

LUIZ ANTONIO COLTRO JUNIOR

**A ANÁLISE DE PARCIMÔNIA PARA DETECTAR ENDEMISMO
É UMA FERRAMENTA DA BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA?**

Monografia apresentada para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, sob orientação do Prof. Dr. Cláudio José Barros de Carvalho.

Universidade Federal do Paraná – Setor de Ciências Biológicas – Departamento de Zoologia.

**CURITIBA
2000**

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer as seguintes unidades da Universidade Federal do Paraná:

- Departamento de Zoologia do Setor de Ciências Biológicas.
- Biblioteca do Setor de Ciências Biológicas.
- Coordenação do Curso de Ciências Biológicas.

Ao professor Gervásio Silva Carvalho que fez valorosas sugestões para que esta monografia se tornasse completa..

Ao professor Rodney Ramiro Cavichioli pela avaliação deste trabalho.

Aos meus amigos Sandro Marcelo Scheffler, Rafael Metri, Rosane, Fernando Costa Straube, Luiz Fernando Fávoro e Marcos Randi.

E, principalmente, agradeço ao meu orientador Cláudio José Barros de Carvalho por guiar-me com firmeza e perseverança nestes primeiros passos de minha formação científica.

Em especial gostaria de agradecer à minha família, principalmente à meus pais que sempre mantiveram esforços para que a educação fosse prioridade para mim e minha irmã, e hoje estou colhendo os frutos dos seus esforços.

SUMÁRIO

RESUMO	iv
1. INTRODUÇÃO	01
2. MATERIAL E MÉTODOS	03
3. RESULTADOS	04
3. 1. BIOGEOGRAFIA	04
3. 1. 1 BIOGEOGRAFIA ECOLÓGICA	06
3. 1. 2 BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA	07
3. 2 ÁREAS DE ENDEMISMO	10
3. 3 ANÁLISE DE PARCIMÔNIA	12
3. 4. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA PARA DETECTAR ENDEMISMO (PAE)	13
3. 5. UTILIZAÇÕES DO PAE	17
4. CONCLUSÃO	19
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	21

RESUMO

A análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (PAE), é uma ferramenta da Biogeografia Histórica que permite identificar bem como analisar as relações entre grupos taxonômicos de uma determinada área. Para estar inserido em um contexto histórico deve-se levar em consideração alguns pré-requisitos fundamentais, sem os quais a posição do método na Biogeografia Histórica pode ser questionada. A utilização de grupos monofiléticos, a interpretação histórica do enraizamento do cladograma e a utilização de áreas endêmicas torna o PAE um método eficiente na análise destas áreas.

Outra aplicação possível do PAE consiste no reconhecimento de áreas endêmicas através do cladograma obtido, localizando as distribuições dos grupos em uma determinada área que pode ser escolhida arbitrariamente, através de longitudes e latitudes ou levando-se em conta barreiras naturais.

O PAE é um método da Biogeografia Histórica que pode e deve ser utilizado juntamente com outros métodos históricos para providenciar e corroborar hipóteses a respeito de uma determinada região contendo grupos que são analisados.

1. INTRODUÇÃO

Os diferentes padrões de distribuição das espécies e os diferentes padrões de relacionamento dos táxons são o ponto de partida para o trabalho do biogeógrafo. A biogeografia consiste em uma ciência multidisciplinar que auxilia estudos de levantamentos ou sistemáticos, dando um tratamento mais elegante à pesquisa. Procura determinar as áreas em que a distribuição das espécies seja abundante e a explicação desse padrão de abundância, trabalhando basicamente na busca das relações dos táxons entre si e com o meio em que vivem.

A biogeografia busca compreender os processos evolutivos que afetam a distribuição da vida no tempo. Simultaneamente, é uma ciência de reconstituição histórica e, como tal, não tem acesso à porção da realidade com a qual lida. O acesso à essa realidade é apenas indireto, através de evidências dos padrões conhecidos da forma e espaço. Não existe observação direta da história passada. Toda e qualquer inferência deve ser considerada apenas como hipotética (AMORIM, 1987).

De Candolle (*apud* PAPAVERO *et al.*, 1997), propôs a separação da biogeografia em duas frentes: a histórica e a ecológica. A distribuição individual de cada espécie, bem como a interação dos organismos em seus ambientes bióticos, agora e em um passado recente constitui-se no objeto de estudo da Biogeografia Ecológica. Os eventos que aconteceram em um passado remoto condizentes com os processos evolutivos podem ser caracterizados como históricos e, como tal são objetos de estudo da Biogeografia Histórica.

Segundo MORRONE & CRISCI (1995), a biogeografia histórica pode ser dividida em cinco principais métodos: 1, Dispersionismo - conceito tradicional de centro de origem e dispersão (NELSON & PLATNICK, 1981); 2, Biogeografia Filogenética - aplica as regras de progressão e derivação para elucidar a história da distribuição geográfica de um grupo (HENNIG, 1968; MYERS & GILLER, 1988); 3, Pan-biogeografia - une as diferentes distribuições de diferentes táxons e as conecta por linhas chamadas de traços ou traçados; 4, Biogeografia Cladística - consiste na construção de cladogramas de áreas à partir de diferentes cladogramas de táxons e uma

posterior derivação para um cladograma geral de área (MORRONE & CARPENTER, 1994); e 5, Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (Parsimony Analysis of Endemicity – PAE) (MORRONE & CRISCI, 1995).

Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (PAE), é análogo com métodos cladísticos usados em análises filogenéticas e classifica localidades (análogas a táxons em cladística), por seus táxons compartilhados (análogos a caracteres em cladística), de acordo com a solução mais parcimoniosa (MYERS, 1991; MORRONE, 1994b; CRAW *et al.*, 1999). Consiste em cladogramas que são montados a partir de matrizes de área X táxon, na qual a ausência de espécies é codificada como caráter primitivo, recebendo o valor 0, e a presença de espécies, como caráter derivado, sendo atribuído o valor 1 (ROSEN, 1988).

