Revista da Biologia (2011) Vol. Esp. Biogeografia: 12-17

Revisão

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

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

Márcio Bernardino DaSilva

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

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

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

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

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

Contato do autor:
1940@uol.com.br

Recebido 09nov10
Aceito 12jul11
Publicado 07nov11

As espécies de plantas e animais não estão distribuídas sobre a Terra de forma aleatória. Elas vivem nos lugares com condições físicas adequadas para a sua sobrevivência e reprodução, onde elas se adaptaram e co-evoluíram com outros organismos e o componente abiótico em complexas relações ecológicas. Entretanto, elas não estão distribuídas por todos os lugares com condições ecológicas suficientes para sua vida, ou onde elas conseguiriam viver baseado nos atributos físicos do lugar. A maioria vive em áreas relativamente pequenas, restritas a um único continente. Se tomarmos como exemplo as florestas tropicais, regiões com altíssima biodiversidade, veremos que grande parte das suas espécies são endêmicas, ou seja, restritas aos seus limites: 54% das espécies de árvores e 60% das espécies de anfíbios da Mata Atlântica são endêmicas deste ecossistema (Fonseca e col., 2004). Esta restrição não ocorre de forma aleatória ou individual entre as espécies, definindo áreas de endemismo (como a Mata Atlântica no exemplo acima). O objetivo do presente artigo é apresentar o conceito de AE, os métodos de delimitação e o futuro de seu estudo.

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

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

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

Considerando então que processos abióticos podem modelar a distribuição de diversas espécies de plantas e animais, espera-se encontrar uma coincidência entre as áreas de distribuição das espécies influenciadas diretamente pelas mudanças no meio. A isto chamamos **área de endemismo (AE): uma área onde houve restrição espacial de parte de uma biota causada por um processo comum de isolamento.** Dessa forma, uma AE deve ser entendida como uma hipótese de um processo histórico de restrição que influenciou na diversificação das espécies, baseada na coincidência entre os seus limites de distribuição (Cracraft, 1985; Humphries e Parenti, 1999; Morrone, 2001a).

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

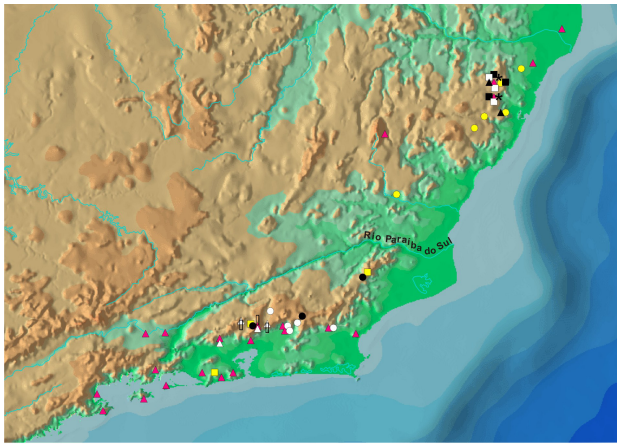

Figura 1. Distribuição de 11 espécies de opiliões entre Rio de Janeiro (ao sul) e Espírito Santo (ao norte).

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

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

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

Delimitação de áreas de endemismo

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

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

Na figura 2, podemos observar como uma grade com células de 0,5º cobriria a região do exemplo dos opiliões apresentado acima (fig. 1). A presença de duas ou mais espécies em duas ou três células (dependendo dos critérios usados) no Rio de Janeiro e duas no Espírito Santo é definida como critério para delimitação de AEs pelo método numérico aplicado pelo algoritmo NDM de Szumik & Goloboff (2004), por exemplo. Em cada um destes grupos de células temos mais de uma espécie restrita (ou quase) à elas, no Rio de Janeiro e no Espírito Santo.

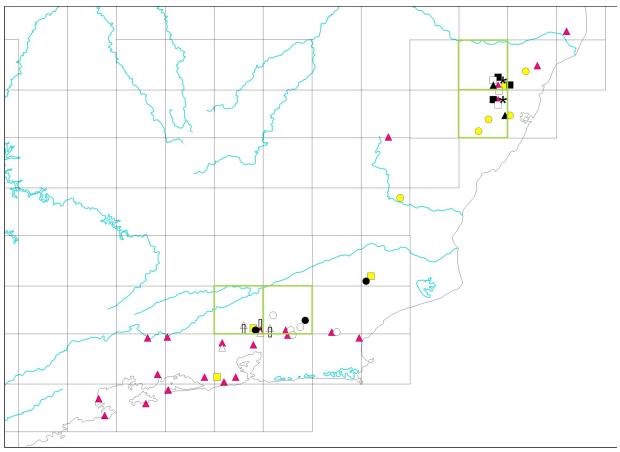

Figura 2. Grade de células de 0,5º sobre a distribuição de 11 espécies de opiliões, mostrando o uso de análises numéricas para delimitação de áreas de endemismo. Em verde, as células que são consideradas como áreas de endemismo em alguns dos métodos, como o NDM (ver texto).

