ocupa uma área diferente, indicando alopatria. 2) Clado sem representantes na área C, a qual é codificada por '?' no BPA. 3) Táxon 9 ocupa mais de uma área, tratadas como monofiléticas no BPA. 4) Táxons do mesmo clado ocupando as mesmas áreas. No BPA secundário, as áreas A e C seriam duplicadas. Modificado de Page (1988).

Táxons ausentes (*missing taxa*) ocorrem quando os membros de certo clado não apresentam representantes em áreas ocupadas por outros clados. A falta de representantes em determinada área pode ser explicada por ausência primitiva (o clado nunca teve representantes na área), extinção (teve representantes, porém estão extintos) ou erro de amostragem (o táxon está na área, porém não existem registros) (WILEY, 1988). O BPA trata os táxons faltantes como não informativos por meio da codificação '?' na matriz de dados, sem oferecer hipóteses *a priori* e, somente após a análise, a opção por extinção ou ausência primitiva é feita com base no cladograma geral de área obtido.

Os táxons de ampla distribuição (*widespread taxa*) ocorrem quando uma única espécie ocorre em duas ou mais áreas, obscurecendo a resolução por representar áreas mais de uma vez nos terminais de um cladograma. Esta situação é causada por duas razões principais: 1) a espécie não respondeu a um evento vicariante ou 2) dispersão. Para lidar com este tipo de informação, foram introduzidos os princípios denominados de premissas 0, 1 e 2.

Na prática, estas premissas estipulam o modo com que as diferentes áreas do táxon amplamente distribuído podem se posicionar no cladograma de área (HUMPHRIES & PARENTI, 1999). A premissa 0 postula que estas áreas devem ser tratadas como monofiléticas, a premissa 1 trata as áreas como monofiléticas ou parafiléticas e por sua vez a premissa 2 posiciona as áreas como sendo monofiléticas, parafiléticas ou polifiléticas (Figura 11). É interessante notar que, embora haja um maior número de soluções possíveis nas premissas 1 e 2 em relação a 0, a premissa 0 representa o único cladograma situado na intersecção das três propostas.

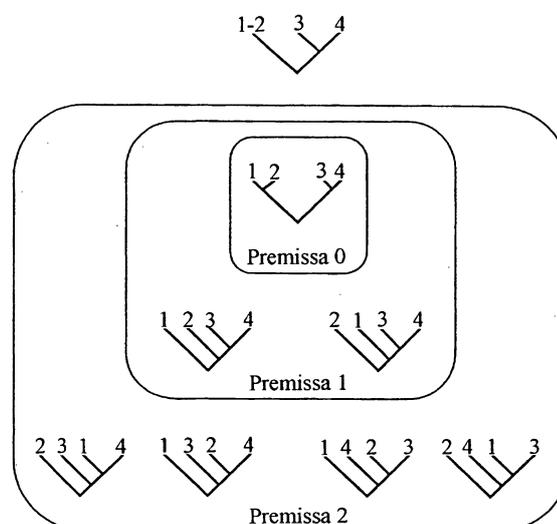


Figura 11. Táxon presente nas áreas 1 e 2 e os relacionamentos obtidos sob as diferentes premissas. Modificado de Crisci et al. (2003).

Apesar de originalmente o BPA não fazer alusão à premissa 0, o método claramente a utiliza ao considerar táxons dispersos sobre certas áreas como indício para agrupar estas áreas. Entretanto, o BPA e a premissa 0 diferenciam-se na codificação de táxons faltantes: o BPA codifica-os como não informativos *a priori* (?) e a premissa 0 como primitivamente ausentes (0) (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

O terceiro problema, relacionado com o conceito de paralogia biogeográfica, ocorre quando mais de um membro de um clado ocorre na mesma área. À semelhança do que ocorre com espécies amplamente distribuídas, a paralogia aparece como homoplasia no cladograma geral de área e é um possível falsificador da hipótese nula de simples vicariância. Estas homoplasias são produzidas como resultado da combinação de códigos para cada espécie em cada área (*ORing inclusivo*), com base na premissa errônea de que as áreas não podem ter histórias reticuladas (BROOKS, 1990; BROOKS & MCLENANN, 1991; BROOKS *et al.* 2001). Para lidar com a paralogia, foi proposta uma segunda etapa na análise do BPA, onde é realizada a duplicação das áreas parálogas, tratando-a como duas áreas diferentes.

Como resultado, o método foi dividido em duas etapas distintas denominadas *BPA primário* e *BPA secundário*. O primeiro possui como objetivo indicar se existe ou não suporte a um padrão geral de relacionamento entre áreas e a quantidade de homoplasias (falsificadores da hipótese de simples vicariância) neste padrão. Basicamente, no BPA primário as homoplasias na forma de paralelismos indicam dispersão e homoplasias na forma de reversões indicam extinção (BROOKS, 1990).

O *BPA secundário* por sua vez, busca representar claramente quais são as falsificações através da duplicação das áreas parálogas e posterior inspeção das homoplasias no novo cladograma geral obtido. Ao analisar detalhadamente como se distribuem estas homoplasias no cladograma geral, o BPA secundário permite identificar uma gama ainda maior de processos, tais como especiação peripátrica, não resposta a evento vicariante, especiação pré ou pós-dispersão (MCLENANN & BROOKS, 2002). Neste sentido, o BPA pode estimar a contribuição da produção de espécies, intercâmbio biótico e extinção na formação das biotas modernas (SILVA & SANTOS, 2005).

Alguns estudos foram realizados com o intuito de comparar o comportamento de diferentes métodos comparados com o BPA. VILLALOBOS (2006) comparou o BPA com DIVA (Dispersal Vicariance Analysis) e com RTA (Reconciled Tree Analysis), verificando que BPA invoca o menor número de eventos *ad hoc*, ao mesmo tempo em que os sinais históricos foram mantidos quando aumentado o número de táxons. Porém, MORRONE & CARPENTER (1994) sugeriram que nenhum método apresenta vantagens claras em relação

aos demais, de modo que o mesmo conjunto de dados pode resultar em diferentes resultados dependendo dos métodos e premissas aplicados.

De acordo com SOEST & HADJU (1997), o problema básico dos métodos reside na construção de um cladograma geral com somente um único relacionamento entre áreas de endemismo. Esta história única é improvável, pois existem evidências de que diferentes relacionamentos fizeram-se presentes em diversos períodos da história geológica. Ainda, áreas endêmicas frequentemente possuem afinidades históricas com mais de uma área, gerando relacionamentos reticulados ao invés de dicotômicos.