O PAE foi proposto primeiramente em um contexto paleontológico, sendo sugerido e posteriormente aplicado por ROSEN (1984, 1988) (*apud* MYERS & GILLER, 1988), que analisou a biota fóssil de uma determinada localidade. ROSEN (1988) (*apud* MYERS & GILLER, 1988), em seu estudo não se preocupou em utilizar nos cladogramas grupos monofiléticos. Este pequeno esquecimento torna-se grande à luz das análises dos resultados, e se constitui na brecha que é a principal crítica feita ao método. HUMPHRIES (1989) afirma que o PAE ignora as relações evolutivas entre os táxons, considerando apenas suas distribuições. A crítica deste autor é fundamentada no fato de que os táxons analisados não possuíam um ancestral único ou seja, o requisito monofilético do grupo é descartado.

Deste modo, baseado no exposto, os objetivos desta monografia são dois:

1. Analisar se PAE é uma ferramenta da Biogeografia Histórica;
2. Verificar a eficiência do método (PAE) na detecção e análise de áreas de endemismo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Os livros, artigos, teses e periódicos utilizados nesta monografia foram obtidos a partir da biblioteca do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, e também da biblioteca particular do Prof. Dr. Cláudio José Barros de Carvalho.

A literatura não disponível para consulta foi requisitada por serviço de comutação bibliográfica (COMUT), da biblioteca do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Os artigos que fazem parte desta monografia foram adquiridos a partir das referências dos primeiros trabalhos analisados. Foram selecionados todos os trabalhos que continham em seu título palavras-chave, tais como: Biogeografia, Biogeografia Histórica, Biogeografia Ecológica, Análise de Parcimônia, Áreas de Endemismo, Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo. Outros artigos, servindo como apoio, também foram utilizados e não continham nenhuma destas palavras-chave.

Com os títulos dos artigos deu-se a busca dos mesmos. Entretanto algumas referências não puderam ser estudadas pois o periódico em que se encontram não existe no Brasil.

Foi realizada uma busca através da internet utilizando um endereço de busca, <http://www.yahoo.com>, e outro de divulgação de trabalhos, <http://webofscience.fapesp.br>. As palavras chaves foram as mesmas utilizadas nas buscas bibliográficas.

Dois trabalhos foram obtidos através de correio eletrônico, com pesquisadores de outras Instituições.

3. RESULTADOS

3. 1. BIOGEOGRAFIA

Apesar de relatos biogeográficos serem encontrados desde épocas remotas, como na Bíblia, a origem da biogeografia tem sido atribuída a publicação do artigo ‘Animaux de l’ancien continent’, no volume IX da *Historie naturelle* (1761) (*apud* PAPAVERO *et al.*, 1997). Buffon, neste artigo, examinou todas as espécies conhecidas de mamíferos do Velho Mundo e mostrou que a maioria das espécies não possuía correspondentes na América, isto é, eram espécies endêmicas do Velho Continente (PAPAVERO *et al.*, 1997). Isto levou a uma lei, postulada como Lei de Buffon, proposta pelo Barão de Humboldt (PAPAVERO *et al.*, 1997), que diferentes regiões do globo, apesar de compartilharem as mesmas condições, são habitadas por diferentes espécies de animais e plantas (MYERS & GILLER, 1988).

Em 1970, GARETH NELSON classificou a Biologia em duas categorias, geral e comparada. A primeira estuda processos biológicos quase sempre tratando de uma ou poucas espécies. A segunda utiliza-se de padrões gerais, estudando vários táxons de uma vez, sob três elementos básicos: forma, espaço e tempo. Destes três elementos, a Biogeografia coloca sua ênfase no espaço (MORRONE *et al.*, 1996).

Desta forma a biogeografia pode ser classificada como uma disciplina da biologia comparada, que estuda a distribuição dos seres vivos tanto no espaço, quanto no tempo (MYERS & GILLER, 1988; ESPINOSA & LIORANTE, 1993), e os princípios, processos e parâmetros que influenciam esta distribuição (Munro, 1963 *apud* BALL, 1975). Procura também explicar porque um determinado táxon está limitado a uma determinada região geográfica (CARVALHO *et al.* em preparação) e, porque a composição taxonômica da biota varia de uma região para outra (FUTUYMA, 1992). Dentro deste enfoque, torna-se corrente um grande número de modelos, hipóteses e teorias que formulados pelos biogeógrafos, ajudam a elucidar as propostas acima mencionadas.

BALL (1975) propôs o reconhecimento da biogeografia através de três elementos: o elemento descritivo ou empírico, o narrativo e o analítico.

O elemento descritivo ou empírico trabalha com uma limitação de dados, atribuído ao pobre registro fóssil, para estudar a história da fauna. Desta forma os métodos são necessariamente indiretos, e adentramos ao mundo das idéias, com a construção de teorias (BALL, 1975).

A biogeografia narrativa baseia-se no elemento narrativo, utiliza o acontecimento de eventos históricos e muitas suposições *ad hoc*, e assume que todos os táxons têm um centro de origem e dispersaram para outras áreas, como uma base para explicar os modelos de distribuição. A biogeografia analítica, por outro lado, compara os modelos de relações de diferentes grupos de organismos ocupando áreas similares para encontrar padrões biogeográficos maiores (HUMPHRIES & PARENTI, 1986).

A diferença entre os elementos narrativos e analíticos está, basicamente, em que a primeira não é baseada em hipóteses filogenéticas bem corroboradas para os táxons envolvidos, como a posterior (CRACRAFT, 1988).