Conforme exposto anteriormente, o BPA é composto por duas partes com objetivos diferentes, cabendo aqui a justificativa do porque ter sido utilizado somente o BPA primário. O primeiro aspecto encontra-se relacionado com os objetivos propostos. O BPA primário possui a função de encontrar um padrão de relacionamento geral entre áreas, o que se encaixa em um dos propósitos estabelecidos de comparar relacionamentos entre áreas delimitadas por diferentes critérios. O BPA secundário, embora identifique áreas compostas, possui objetivos mais centralizados na evolução dos táxons nas áreas em questão.

O segundo aspecto diz respeito ao fato de o BPA secundário propor-se a realizar a duplicação de áreas parálogas, o que é teoricamente aplicável. Porém, uma breve inspeção dos dados presentes nos cladogramas de área da figura 4 é suficiente para perceber que o número de duplicações necessárias aumentaria dramaticamente número de áreas em análise, apresentando problemas práticos quando utilizado um grande número de grupos (SOEST & HADJU, 1997).

4.2.2 Relações entre áreas na América do Sul

A análise do BPA primário utilizando as áreas propostas por AMORIM & PIRES (1996) resultou em dois cladogramas mais parcimoniosos. O cladograma de consenso estrito com comprimento 354, índice de consistência 65 e índice de retenção 61 encontra-se na figura 12. A comparação entre os resultados obtidos por AMORIM & PIRES (1996) e este estudo podem ser vistas na figura 13.

O cladograma obtido através do BPA indica uma dicotomia basal separando as áreas Amazônicas e Andinas do componente 'Mata Atlântica'. Todas as áreas definidas para a Mata Atlântica foram unidas em um clado, sugerindo que o bioma constitui um agrupamento monofilético. Dentro deste agrupamento, chama atenção a posição basal ocupada pela área NRJ, provavelmente subestimada devido a pouca ocorrência dos táxons analisados.

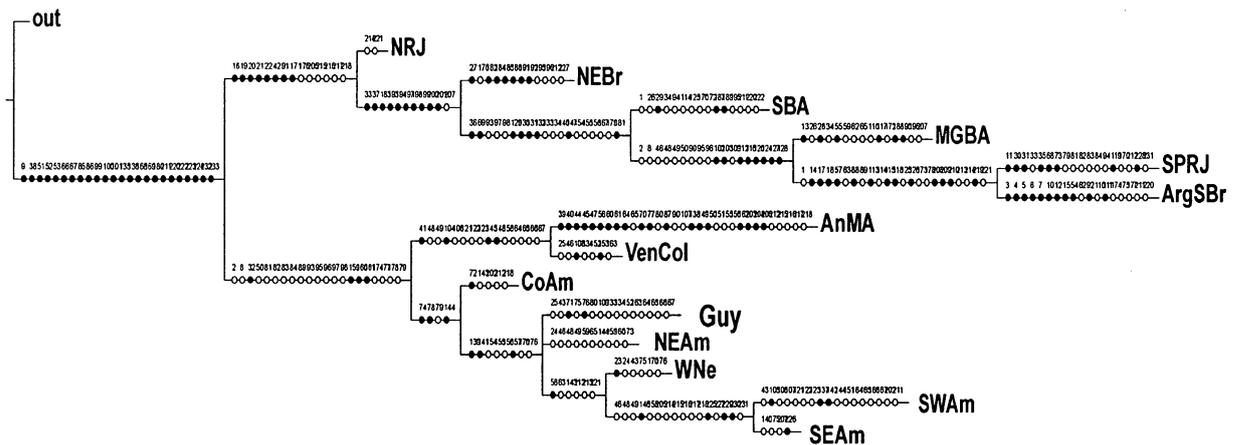


Figura 12. Cladograma de consenso estrito, otimização DELTRAN ($C=354$, $IC=65$, $IR=61$) resultante do BPA primário utilizando as áreas endêmicas propostas por AMORIM & Pires (1996). Sinapomorfias = pontos pretos; homoplasias = pontos vazados. AnMA – Andes e América Central, ArgSBR – Argentina e Sul do Brasil, CoAm – Amazônia Colombiana, Guy – Guianas, MGBA – Minas Gerais e Bahia, NEAm – Nordeste da Amazônia, NEBR – Nordeste o Brasil, NRJ – Norte do Rio de Janeiro, SBA – Sul da Bahia, SEAm – Sudeste da Amazônia, SPRJ – São Paulo e Rio de Janeiro, SWAm – Sudoeste da Amazônia, VenCol – Venezuela e Colômbia, WNe – Oeste do Rio Negro.

As demais áreas do bioma encontram-se hierarquizadas indicando uma possível seqüência de disjunções do Norte em direção ao Sul, sendo a primeira separação entre NEBR e demais áreas. AMORIM & PIRES (1996) encontraram resultados diferentes entre os relacionamentos internos das áreas Atlânticas, sugerindo uma primeira divisão entre os componentes Norte e Sul, devido à formação geologicamente recente da Serra da Mantiqueira e Serra do Mar, limite geográfico coincidente também com o cladograma gerado pelo PAE com quadrículas de $4^\circ \times 4^\circ$. Embora hajam evidências que suportam a existência de dois clados distintos dentro do componente Atlântico, o resultado do BPA indicando uma seqüência de separação latitudinal foi também previamente corroborado por ROCHA (2005) estudando opiliões da Mata Atlântica. Finalmente, o posicionamento da área ‘MGBA’ próximo das áreas ao sul possui congruência com os resultados apresentados por SILVA *et al.* (2004), embora a delimitações das áreas sejam ligeiramente diferentes.

O outro componente principal, constituído pelas áreas amazônicas mais os Andes, possui uma dicotomia basal onde a área ‘VenCol’, adicionada nesta análise devido a ocorrência de táxons, encontra-se agrupada com a região dos Andes e América Central (AnMA), sendo ambas separadas das demais áreas Amazônicas. A área ‘VenCol’ corresponde parcialmente ao ‘Llanos Venezuelanos’ e ‘Guiana’ da classificação em províncias proposta por Morrone (2006), com esta última incluída na subregião Amazônica. Contudo, a análise do BPA indica esta área como mais próxima da suregião Caribenha.

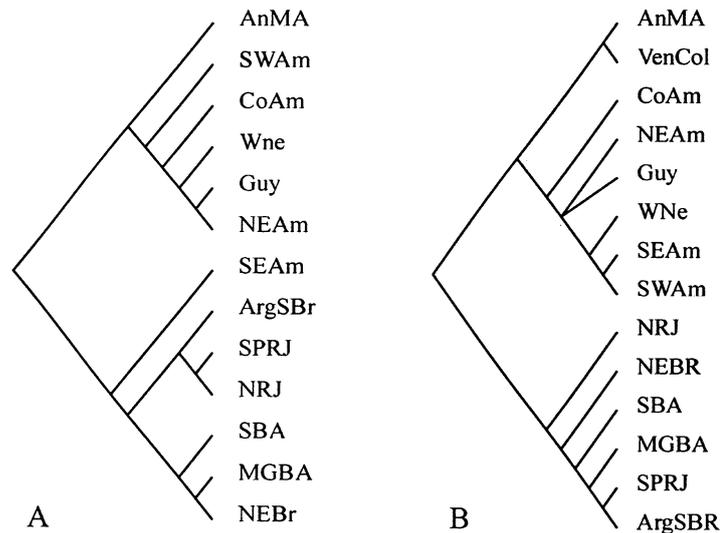


Figure 13. Comparação entre os relacionamentos encontrados por Amorim & Pires (1996) (A) e o presente estudo (B). AnMA – Andes e América Central, ArgSBR – Argentina e Sul do Brasil, CoAm – Amazônia Colombiana, Guy – Guianas, MGBA - Minas Gerais e Bahia, NEAm – Nordeste da Amazônia, NEBR – Nordeste o Brasil, NRJ – Norte do Rio de Janeiro, SBA – Sul da Bahia, SEAm – Sudeste da Amazônia, SPRJ – São Paulo e Rio de Janeiro, SWAm – Sudoeste da Amazônia, VenCol – Venezuela e Colômbia, WNe – Oeste do Rio Negro.

O segundo clado dentro deste componente indica uma primeira separação da área ‘CoAm’ do clado politômico formado por (((SWAm + SEAm) WNe) NEAm, Guy). Apesar de o relacionamento interno entre estas áreas não poder ter sido claramente definido, o agrupamento sugere um relacionamento próximo entre as áreas ao sul do Amazonas (SWAm e SEAm) e as áreas ao nordeste da região Amazônica (NEAm e Guy). A área ‘SEAm’ consiste no argumento central utilizado por AMORIM & PIRES (1996) para conferir à região Amazônica o status de área composta. Os autores justificaram o posicionamento desta área junto à Mata Atlântica devido a existência de uma transgressão marinha datada do final do Cretáceo separando as áreas SWAm e SEAm ao longo dos rios Amazonas, Madeira e Mamoré.

O cladograma obtido pelo BPA mostra estas áreas intimamente relacionadas, inseridas dentro do componente Amazônico. A separação basal entre os componentes Atlântico e Amazônico – Andino sugerem que a Mata Atlântica encontra-se isolada da Amazônia a bastante tempo e, o agrupamento da área ‘SEAm’ dentro da região amazônica, pode ter surgido após o recuo desta transgressão marinha. Deste modo, é plausível admitir que a crescente aridificação ao longo do Terciário e formação do Cerrado (COLLI, 2005) tenham exercido um papel principal no padrão observado no cladograma do BPA, separando o componente Amazônico do Atlântico. A importância do Cerrado no contexto biogeográfico da América do Sul foi reconhecida por COSTA (2003), porém não foi possível acessar uma hipótese acerca de seu relacionamento com outras regiões nesta análise, uma vez que as áreas

propostas por AMORIM & PIRES (1996) restringem-se basicamente a formações florestais fechadas, sendo as áreas compostas por ambientes abertos precariamente delimitadas ou não incluídas.

Consequentemente, a posição das áreas abertas em relação aos ambientes florestais teve que ser analisada por meio de um esquema de classificação mais abrangente, conforme proposto por MORRONE (2006). Devido ao grande número de províncias definidas para a região Amazônica nesta proposta, a região foi dividida em somente três grandes áreas de acordo com os critérios de AMORIM & PIRES (1996), em acordo com o sugerido por NIHEI (no prelo). Nesta análise, 'AmzN', 'AmzSE' e 'AmzSW' correspondem respectivamente as áreas 'NAm', 'SEAm' e 'SEAm' de AMORIN & PIRES (1996). Uma nova denominação pode ser justificada devido aos limites serem ligeiramente diferentes.

A diminuição do número de áreas se fez necessária, pois o estabelecimento de relações dicotômicas entre todas as províncias biogeográficas requer um número maior de táxons do que o utilizado neste estudo. Além disso, este tipo de divisão permitiu testar a posição da área 'AmzSE' no cladograma quando inseridas formações abertas na análise e se os componentes Amazônico e Atlântico formam clados monofiléticos.

A análise do BPA primário considerando as subregiões (MORRONE, 2006) resultou em três árvores mais parcimoniosas. O cladograma de consenso estrito obtido possui comprimento de 294 passos, índice de consistência 79 e índice de retenção 29 (Figura 14-A). O cladograma mostra uma politomia basal, não sendo possível hipotetizar o relacionamento entre as sub-regiões Chaquenha e Paraná com sub-região Amazônica. Contudo, o clado composto pelas áreas Amazônicas demonstra um relacionamento diferente quando comparado ao cladograma obtido pela classificação de AMORIM & PIRES (1996), com as áreas 'AmzSW' e 'AmzSE' não formando um agrupamento.

O posicionamento da área 'AmzSW' junto à região 'AnMA' é incongruente com o relacionamento proposto por AMORIM & PIRES (1996), onde esta encontra-se mais próxima das áreas ao norte da Amazônia. Resultados semelhantes, agrupando a região sudoeste da Amazônia com os Andes foram obtidos também por CAMARGO (1996) estudando Meliponini (Hymenoptera).

A posição basal dentro deste clado ocupada pela área 'AmzSE' sustenta em parte os resultados encontrados por AMORIM & PIRES (1996), de que esta área diferenciou-se primariamente do componente Amazônico, porém as análises do BPA indicam que 'AmzSE' não se relaciona com a região Atlântica conforme exposto por estes autores.

Nas análises posteriores a sub-região Chaquenha foi dividida em Pampas, Chaco, Cerrado e Caatinga e a sub-região Paraná em Mata Atlântica, Floresta do Paraná e Mata de Araucária, de acordo com MORRONE (2006). O cladograma de consenso estrito (Figura 14 – B) desta análise apresentou comprimento de 338 passos, índice de consistência 68 e índice de retenção 50.

Os relacionamentos internos da região Amazônica foram mantidos em relação à análise anterior. A adição das áreas abertas não afetou a hipótese de que as áreas da Mata Atlântica formam uma unidade monofilética, apesar da politomia entre as áreas do componente.