A biogeografia é uma ciência multidisciplinar, pois é utilizada como ferramenta por pesquisadores de várias áreas, tais como botânica, zoologia, paleontologia e taxonomia, para inferir questões sobre as distribuições e análise, tanto histórica quanto ecológica, das biotas. Segundo ESPINOSA & LIORANTE (1993), duas perguntas devem surgir quando se pensa em elucidar estas questões: porque duas ou mais espécies vivem confinadas a uma determinada região, e porque um determinado lugar pode ter um número maior ou menor de espécies ou de formas de vida que outro? (ESPINOSA & LIORANTE, 1993).

Desta forma, a biogeografia pode ser dividida em biogeografia histórica e biogeografia ecológica, proposta primeiramente por De Candolle no início do século XIX (PAPAVERO *et al.*, 1997).

3. 1. 1. BIOGEOGRAFIA ECOLÓGICA

Segundo o trabalho de Hengeveld de 1990 (*apud* ESPINOSA & LIORENTE, 1993), toda a biogeografia é ecológica. O autor nega tacitamente a existência de uma biogeografia histórica. Para Hengeveld a biogeografia é uma forma de ecologia em grande escala, e descarta os conceitos de áreas de endemismo, já que estas áreas são construídas pela mente humana e não são naturais (*apud* ESPINOSA & LIORENTE, 1993).

Alguns cientistas dizem que o componente histórico é ecológico, porque quando examinamos a dinâmica da estrutura das comunidades, dispersão para uma escala local dentro de um curto intervalo de tempo, variações na luminosidade, temperatura e umidade, são produzidas profundas diferenças na frequência relativa de ocorrência das espécies (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

Biogeografia ecológica é relacionada com processos ecológicos ocorrendo ao longo de um tempo curto e pequenas escalas espaciais (MORRONE & CRISCI, 1995), estudando também os padrões de variação, de riqueza de espécies e formas de vida (ESPINOSA & LIORENTE, 1993).

Para uma outra escala temporal e espacial, a biogeografia ecológica trabalha com um grande número de espécies, levando em conta modelos de distribuição para tentar explicar as interações entre os organismos e o ambiente físico e biótico, agora e em um passado recente.

Fenômenos ecológicos são muito importantes para explicar os grandes paralelos que existem entre estruturas de comunidades de diferentes áreas continentais possuindo clima e topografia iguais (MYERS & GILLER, 1988), ainda que áreas de diferentes continentes com as mesmas condições ecológicas possam ser habitadas por táxons totalmente diferentes (MORRONE & CRISCI, 1995).

3. 1. 2. BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA

Entretanto, outros autores (MYERS & GILLER, 1988; ESPINOSA & LIORENTE, 1993), fazem uma distinção clara entre Biogeografia Ecológica e Biogeografia Histórica. Segundo estes autores, a Biogeografia Histórica estuda os padrões de distribuição em escala global e supõem que os fatores que produziram estas distribuições são de natureza histórica, e portanto tem atuado em intervalos de tempo evolutivo longos.

A reconstrução das seqüências de origem, dispersão e extinção dos táxons e a explicação de como os eventos geológicos semelhantes a deriva continental ou as glaciações do Pleistoceno construíram os modelos atuais das distribuições das biotas, é objeto de estudo da biogeografia histórica (MYERS & GILLER, 1988).

A biogeografia histórica também é utilizada para a detecção de áreas de endemismo e a descoberta das prováveis causas que levaram a este padrão de distribuição. Por este motivo foi chamada por ESPINOSA & LIORENTE (1993), de biogeografia de endemismo. Duas ou mais espécies de distribuição congruente, que apresentam semelhanças entre si são chamadas de homopátrias e conseqüentemente denominam-se endêmicas, logo caracterizando uma área de endemismo (PLATNICK & NELSON, 1978; HUMPHRIES & PARENTI, 1986; AXELIUS, 1991; HAROLD & MOOI, 1994).

Biogeógrafos são levados a usar todos os dados distribucionais conhecidos para construir uma hipótese mais parcimoniosa das distribuições recentes dos táxons (NELSON, 1969), para tentar responder a questão “Porque os táxons estão distribuídos onde ocorrem atualmente?” (PLATNICK & NELSON, 1978).

Segundo MORRONE & CRISCI (1995), a Biogeografia Histórica pode ser dividida em cinco métodos básicos: 1) Dispersionismo→ conceito tradicional de centro de origem e dispersão, que leva em conta a existência de uma área ancestral a partir da qual se deu a dispersão da espécie ancestral, que pode ou não ter dado origem as espécies presentes atualmente (NELSON & PLATNICK, 1981; MORRONE & CRISCI, 1995). 2) Biogeografia Filogenética→ aplica as regras de progressão e

derivação para elucidar a história da distribuição geográfica de um grupo (HENNIG, 1968; MYERS & GILLER, 1988), e considera a hipótese filogenética de um dado grupo de organismos como a base para inferir sobre hipóteses históricas (MORRONE & CRISCI, 1995). 3) Pan-biogeografia→ primeiramente proposta por Leon Croizat que postulou “a Terra e a vida envolvem-se juntas” (MORRONE & CRISCI, 1995). Une as diferentes distribuições de diferentes táxons e as conecta por linhas chamadas de traços (NELSON, 1973). A Pan-biogeografia tenta reintroduzir e reenfatizar a importância das dimensões espaciais e geográficas da diversidade da vida para um entendimento dos modelos e processos evolucionários (CRAW *et al.* 1999). 4) Biogeografia Cladística→ foi desenvolvida originalmente por D. E. Rosen, G. Nelson e N. Platnick (NELSON, 1969; 1973; 1974; NELSON & PLATNICK, 1981; MORRONE & CRISCI, 1995), e consiste na construção de cladogramas de áreas a partir de cladogramas de táxons e, uma posterior derivação para um cladograma geral de área (MORRONE & CARPENTER, 1994). O método combina os elementos da cladística com a distribuição dos táxons endêmicos para produzir classificações de área baseadas em classificações biológicas (HUMPHRIES, 1989), assumindo uma correspondência entre relações de táxons com relações de área (CRISCI *et al.*, 1991). 5) Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (Parsimony Analysis of Endemicity – PAE)→ B. R. Rosen (1984) (*apud* MYERS & GILLER, 1988), sugeriu um método em que a análise de parcimônia fosse aplicada a distribuição dos táxons. Este método foi testado primeiramente por B. R. Rosen (1985), Rosen & Smith (1988) (*apud* MYERS & GILLER, 1988). É um método que classifica áreas por seus táxons compartilhados, de acordo com a solução mais parcimoniosa. Os dados consistem em matrizes de áreas X táxons e os cladogramas obtidos representam conjuntos de áreas aninhadas, nos quais as dicotomias terminais representam áreas em que os mais recentes eventos de intercâmbios bióticos aconteceram (MORRONE & CRISCI, 1995).

Estes cinco métodos básicos, e outros não citados, tentam elucidar as duas principais indagações da Biogeografia Histórica: Como delimitar áreas de endemismo e como determinar relações históricas entre estas áreas de endemismo

(NELSON & PLATNICK, 1981; HUMPHRIES & PARENTI, 1986; SILVA & OREN, 1996).

3. 2. ÁREAS DE ENDEMISMO

Áreas de endemismo tem uma importância significativa para análises biogeográficas pois podem conter em si algum evento que pode relacionar a existência conjunta de uma grande quantidade de táxons (preferencialmente). Entretanto, Áreas de Endemismo tem sido conceituadas diferentemente por diferentes autores.

Segundo PLATNICK (1991), áreas de endemismo podem ser definidas como limites distribucionais congruentes de duas ou mais espécies. Obviamente, congruente neste contexto não significa completo acordo entre todos os limites mas, extensas simpatrias em alguma escala é um requisito necessário (PLATNICK, 1991). Esta definição mostra claramente que a distribuição dos táxons analisados não precisa ser completamente concordante para determinar uma área endêmica.

Segundo HUMPHRIES & PARENTI (1999), áreas de endemismo são áreas reunidas por distribuições concordantes de dois ou mais organismos. POSADAS & MIRANDA-ESQUIVEL (1999), citam como definição recente de áreas de endemismo a definição contida em HUMPHRIES & PARENTI (1986), que diz: área é uma região biogeográfica ocupada por um grupo monofilético de organismos ou uma espécie. Nesta definição não fica claro se o termo usado pelos autores em sua primeira publicação, “áreas”, significa realmente áreas de endemismo ou simplesmente áreas de ocorrência de espécies. Portanto a definição de HUMPHRIES & PARENTI (1999), é a mais recente e também mais objetiva do que a definição anterior de HUMPHRIES & PARENTI (1986).

A definição de áreas de endemismo citada por HUMPHRIES & PARENTI em sua última publicação, de 1999, reflete a necessidade de uma relação filogenética entre os táxons analisados, relação esta que é utilizada como um argumento indispensável para análise das áreas de endemismo.

Deste modo, a mais completa definição de áreas de endemismo, no meu ponto de vista, é: áreas de endemismo são regiões geográficas que compreendem a distribuição de dois ou mais táxons monofiléticos e que exibem uma congruência

filogenética na distribuição (HAROLD & MOOI, 1994; MORRONE, 1994a; MORRONE & CRISCI, 1995).

Esta definição é perfeitamente cercada por todos os pré-requisitos necessários para uma análise biogeográfica da área, seja ela cladística ou Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (PAE).

Para delimitar uma área de endemismo é necessário utilizar um método que permita gerar hipóteses falseáveis e que maximizem as congruências das distribuições de tantos táxons quanto seja possível (POSADAS & MIRANDA-ESQUIVEL, 1999), apesar de que, segundo MORRONE (1994a), dificuldades podem surgir quando um grande número de espécies são analisadas (SILVA & OREN, 1996).

A primeira aproximação de uma área de endemismo é freqüentemente baseada em áreas de distribuição dos organismos (AXELIUS, 1991; CRACRAFT, 1991). Estas distribuições podem ser obtidas analisando-se monografias, revisões sistemáticas e trabalhos de distribuições de organismos na área em estudo (BORTOLOTTO *et al.*, 1999). Considerando a distribuição dos organismos podemos buscar os modelos destas distribuições (PLATNICK & NELSON, 1978). Com a sobreposição dos mapas de distribuições é possível detectar aquelas áreas em que ocorre um grande número de espécies compartilhando uma mesma área (SILVA & OREN, 1996).

HAROLD & MOOI (1994), reconhecem duas fases dentro da pesquisa que leva ao reconhecimento de áreas de endemismo. A primeira é uma análise a nível taxonômico e distribucional, na qual os táxons são definidos, suas relações hipotetizadas e suas distribuições delimitadas. A segunda é uma fase de teste em que grupos taxonômicos adicionais são incorporados na análise para identificar possíveis áreas de endemismo e para testar a realidade histórica destas áreas (HAROLD & MOOI, 1994).

A detecção de áreas de endemismo é fundamental para se realizar uma análise da região em estudo, levando-se em conta por exemplo, as diferentes relações que os táxons apresentam entre si, sejam elas ecológicas ou históricas.

3. 3. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA

Tanto em sistemática quanto em biogeografia as hipóteses de relação de parentesco se representam por cladogramas. Se temos mais de um cladograma possível para explicar a relação de um grupo de áreas ou espécies, como decidir sobre qual deles é mais adequado? Por esta razão é corrente utilizar em biogeografia a parcimônia, entendida aqui como parcimônia metodológica (AMORIM, 1997).