As regiões do Chaco e Cerrado foram posicionadas dentro do clado contendo o componente Amazônico e Atlântico, embora as relações entre estas permaneçam obscurecidas. Adicionalmente, as regiões dos Pampas e Caatinga, situadas externamente ao clado composto pelas demais áreas, sugere que a sub-região Chaquenha seja na realidade uma área composta, não monofilética. Porém, as posições destas áreas podem estar subestimadas devido ao pouco número de espécies analisadas presentes nestes biomas (Figura 15). De acordo com PORZECANSKI & CRACRAFT (2005), a Caatinga posiciona-se basalmente no clado formado por (Cerrado + Chaco), enquanto que os Pampas relacionam-se mais com outras áreas ao sul da América do Sul.

A existência de politomias pode ser um artefato causado pela existência de muitos cladogramas com áreas faltantes (codificados por '?' na matriz), de modo que a remoção destes grupos pode auxiliar na resolução da análise (MCLENNAN & BROOKS, 2002). Assim, para que os relacionamentos do Cerrado e Chaco, bem como das áreas internas da Mata Atlântica, fossem mais bem esclarecidos, foi realizada uma terceira análise, desta vez considerando somente os cladogramas com representantes em pelo menos seis das 11 áreas analisadas. Tal procedimento resultou em duas árvores mais parcimoniosas, cujo cladograma de consenso estrito encontra-se representado na figura 14 C (Comprimento= 210, IC=66 e IR=61).

Este cladograma apresenta duas alterações em relação ao anterior. A primeira ocorreu dentro do componente Atlântico, resultando nas áreas 'Mata Atlântica' e 'Floresta do Paraná' formando um agrupamento distinto da 'Mata de Araucárias'. Esta divisão proposta por MORRONE (2006) apresenta congruência com uma divisão fitofisionômica do bioma, sendo possível inferir com base nos resultados que a Floresta Ombrófila Densa se encontra mais relacionada historicamente com a Floresta Estacional do que qualquer uma destas com a Floresta Ombrófila Mista.

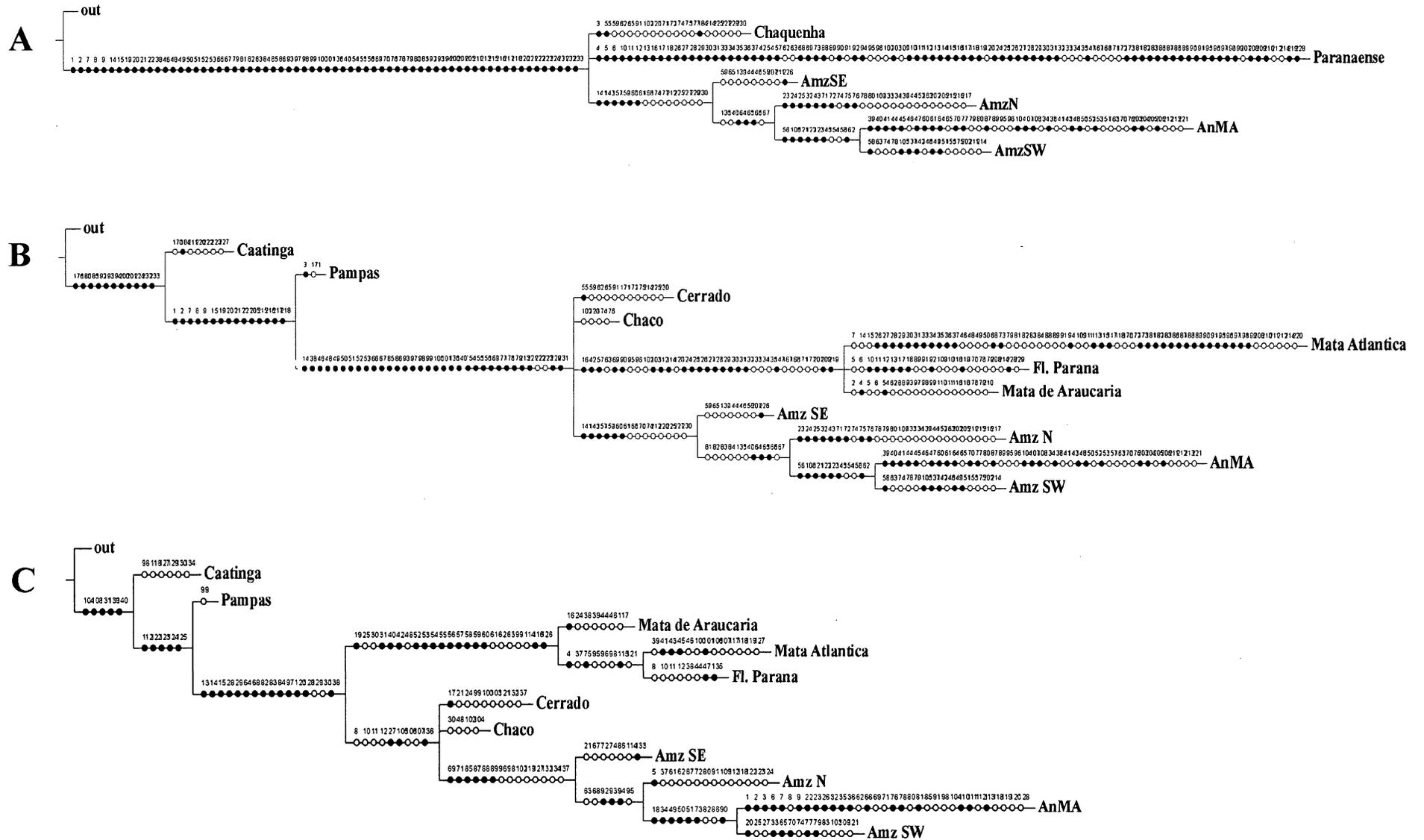


Figura 14. Resultados do BPA primário utilizando a classificação de áreas segundo Morrone (2006) com a subregião Amazônica dividida em três regiões conforme AMORIM & Pires (1996) e NIHEI (no prelo). A – Cladograma de consenso estrito das subregiões (C=294, IC=79, IR=29). B – Cladograma de consenso estrito das províncias (C=338, IC=68, IR=50). Cladograma de consenso estrito das províncias considerando somente os cladogramas com representantes em pelo menos seis das 11 áreas (C=210, IC=66, IR= 61). Otimização DELTRAN.

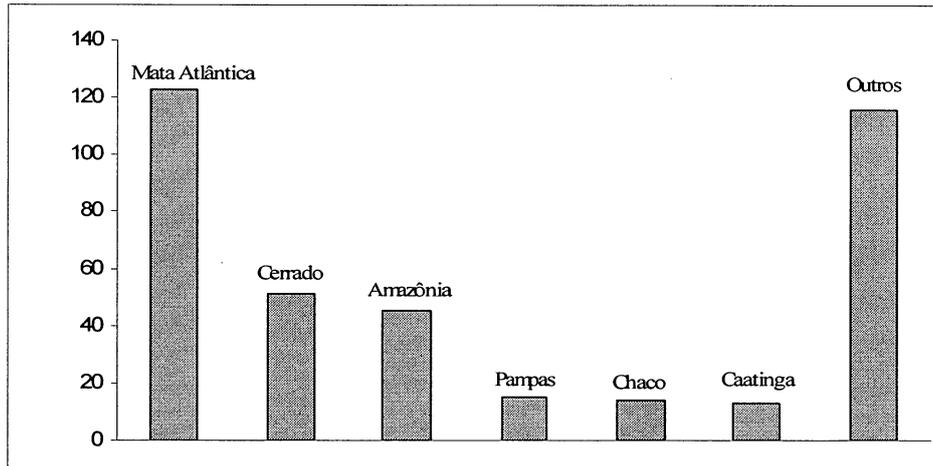


Figura 15. Número de espécies analisadas presentes em cada bioma

Outra alteração perceptível no cladograma diz respeito ao posicionamento das províncias do Cerrado e Chaco inseridas dentro do componente Amazônico. PORZECANSKI & CRACRAFT (2005) sugeriram que estas províncias e a Caatinga formam um clado relacionado com a região Atlântica. Entretanto, existem indícios de que estas regiões chaquenas encontram-se relacionadas com a sub-região Amazônica (MORRONE, 2001b), corroborando a hipótese sugerida neste estudo. Em outra abordagem ao tema, COSTA (2003) utilizou a filogeografia para investigar as relações entre o Cerrado com as demais áreas e concluiu que este bioma não atua como uma área separada, mas complementar ou à região Amazônica ou à Atlântica.

O relacionamento entre as áreas abertas e os ambientes florestais demanda um cuidado extra, pois o uso concomitante de espécies exclusivas do bioma Cerrado e espécies presentes nas Matas de Galeria na mesma análise, podem obscurecer os padrões encontrados. Consequentemente, o agrupamento do Cerrado com áreas florestais adjacentes em um modo particular, pode resultar não de eventos vicariantes, mas de dispersões recentes dos táxons florestais dentro do Cerrado através das Matas de Galeria (SILVA, 1995).

Este fato torna primordial que futuras análises façam distinção entre os padrões de espécies presentes estritamente no Cerrado dos padrões das espécies ocorrentes nas Matas de Galeria. Embora diferentes, estes padrões podem ser complementares.

4.2.3 Amazônia e Mata Atlântica: Unidades naturais?

Os resultados obtidos utilizando os sistemas de classificação propostos demonstram que as áreas da Mata Atlântica e a Amazônia formam clados distintos, reforçando a idéia de que estes biomas encontram-se separados por um longo período (PATTON *et al.* 1997). Esta é uma questão que atualmente tem gerado controvérsias, pois em muitos casos a posição das áreas endêmicas dessas regiões varia conforme os táxons, áreas e métodos utilizados.

Em todas as análises realizadas neste estudo, as áreas endêmicas da Mata Atlântica formaram um agrupamento monofilético, não importando se a delimitação destas áreas tenha sido feita latitudinalmente ou longitudinalmente. A hipótese de que a Mata Atlântica constitui uma unidade natural foi corroborada também pelos estudos de AMORIM & PIRES (1996), BATES *et al.* (1998) e COSTA *et al.* (2000), este último utilizando o PAE.

Entretanto, sugestões contrárias a este padrão foram propostas por CRACRAFT & PRUM (1998) e COSTA (2003). Mais recentemente, SANTOS *et al.* (2006), utilizando o método do PAE baseado em localidades, sugeriram que o centro de endemismo 'Pernambuco' encontra-se mais relacionada com áreas Amazônicas, padrão sustentado por conexões passadas entre a Mata Atlântica e a Amazônia via o nordeste do Brasil. Contudo, esta conclusão sofre dos problemas relacionados anteriormente referentes as limitações do PAE para inferir relacionamentos entre áreas.

Por sua vez, a hipótese de que a região Amazônica consiste em uma área híbrida é corroborada por uma gama maior de investigações (AMORIM & PIRES, 1996; HALL & HARVEY, 2002 ; CRACRAFT & PRUM, 1988; PRUM, 1988; CAMARGO, 1996) embora existam outras abordagens indicando a Amazônia como uma unidade (SILVA & OREN, 1996; BATES, 1998).

A análise feita através do BPA indica que esta sub-região deve ser considerada híbrida, apesar de não ser possível distinguir ao certo em relação a qual das áreas. O resultado utilizando o sistema de classificação de AMORIM & PIRES (1996) demonstra o hibridismo da região ao relacionar a área 'Venezuela-Colômbia' com a área externa à Amazônia 'Andes-América Central', ao passo que nas análises posteriores a área sudoeste da Amazônia encontrou-se mais próxima dos Andes e América Central.

Ainda, a sugestão proposta por AMORIM & PIRES (1996) de que a Amazônia se trata de uma região híbrida baseada na posição da área 'SEAm' deve ser vista com cautela, considerando-se a ausência de formações abertas em suas análises.

Uma dimensão do problema que ainda merece ser investigada detalhadamente é relacionada com a escala temporal em que se situam os eventos causadores dos padrões observados.

A congruência topológica entre os diferentes cladogramas individuais de área pode refletir um padrão biogeográfico comum que, embora coincidente no espaço, não seja causado pelos mesmos eventos vicariantes na escala de tempo, conhecido também como pseudocongruência (RIDDLE, 2005). Sabe-se, por exemplo, que diversas explicações para os padrões biogeográficos na América do Sul (transgressões marinhas, refúgios quaternários, barreiras riverinas, gradientes de seleção, etc) são transformações cíclicas capazes de gerar pseudocongruências.

Um modo promissor de incluir o fator temporal nas análises e possivelmente identificar casos como o descrito acima, tem sido o uso de relógios moleculares para a datação de divergências entre os grupos. Apesar dos problemas intrínsecos a esta prática, como calibragem duvidosa e taxas de evolução divergentes entre grupos (HEADS, 2005), o uso de relógios moleculares para inferir tempo de cladogênese tem sido uma das melhores opções, considerando-se o escasso e tendencioso registro fóssil para grande maioria dos grupos.