Parcimônia vem do latim e significa moderação. Correntemente se concebe de duas maneiras: (1) como frugalidade excessiva, (2) ou como economia de suposições (ESPINOSA & LIORANTE, 1993).

Um cladograma mais parcimonioso é aquele que possui uma maior economia no número de passos. Para uma mesma matriz de caracteres, um cladograma mais parcimonioso é aquele que possui um índice de consistência maior, o que significa dizer que este cladograma possui um menor número de homoplasias.

KLUGE (1993), acredita que parcimônia é um critério de escolha entre cladogramas alternativos porque sua aplicação minimiza hipóteses *ad hoc* de homoplasias, conseqüentemente maximiza explicações de similaridades compartilhadas, providenciando uma base para a postulação de uma conexão entre o presente, e o passado.

3. 4. ANÁLISE DE PARCIMÔNIA PARA DETECTAR ENDEMISMO - PAE

A interpretação das distribuições de organismos pode ser tanto estática quanto dinâmica. A inferência estática de uma análise de biotas é a reconstrução de características geográficas e ecológicas de um simples horizonte geológico, especialmente características como o arranjo das montanhas, regiões oceânicas e continentais e os limites entre mar e terra. Uma inferência dinâmica é a reconstrução de eventos geológicos e processos (trocas), e podem apenas serem feitos usando comparações sinópticas ou métodos baseados em análise histórica. Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo (PAE), pode ser usado tanto estaticamente quanto dinamicamente, minimizando as suposições e enfatizando a repetição de modelos similares como um critério de significância dentro da distinção entre eventos fortuitos de influências totais de eventos geológicos (MYERS & GILLER, 1988).

O PAE também pode ser usado para reconstruir a história da Terra, como um método que reconhece as trocas distribucionais ocasionadas por eventos tectônicos, eustáticos, climáticos e oceanográficos (“Tectonic, Eustatic, Climatic and Oceanographical events or TECO events”), assim como o caminho ambiental em resposta ao efeito das mudanças ecológicas na história da Terra (MYERS & GILLER, 1988).

Rosen (1984) sugeriu que a Análise de Parcimônia fosse aplicada à distribuição dos táxons (*apud* MYERS & GILLER, 1988). Os táxons endêmicos para uma região, mas não para todas as regiões amostradas, poderiam ser sinapomorfias, análogas as sinapomorfias em um conjunto de amostras taxonômica. Este método foi primeiramente testado por B. Rosen (1985) e realizado de forma mais completa por Rosen e Smith (1988) (*apud* MYERS & GILLER, 1988), e CRAW (1988).

Uma interpretação estática de um cladograma PAE, provavelmente reflete fatores geocológicos tal como barreiras ou condições ecológicas dominantes, e pode ser usada para identificar áreas de endemismo. As áreas de endemismo identificadas podem ser comprovadas, testando-se a congruência destas áreas com os resultados

obtidos para outros táxons na mesma área (ROSEN, 1988; MORRONE, 1994a; SILVA & OREN, 1996). A interpretação dinâmica do cladograma PAE pode indicar seqüências históricas das divergências bióticas e isolamentos (ROSEN, 1988; CRACRAFT, 1988), e os resultados podem ser corroborados pela utilização de outros métodos da biogeografia, como biogeografia cladística (CRACRAFT, 1991; SILVA & OREN, 1996).

A metodologia do PAE consiste basicamente em classificar áreas de endemismo através de uma matriz de dados que é construída colocando-se nas linhas os nomes dos táxons e, nas colunas, as localidades que fazem parte da análise. A presença de um determinado táxon em alguma área amostrada é codificada como um caráter derivado, sendo-lhe atribuído o valor 1, a ausência deste táxon é dado o valor 0, sendo considerado um caráter primitivo (Figura 1). Alguns cuidados, bem como algumas limitações, devem ser tomados com a montagem da matriz: Devem ser omitidos quaisquer táxons comuns para o total de conjuntos de localidades amostrais (plesiomorfia), e qualquer que ocorra somente em uma localidade (autapomorfia); Devem ser omitidas localidades com pouquíssimos táxons em relação a maioria das outras localidades e, devem ser unidas as localidades que apresentam um conjunto de táxons idênticos.

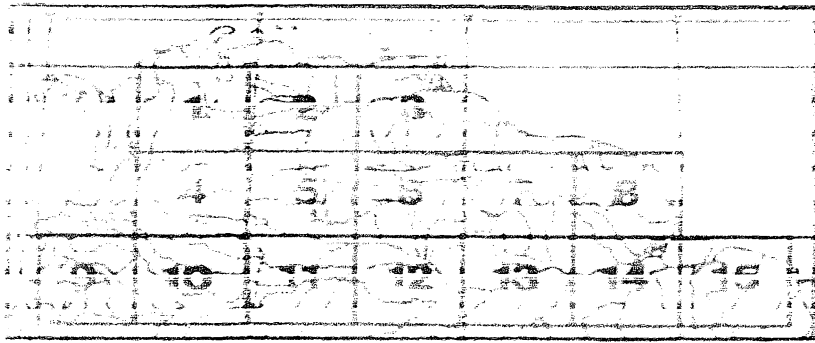
É um método análogo a métodos cladísticos utilizados em análises filogenéticas, classificando localidades (semelhantes a táxon em cladística), pelos seus táxons compartilhados (semelhantes a caracteres em cladística) (MYERS, 1991).

Os táxons podem ser analisados como caracteres das Unidades Operativas Geográficas (Operative Geographic Units, OGU) (MYERS & GILLER, 1988; MORRONE, 1994a; SILVA & OREN, 1996), que podem ser áreas delimitadas pelas latitudes e longitudes (MORRONE, 1994a; MORRONE *et al.*, 1997; BORTOLOTTO *et al.*, 1998), ou mesmo por efetivas barreiras para outros táxons (SILVA & OREN, 1996). Segundo a literatura analisada este método é perfeitamente aplicável e permite a descoberta, e uma posterior análise das regiões amostradas.