Devido a complexidade dos relacionamentos entre área ao longo tempo, aliada as diferentes respostas aos eventos apresentadas pelos organismos envolvidos, alguns autores consideram a possibilidade de que uma única história explanatória para os padrões da diversidade Neotropical seja improvável no momento (BATES, 1998; COSTA, 2003). Esta história única talvez não exista realmente, porém pode ser que a busca por padrões em diversos grupos, em tempos de escassez de dados, esteja levando a esta conclusão precoce. Diagnosticar padrões espaciais de clados individuais, indicar os respectivos tempos de divergência entre os táxons e incorporar informações geológicas e paleoclimáticas, podem auxiliar grande parte das pesquisas futuras em biogeografia histórica.

5) CONCLUSÕES

A crescente necessidade de conhecimento da estruturação biótica Neotropical, uma das áreas de maior biodiversidade do planeta, faz dos métodos em Biogeografia Histórica uma poderosa ferramenta para conservação dos recursos naturais. Superficialmente, uma ampla variedade de métodos sugere existir certa competição por melhores hipóteses explanatórias dos padrões distribucionais. Contudo, esta competição acaba por contribuir para o avanço do conhecimento, conferindo à Biogeografia o status de ciência integrativa.

A análise das distribuições para localizar áreas endêmicas, por meio da técnica do PAE baseado em quadrículas, demonstrou grande concordância com as áreas encontradas em estudos prévios. A análise mais refinada feita na região da Mata Atlântica indicou possíveis áreas que devam receber maior atenção dos esforços conservacionistas. Embora o uso desta técnica para inferir relacionamentos entre áreas seja ainda amplamente discutido, a sua eficácia para detectar áreas endêmicas tem sido corroborada. Mais além, sua importância reside no fato de ser um método de baixo custo e empiricamente testável.

Em termos de relacionamento entre áreas, o BPA possui a vantagem de incorporar informações a respeito da história das linhagens analiticamente. Desde sua criação, diversas alterações foram propostas, de modo a atender a complexidade verificada nos sistemas biológicos. Apesar de o método ainda possuir limitações, estas não são exclusivas.

Os relacionamentos entre as áreas Neotropicais na América do Sul ainda precisa ser mais bem estudado. Este trabalho apresenta indícios de que a Mata Atlântica forma uma unidade natural em relação às áreas adjacentes e a região Amazônica, conforme atualmente reconhecida, é composta por áreas com histórias distintas. Estes resultados apresentam congruências ou não dependendo dos fatores empregados nos diversos estudos que tratam do assunto.

Em uma perspectiva futura, o conhecimento sobre os relacionamentos entre áreas na região pode avançar e muito, na medida em que mais dados, não somente distribucionais como também filogenéticos e ecológicos, se tornem disponíveis. Finalmente, dois aspectos merecem destaque, sendo o primeiro a incorporação nas das áreas abertas nas análises, como o Cerrado, mesmo que para investigar padrões entre áreas florestais. O segundo ponto reforça o empreendimento do fator temporal, para que seja possível comparar os padrões bióticos dos grupos em um mesmo intervalo de tempo. Em outras palavras, comparar o que pode ser comparado.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGNARSSON, I. 2005. Revision and phylogenetic analysis of American Ethicus and Rupununi groups of Anelosimus (Araneae, Theridiidae). **Zoologica Scripta**, **34** (4): 389-413.
- ALBERTSON J.L. & C.H. DIETRICH 2005. Systematics and phylogeny of the Neotropical treehopper subfamily Nicomiinae (Hemiptera, Membracidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, **22**(1): 231-283.
- ALBUQUERQUE, N. L. & C.R.F. BRANDÃO. 2004. A revision of the Neotropical Solenopsidini ant genus *Oxyepoecus* Santschi, 1926 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae. 1. The Vezenyii species-group. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **44**(4): 55-80.
- AMORIM, D.S. & M.R.S. PIRES. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, p. 183-219. *In*: BICUDO, C.E.M. & W.A. MENEZES. **Biodiversity in Brazil, a first approach**. CNPq, São Paulo, vi + 326 p.
- AXELIUS, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. **Cladistics**, **7**: 197-199.
- BATES, J.M.; S.J. HACKETT; CRACRAFT J. 1998. Area-relationships in Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. **Journal of Biogeography**, **25**: 783-793.
- BORTOLANZA, M., C.J.B. de CARVALHO & A.P.C. LARA. 2006. A new species of *Coenosopsia* Malloch (Díptera, Anthomyiidae) from southern Brazil and a reappraisal of the cladistic relationships of the genus. **Zootaxa**, **1242**: 37-52.
- BROOKS, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. **Systematic Zoology**, **30**: 229-249.
- BROOKS, D.R. 1988. Scaling effects in Historical Biogeography: A new view of space, time and form. **Systematic Zoology**, **37** (3): 237-244.
- BROOKS, D.R.. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. **Systematic Zoology**, **39**(1): 14-30.
- BROOKS, D.R. & D. MACLENNAN. 1991. **Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology**. University of Chicago Press, 1991. 434pp.
- BROOKS, D.R.; R.L. MAYDEN & D. MCLENNAN. 1992. Phylogeny and biodiversity: Conserving our evolutionary legacy. **Trends in Ecology and Evolution**, **7** (2): 55-59.
- BROOKS, D.R.; M.G.P. VAN VELLER & D. MCLENNAN. 2001. How to do BPA, really. **Journal of Biogeography**, **28**: 345-358.