Para que os resultados tenham uma maior confiabilidade, os táxons analisados devem ter uma origem comum, ou seja, monofiléticos. Este pré-requisito é

fundamental pois, trabalhando-se com grupos monofiléticos, é possível inferir a respeito da história e das modificações que estes grupos sofreram. Desta forma, se não fosse levada em conta a monofilia, não seria possível determinar relações de área baseadas em distribuições bióticas, ao menos que as relações dos táxons fossem conhecidas desde o começo (HUMPHRIES, 1989).

Outra questão importante, e que pode colocar o PAE numa posição incerta, vem a ser a interpretação do enraizamento da árvore. A ausência de táxons em uma determinada área, através da codificação de uma coluna por zeros, pode ser atribuída a fatores ecológicos ou históricos. Fatores ecológicos rezam que tanto as condições bióticas quanto as abióticas da área analisada não são favoráveis para o estabelecimento de uma biota. Por outro lado, fatores históricos assumem que a área codificada por zeros não possui nenhum táxon, pois estes ainda não ocuparam-na devido a falta de tempo para que isto acontecesse. Desta forma a ausência dos táxons na área que enraíza o cladograma pode ser explicada tanto como um fenômeno ecológico, acontecendo em curtos intervalos de tempo, como histórico, acontecendo em um intervalo de tempo muito maior.



quadrados	espécies				
	1	2	3	4	5
1	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0

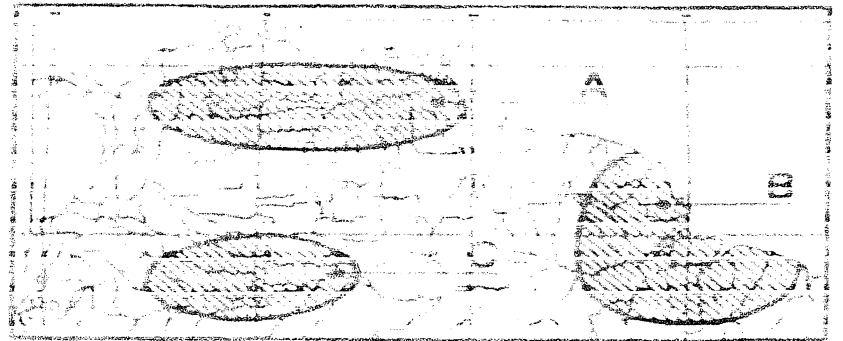
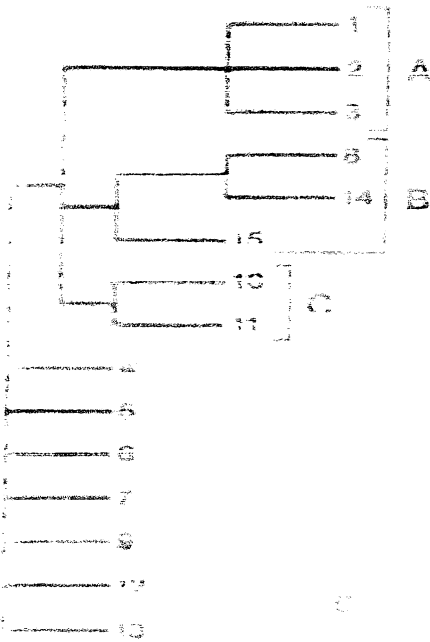


Fig. 1 Utilização da Análise de Parcimônia para Detectar Endemismo. (a) mapa do norte da América do Sul mostrando 15 quadrados; (b) Matriz de dados de espécies por quadrados; (c) Cladograma dos quadrados obtido usando-se parcimônia; (d) Areas de Endemismo baseadas nos agrupamentos do cladograma (Retirado de MORRONE & CRISCI, 1995).

3. 5. UTILIZAÇÕES DO PAE

Provavelmente a primeira publicação utilizando o PAE com a inclusão de táxons monofiléticos tenha sido o trabalho de CRAW (1988), que utilizou o PAE com 12 grupos de organismos distribuídos em cinco áreas endêmicas e estabeleceu relações históricas entre a região central e sul da Nova Zelândia.

MYERS (1991), aplicou o PAE para descobrir e interpretar a história da ocupação espacial por duas famílias de antípodas no Hawai. Resultados deste estudo sugerem uma troca nas relações biogeográficas do Hawai, com o leste do Pacífico e Caribe no passado para o sudeste e sul do Pacífico em tempos modernos.

CRACRAFT (1991), utilizou o PAE com algumas modificações sobre o método original de ROSEN (1988), trabalhando com áreas de endemismo pré-definidas e estruturas hierárquicas diferentes como distribuições de subespécies, espécies e gêneros. CRACRAFT (loc. cit.), investigou as informações hierárquicas sobre relações de área contidas na distribuição de vertebrados australianos e encontrou modelos congruentes entre os diferentes grupos analisados.

MORRONE (1994b), determinou a seqüência de fragmentação das províncias andinas analisando modelos de distribuições de um grupo monofilético de coleópteros (espécies, espécies-irmãs, grupos de espécies e gêneros), usando o PAE. Uma pré-análise das províncias andinas localizadas no Chile foi realizada, utilizando-se Pan-biogeografia.

AVILA-PIRES (1995), realizou uma análise baseada em mapas onde se agrupam a distribuição das várias espécies monofiléticas de lagartos e aplicando o PAE, encontrou uma divisão na Amazônia entre o oeste e leste. Um grupo do sudoeste também foi reconhecido.

FERNANDES *et al.* (1995), estabeleceram relações históricas entre quatro ilhas e o continente, aplicando o PAE baseado na distribuição de sete táxons monofiléticos de macacos de ilhas do estuário amazônico.

MALDONADO & URIZ (1995), revelaram afinidades bióticas dentro de uma zona transicional entre o Atlântico e o Mediterrâneo, analisando espécies de muitos

gêneros monofiléticos de esponjas. A análise do PAE sugere que a fauna Mediterrânea teve uma origem Lusitano-Mauritânica.

MORRONE & COSCARÓN (1996), investigaram os modelos distribucionais de 40 espécies de Peiratinae, Reduviidae, Heteroptera e determinaram as seqüências de fragmentação de cinco áreas amazônicas e duas áreas de Chaco.

SILVA & OREN (1996), sugeriram que o PAE pode ser usado para identificar áreas de endemismo para uma escala intra-continental tão bem quanto para fazer inferências históricas entre estas áreas. Foram utilizadas todas as espécies de primatas não humanos registradas para a Amazônia, excetuando-se algumas espécies limites que são problemáticas, para determinar as relações entre 14 regiões interfluviais da bacia amazônica, na América do Sul. Foi sugerido que o leste e o oeste da Amazônia separaram-se recentemente. As reuniões de regiões interfluviais, identificadas pelo cladograma PAE são perfeitamente congruentes com as áreas de endemismo identificadas para aves por Cracraft (1985) (*apud* SILVA & OREN, 1996).

MORRONE *et al.* (1997), utilizaram o PAE para corroborar seus resultados obtidos através da biogeografia cladística, que determina que o Chile possui uma formação híbrida de sua biota, com componentes amazônicos e componentes subantárticos.

MORRONE (1998), aplicou o PAE em grupos de coleópteros para testar a validade da província insulantarctica de Udvardy. Os resultados contrariam a existência desta província. O autor afirma que as similaridades entre as diferentes ilhas Subantárticas são mais devidas a condições ambientais similares do que a uma história comum.

BORTOLOTTO *et al.* (1999), utilizando o PAE, determinaram que existem duas grandes áreas endêmicas ao nível do paralelo 32°S, consistindo de dois conjuntos de biotas representadas pelas localidades amostradas.

POSADAS & MIRANDA-ESQUIVEL (1999), analisaram a flora da Terra do Fogo e detectaram regiões aonde existe uma alta taxa de endemismo, o que pode favorecer ao estabelecimento de unidades de conservação. O PAE providencia também o descobrimento dos padrões naturais de distribuição dos organismos.

4. CONCLUSÃO

Hipóteses de relações de áreas são mais confiáveis quando as relações se dão entre grupos monofiléticos, que segundo Willi Hennig, reúnem características derivadas compartilhadas a partir de um ancestral comum, caracterizando uma área de endemismo (CRAW, 1988). Desta forma a inclusão na matriz, de táxons de uma determinada região caracterizada como endêmica, contendo um ancestral em comum, ou seja monofilia, torna-se um pré-requisito indispensável para a execução e posterior análise dos resultados obtidos pelos cladogramas.

Outro questão importante é a interpretação da área enraizada. A ausência dos táxons na área que enraíza o cladograma é considerada como histórica, pois não houve tempo ainda, para que esta área fosse ocupada por algum grupo.

O PAE pode ser classificado como uma ferramenta da biogeografia histórica, pois a partir da análise dos cladogramas obtidos, seguindo o pré-requisito da monofilia, do enraizamento da árvore e da utilização de espécies endêmicas, é possível detectar áreas de endemismo e suas relações com os grupos que as habitam, e também sobre as relações dos grupos entre si.

Como sendo parte da biogeografia histórica, o PAE pode apresentar similaridades com outros métodos, como por exemplo no trabalho de MORRONE *et al.* (1997), em que uma análise biogeográfica cladística é realizada na região central do Chile, sendo o PAE aplicado com uma aproximação completamente diferente e utilizando dados diferentes, concordante com os resultados obtidos através da análise de biogeografia cladística (MORRONE *et al.*, 1997).

Desta forma, quando uma área é analisada, pode-se aplicar ambos os métodos, cada qual seguindo seus pré-requisitos, obtendo-se resultados altamente verosimilhanes, que se corroboram. É usual também a utilização da Pan-biogeografia como um nível e análise precedente à aplicação do PAE.

É importante ressaltar que o PAE, como ferramenta da Biogeografia Histórica, pode e deve ser usado juntamente com outros métodos históricos, tanto para tornar os resultados mais abrangentes, quanto mais corroborados.

Segundo a literatura analisada, o PAE é um método que mostra eficiência na detecção de áreas de endemismo, bem como no estudo da relação dos agrupamentos identificados. Esta eficiência é amplamente observada levando em conta a aplicação de outros métodos da Biogeografia Histórica que vem a corroborar as descobertas elucidadas pelo PAE.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. S. **Refúgios Quaternários e Mares Epicontinentais: Uma análise de modelos, métodos e reconstruções biogeográficas para a região Neotropical, incluindo o estudo de grupos de MYCETOPHILIFORMIA (DIPTERA: BIBIONOMORPHA)**. 235f. São Paulo, 1987. Tese (Doutorado em ciências) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- AVILA-PIRES, T. C. S. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische Verhandelingen (Leiden)**, v. 299, p. 1-706, 1995.
- AXELIUS, B. Areas of distribution and areas of endemism. **Cladistics**, v. 7, p. 197-199, 1991.
- BALL, I. R. Nature and Formulation of Biogeographical Hypotheses. **Systematic Zoology**, v. 24, n. 4, p. 407-430, 1975.
- BORTOLOTTI, A. S.; ALDABE, L. N. & CARVALHO, G. S. Estudos biogeográficos: Análise de parcimônia para detectar endemismo no sul da América do Sul. XI salão de Iniciação Científica da UFRGS. 1999.
- CARVALHO, C. J. B. de ; CAVICHIOLI, R. R. & CARVALHO, G. S. **Princípios de Biogeografia**. em preparação.
- CRACRAFT, J. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. **Systematic Zoology**. v. 37, p. 221-236, 1988.
- CRACRAFT, J. Patterns of Diversification Within Continental Biotas: Hierarchical Congruence Among the Areas of Endemism of Australian Vertebrates. **Australian Systematic Botany**, v. 4, p. 211-227, 1991.