- BROOKS, D.R. & M.G.P. VAN VELLER. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, **30**: 819-825.
- BROWER, A.V.Z. 2006. Problems with DNA bar coding for species delimitation: 'ten species' of *Astraptes fulgerator* reassessed (Lepidoptera: Hesperiiidae). **Systematics and Biodiversity**, **4** (2): 127-132.
- CAMARGO, J.M. 1996. Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): Biogeografia histórica. **II Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, Anais**. P.107-121.
- CANELA, M. B. F.; N.P.L. PAZ & T. WENDT. 2003. Revision of the *Aechmea multiflora* complex (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, **143**: 189-196.
- CARVALHO, C.J.B. de & COURI, M.S. 2002. Part I Basal groups, p. 17-132. In: CARVALHO, C.J.B. (Edit.). **Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region: Taxonomy**. Curitiba, Editora Universidade Federal do Paraná, 287 pp.
- CARVALHO C.J.B. de; M. BORTOLANZA; M.C.C. SILVA & E.D.G. SOARES. 2003. Distributional Patterns of Neotropical Muscidae (Diptera), p. 263-274. In: MORRONE, J.J. & J. LLORENT B. **Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Ciudad del México**: Universidade Autónoma do México, 307 p.
- COLACINO, C. 1997. Léon Croizat's biogeography and macroevolution or...“out of nothing, nothing comes”. **Philippine Scientist**, **34**: 73-88.
- COLLI, G.R. 2005. As origens e diversificação da herpetofauna do Cerrado. In: **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. SCARIOT, A.; J.C.S. SILVA & J.M. FELFILI (Org.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 439pp.
- COSTA, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, **30**: 71-86.
- COSTA, L.P.; Y.R.L. LEITE; G.A.B. FONSECA & M.T. FONSECA. 2000. Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. **Biotropica**, **32**(4b): 872-881.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical Biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of Endemism. **Ornithological Monographs**, **36**: 49-84.
- CRACRAFT, J. 1986. Origin and evolution of continental biotas: speciation and historical congruence within the Australian avifauna. **Evolution**, **40** (5): 977-996.

- CRACRAFT, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. **Australian Systematic Botany**, **4**: 211-227.
- CRAW, R. 1988. Continuing the synthesis between Panbiogeography, Phlogenetic Systematics and Geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. **Systematic Zoology**, **37**(3): 291-310.
- CRISCI, J. V., L. KATINAS & P. POSADAS. 2003. **Historical Biogeography: An introduction**. Harvard University Press, Cambridge.
- CRISCI, J.V.; O.E. SALA; L. KATINAS & P. POSADAS. 2006. Bridging historical and ecological approaches in biogeography. **Australian Systematic Botany**, **19**: 1-10.
- CROIZAT, L. 1958. **Panbiogeography**. Caracas: publicado pelo autor.
- EBACH, M.C. & C.J. HUMPHRIES. 2002. Cladistic Biogeography and the art of discovery. **Journal of Biogeography**, **29**: 427-444.
- EHRlich, P.R. & E.O. WILSON. 1991. Biodiversity studies: Science and Policy. **Science**, **253**: 758-762.
- ERWIN, T. L. 1997. Biodiversity at Its Utmost: Tropical Forest Beetles. *In*: **Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources**. REAKA-KUDLA, M.L.; D.E. WILSON & E.O. WILSON. Joseph Henry press. 560 pp.
- ESRI, 1999. ArcView GIS 3.2a. **Environmental Systems Research Institute**, Inc. Nova Iorque.
- ESRI, 2004. ArcGIS 9. **Environmental Systems Research Institute**, Inc. Nova Iorque.
- FJELDSA, E. J. & C. RAHBEK. 1997. Species richness and endemism in South American birds: implications for the design of networks of nature reserves. *In*: **Tropical Forest remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities** (W.F. LAURANCE; R. BIERREGAARDS and C. MORITZ (Edit). Chicago, University of Chicago Press.
- FORTES, N. D. F. & J. GRAZIA. 2005. Revisão e análise cladística de *Serdia* Stal (Heteroptera, Pentatomidae, Pentatomini). **Revista Brasileira de Entomologia**, **49**(3): 294-339.
- GOLOBOFF, P. 1999. **NONA (NO NAME)** ver. 2. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.
- HALL, J. P. W. & D.J. HARVEY. 2002. Phylogenetic revision of the *Charis gynaea* group (Lepidoptera: Riodinidae) with comments on historical relationships among Neotropical areas of endemism. **Annals of the Entomological Society of America**, **94**(5): 631-647.

- HAROLD, A.S. & M.D. MOOI. 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. **Systematic Biology**, **43**(2): 261-266.
- HEADS, M. 2004. What is a node? **Journal of Biogeography**, **31**: 1883-1891.
- HEADS, M. 2005. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. **Cladistics**, **21**: 62-78.
- HUBER, B. A. 2005. Revision and cladistic analysis of the spider genus *Carapoa* González-Sponga (Araneae: Pholcidae), with descriptions of the new species from Brazil's Atlantic Forest. **Invertebrate Systematics**, **19**: 541-556.
- HUMPHRIES, C.J. & L.R. PARENTI. 1999. Cladistic Biogeography. 2 ed. **Oxford Biogeographic Series 12**. Oxford University Press, Oxford.
- IBGE, 1998. **Cadastro de cidades e vilas do Brasil**. Disponível em: (<http://www.ibge.gov.br>). Acessado em Março, 2006.
- JOSSE, C. *et al.* 2003. **Ecological Systems of Latin America and the Caribbean : A Working Classification of Terrestrial Systems**. NatureServe, Arlington, VA.
- LINDER, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the african Restionaceae. **Systematic Biology**, **50** (6): 892-912.
- LONDOÑO, X. & L.G. CLARK. 2002. A revision of the Brazilian bamboo genus *Eremocaulon* (Poaceae: Bambuseae:Guaduinae). **Systematic Botany**, **27**(4): 703-721.
- MARKO, P.B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. **Molecular Biology and Evolution**, **19**(11): 2005-2021.
- MCLENNAN, D. & D.R. BROOKS. 2002. Complex histories of speciation and dispersal in communities: a re-analysis of some Australian bird data using BPA. **Journal of Biogeography**, **29**: 1055-1066.
- MEDINA, R.C.; I. LUNA-VEJA & J.J. MORRONE. 2001. Conceptos Biogeográficos. **Elementos**, **41**: 33-37.
- MENDES, A.C. 2005. **Revisão sistemática e análise filogenética de Heteropachylinae Kury, 1994 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 161 p.
- MERLUDES, J. R. M. 2005. Revisão sistemática, análise cladística e biogeografia dos gêneros *Tribotropis* e *Hypselotropis* (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae, Ptychoderini). **Revista Brasileira de Entomologia**, **49**(4): 465-511.

- MICHELSSEN, V. 1991. Revision of the aberrant New World genus *Coenosopsia* (Diptera: Anthomyiidae), with a discussion of the anthomyiid relationships. **Systematic Entomology**, **16**: 85-104.
- MILLER, K. B. 2001. Revision of the genus *Agaporomorphus* Zimmermann (Coleoptera: Dytiscidae). **Annals of the Entomological Society of America**, **94**(4): 520-529.
- MORITZ, C.; J. L. PATTON; C.J. SCHNEIDER & T.B. SMITH. 2000. Diversification of Rainforest Faunas: An integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **31**: 533-563.
- MORRONE, J. J. 2001a. Homology, biogeography and areas of endemism. **Diversity and distribution**, **7**: 297-300.
- MORRONE, J.J. 2001b. **Biogeografía de América Latina y el Caribe**. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol.3. Zaragoza, 148 pp.
- MORRONE, J. J. 2004. On the identification of áreas of endemism. **Systematic Biology**, **43**: 438-441.
- MORRONE, J. J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography**, **32**: 1281-1284.
- MORRONE, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. **Annual Revision of Entomology**. **51**: 467-494.
- MORRONE, J.J. & J.M. CARPENTER. 1994. In search of a method for Cladistic Biogeography: An empirical comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis and Three Area Statement. **Cladistics**, **10**: 99-153.
- MORRONE, J.J. & T. ESCALANTE. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different areas units: when size matters. **Journal of Biogeography**, **29**: 1-10
- MYERS, N, R.A MITTERMEIER; C.G. MITTERMEIER; G.A.B. FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, **403**: 853-858.
- NASCIMENTO, L. B., U. CARAMASCHI & C.A.G. CRUZ. Taxonomic review of the species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, **63**(2): 297-320.
- NELSON, G. & P.Y. LADIGES. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of Paralogy-Free Sub Trees. **American Museum Novitates**, **3167**. 58pp.

- NIHEI, S. S. & C.J.B. CARVALHO. 2004. Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of the anthomyiids in the Neotropics. **Systematic Entomology**, **29**: 260-275.
- NIHEI, S. S. & C.J.B. CARVALHO. 2005. Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **45**(25): 313-326.
- NIHEI, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. **Journal of Biogeography**, **33**: 2099-2106.
- NIHEI, S. S. (no prelo). Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical areas relationships and Amazonia as a composite area. **Systematic Entomology**.
- NIXON, K. C. 2002. **WinClada versão 1.0**. Publicado pelo autor, Ithaca, NY, USA.
- ORME, C.D.L. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. **Nature**, **436**: 1016-1019.
- PAGE, R.D.M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. **Systematic Zoology**, **37**(3): 254-270.
- PAGE, R.D.M. 2001. **Nexus data editor 0.5.0**. Disponível em: (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rod.html>).
- PAGE, R.D.M. & M.A. CHARLESTON. 1998. Trees within trees: phylogeny and historical associations. **Trends in Ecology and Evolution**, **13**: 356-359.
- PATTON, J.L., SILVA, M.N.F., LARA, M.C. & MUSTRANGI, M.A.(1997) Diversity, differentiation, and the historical biogeography of nonvolant small mammals of the neotropical forests. *In: Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. LAURANCE, R.O. & R.O. BIERREGAARD, pp. 455–465. University of Chicago Press, Chicago.
- PORZECANSKI, A.L. & J. CRACRAFT. 2005. Cladistic Analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of South American aridlands. **Journal of Biogeography**, **32**: 261-275.
- PRUDENTE, A.L.C. 1998. **Revisão, filogenia e alimentação de *Siphlophis* Fitzinger, 1843 (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae, Pseudoboini)**. Tese de doutorado. Universidade Federal do Paraná - 165 p.
- PRUM R. 1988. Historical relationships among avian forest areas of endemism in the Neotropics. **Acta Congressus Internationalis Ornithologici** **19**: 2662–2572.

- QUIJANO-ABRIL, M.A.; R. CALLEJAS-POSADA & D.R. MIRANDA-ESQUIVEL. 2006. Áreas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). **Journal of Biogeography**, **33**: 1266-1278.
- RIDDLE, B. R. (2005). Is biogeography emerging from its identity crisis? **Journal of Biogeography**, **32**, 185-186.
- ROCHA, R.P.; M.B. SILVA & C. BRAGAGNOLO. 2005. Faunistic similarities and historical biogeography of the Harvestman of southern southwestern Atlantic Forest of Brazil. **Journal of Arachnology**, **33**: 290-299.
- RON, S.R. 2000. Biogeographic area relationships of low land Neotropical rainforests based on raw distributions of vertebrate groups. **Biological Journal of the Linnean Society**, **71**: 379-402.
- SANTOS, C.M.D. 2005. Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? **Journal of Biogeography**, **32**: 1284-1286.
- SANTOS, A.M.M.; D.R. CAVALCANTI; J.M.C. SILVA & TABARELLI, M. 2006. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01604.x
- SCHUEHLI, G. S. & C.J.B. CARVALHO. 2005. Revision and cladistics of the Neotropical genus *Pseudoptilolepis* Snyder (Diptera, Muscidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, **22**(1): 23-34.
- SILVA, J.M.C. 1995. Birds of the Cerrado region, South America. **Steenstrupia**, **21**: 69-92.
- SILVA, J.M.C. & D.C. OREN. 1996. Application of parsimony analysis of endemism (PAE) in Amazonian biogeography: an example with primates. **Biology Journal of Linnean Society**, **59**: 427-437.
- SILVA, J.M.C., M.C. SOUZA & C.H.M. CASTELLETTI. 2004. Areas of Endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, **13**: 85-92.
- SILVA, J.M.C. & M.P.D. SANTOS. 2005. A importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna do Cerrado e de outros biomas brasileiros. *In*: **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. SCARIOT, A.; J.C.S. SILVA & J.M. FELFILI (Org.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 439pp.
- SOEST, R.W.M. & E. HADJU. 1997. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies: A comparison of methods and coding strategies. **Cladistics**, **13**:1-20.

- TABARELLI, M.; L.P. PINTO; J.M.C SILVA; M.M. HIROTA; L.C. BEDÊ. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, 1(1): 132-138.
- TAKIYA, D. M. & G. MEJDALANI. 2004. Taxonomic revision and phylogenetic analysis of the sharpshooter genus *Balacha* Melichar (Hemiptera: Cicadellidae: Cicadellini). **Systematic Entomology**, 29: 69-99.
- VAN VELLER, M.G.P., D.J. KORNET, M. ZANDEE. 2002. A posteriori and a priori methodologies for testing hypothesis of causal processes in Vicariance Biogeography. **Cladistics**, 18, 207-217.
- VILLALOBOS, F. 2006. A performance evaluation of pattern-based and event-based methods of historic biogeography: recovering the historical signal. **Métodos en Ecología y Sistemática**, 1(1): 44-62.
- WILEY, E.O. 1988. Parsimony Analysis and Vicariance Biogeography. **Systematic Zoology**, 37(7): 271-290.
- WILLMOT, K. R. 2003. **The genus Adelpha: Its systematics, biology and biogeography (Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidini)**. Scientific Publishers. Gainesville, Flórida.

ANEXOS

ANEXO 3 - Pontos de ocorrência das espécies analisadas.