- CRAW, R. Continuing the synthesis between Panbiogeography, Phylogenetic Systematics and Geology as illustrated by empirical studies on the Biogeography of New Zealand and The Chatham Islands. **Systematic Zoology**, v. 37, p. 291-310, 1988.
- CRAW, R. C.; GREHAN, J. R. & HEADS, M. J. TRACKING THE TREES OF LIFE Line, Map, and Matrix. In: _____. **PANBIOGEOGRAPHY Tracking the History of life**. New York : Oxford University Press, 1999. p. 141-144.
- CRISCI, J. V.; CIGLIANO, M. M.; MORRONE, J. J. & ROIG-JUÑENT, S. Historical Biogeography of Southern South America. **Systematic Zoology**, v, 40, n. 2, p. 152-171, 1991.
- ESPINOSA, O. D. & LORENTE, B.J. **Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas**. México. 1993.
- FERNANDES, M. E. B.; SILVA, J. M. & SILVA JUNIOR, J. S. The monkeys of the islands of the Amazon estuary, Brazil : a biogeographic analysis. **Mammalia**, v. 59, n. 2, p. 213-221, 1995.
- FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. 2^a ed. Ribeirão Preto : Sociedade Brasileira de Genética e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, 1992. 646p.
- HAROLD, A. S. & MOOI, R. D. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. **Systematic Biology**, v. 43, p. 261-266, 1994.
- HENNIG, W. **Elementos de una sistemática filogenética**. Buenos Aires : Editorial Universitaria de Buenos Aires, 1968. 353p.

- HUMPHRIES, C. J. Any advance on assumption 2? **Journal of Biogeography**, v. 16, p. 101-102, 1989.
- HUMPHRIES, C. J. & PARENTI, L. R. **CLADISTIC BIOGEOGRAPHY**. 1^a ed., Clarendon Press - Oxford, 1986. 98p.
- HUMPHRIES, C. J. & PARENTI, L. R. **CLADISTIC BIOGEOGRAPHY interpreting patterns of plant and animal distributions**. 2^a ed., Oxford University Press, 1999. 187p.
- KLUGE, A. G. Three-Taxon transformation in phylogenetic inference: ambiguity and distortion as regards explanatory power. **Cladistics**, v. 9, p. 246-259, 1993.
- MALDONADO, M. & URIZ, M. J. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. **Journal of Biogeography**, v. 22, p. 89-110, 1995.
- MORRONE, J. J. On the Identification of Areas of Endemism. **Systematic Biology**, v. 43, n. 3, p. 438-441, 1994a.
- MORRONE, J. J. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 4, p. 188-194, 1994b.
- MORRONE, J. J. On Udvardy's Insulantarctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). **Journal of Biogeography**, v. 25, p. 947-955, 1998.

- MORRONE, J. J. & CARPENTER, J. M. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and Three-area statements. **Cladistics**, v. 10, n. 2, p. 99-153, 1994.
- MORRONE, J. J. & COSCARÓN, M. C. Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera: Reduviidae). **Zoologische Mededelingen Leiden**, v. 1, p. 1-15, 1996.
- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. Historical Biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 26, p. 373-401, 1995.
- MORRONE, J. J.; ESPINOSA, O. D. & LIORENTE, B. J. **Manual de Biogeografía Histórica**. México. 1996.
- MORRONE, J. J.; KATINAS, L. & CRISCI, J. V. A Cladistic Biogeographic Analysis of Central Chile. **Journal of Comparative Biology**, v. 2, n. 1, p. 25-42, 1997.
- MYERS, A. A. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 1, p. 24-29, 1991.
- MYERS, A. A. & GILLER, P. S. **ANALYTICAL BIOGEOGRAPHY an integrated approach to the study of animal and plant distributions**. London : Chapman & Hall, 1988. 578p.
- NELSON, G. J. The Problem of historical biogeography. **Systematic Zoology**, v. 18, p. 243-246, 1969.
- NELSON, G. J. The theory of the outline evolution. **Systematic Zoology**, v. 20, p. 471-472, 1970.

- NELSON, G. J. Comments on Leon Croizat's Biogeography. **Systematic Zoology**, v. 22, p. 312-320, 1973.
- NELSON, G. J. Historical Biogeography: An Alternative Formalization. **Systematic Zoology**, v. 23, p. 555-558, 1974.
- NELSON, G. J. & PLATNICK, N. **SYSTEMATIC AND BIOGEOGRAPHY cladistics and vicariance**. New York : Columbia University Press, 1981. 567p.
- PAPAVERO, N.; TEIXEIRA, D. M. & LORENTE-BOUSQUETS, J. **História da Biogeografia no Período Pré-evolutivo**. São Paulo : Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. Ed. Plêiade. 1997. 258p.
- POSADAS, P. & MIRANDA-ESQUIVEL, D. R. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 72, p. 539-546, 1999.
- PLATNICK, N. I. On Areas of Endemism. **Australian Systematic Botany**, v. 4, Commentary, 1991.
- PLATNICK, N. I. & NELSON, G. A method of analysis for historical biogeography. **Systematic Zoology**, v. 27, p. 1-16, 1978.
- ROSEN, B. R. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: _____. **ANALYTICAL BIOGEOGRAPHY an integrated approach to the study of animal and plant distributions**. London : Chapman & Hall, 1988. 578p.

SILVA, J. M. C. & OREN, D. C. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 59, p. 427-437, 1996.