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

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

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

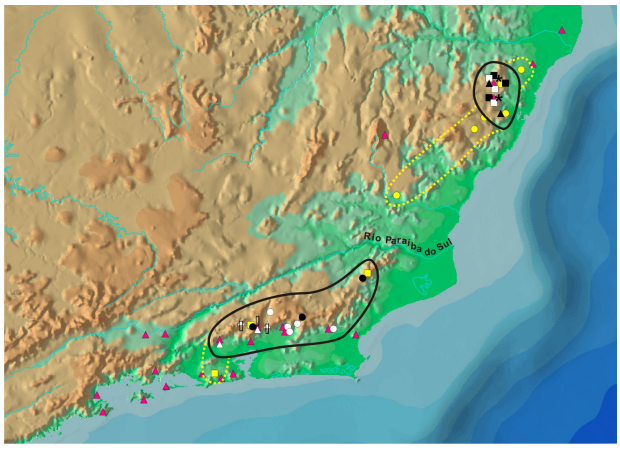

Figura 3. Delimitação das áreas de endemismo no Espírito Santo e Rio de Janeiro (acima e abaixo, respectivamente), baseada nos Critérios Combinados. Em preto, os Núcleos de Congruência das áreas; em amarelo, as Regiões Máximas de Endemismo das áreas.

Alguns autores propuseram que apenas a congruência entre distribuições pode não ser suficiente para uma delimitação adequada, pois, mesmo em extensivas distribuições simpátricas, essas restrições podem ter sido causadas por processos históricos ontológica e temporalmente diferentes (p.ex., Harold e Mooi, 1994; Nihei, 2008). Assim, a delimitação de AEs teria duas fases: uma em que as AEs são criadas como hipóteses de restrição comum baseadas em congruência de distribuições, e uma segunda, onde a hipótese seria "testada" através da relação filogenética das espécies de distribuição restrita (Morrone, 2001b). Caso haja um padrão comum de relações, ou seja, as espécies endêmicas são mais relacionadas com espécies endêmicas de uma outra AE, a hipótese estaria corroborada. Por outro lado, se se demonstra que as relações filogenéticas são com espécies de áreas variadas, a AE estaria refutada, já que não existe um processo comum de restrição para estas espécies. Para esse teste, existem os métodos de relacionamento entre áreas da Biogeografia Cladística (Humphries e Parenti, 1999), criando-se um cladograma que mostram processos comuns de restrição entre elas.

Problemas e futuro do estudo de áreas de endemismo

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

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

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

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

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

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

Agradecimentos

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

Bibliografia

Carvalho, C. J. B. (2011). Áreas de endemismo. Em Carvalho, C. J. B., Almeida E. A. B. (Eds.), Biogeografia da América do Sul: padrões e processos, São Paulo: Editora Roca.

Cracraft.,J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological Monographs 36, 49-84.

Crisci, J. V., Katinas L. e Posadas P. (2003). Historical Biogeography. Cambridge: Harvard University Press.

Croizat, L. (1964). Space, Time, Form: The Biological Synthesis. Caracas: publicado pelo autor.

DaSilva, M. B. e Pinto-da-Rocha R. (2011). A história biogeográfica da Mata Atlântica com inferência através da distribuição dos opiliões (Arachnida). Em Carvalho, C. J. B., Almeida E. A. B. (Eds.), Biogeografia da América do Sul: padrões e processos, São Paulo: Editora Roca.

Eberhard, J. R. e Bermingham E. (2005). Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. Molecular Phylogenetics and Evolution 36, 288-304.

Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Mittermeier, R. A. (2004). Atlantic Forest. Em Robles R. A., Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J., Fonseca, G. A. B. (Eds.), Hotspots Revisted. Ciudad de México: CEMEX & Agrupacion Sierra Madre.

Harold, A. S. e Mooi R. D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. Systematic Biology 43, 261-266.

Hausdorf, B. e Hennig C. (2003). Biotic elements analysis in biogeography. Systematic Biology 52, 717-723.

Humphries, C. J. e Parenti L. R. (1999). Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions, (2º ed.). New York: Oxford

University Press.

Linder, H. P. (2001). On areas of endemism, with an example from the african Restionaceae. Systematic Biology 50, 892-912.

Marks, B. D., Hackett, S. J. e Capparella A. P. (2002). Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorynchus spirurus*). Molecular Phylogenetics and Evolution 24, 153-167.

Mast, A. R. e Nyffeler R. (2003). Using a null model to recognize significant cooccurrence prior to identifying candidate areas of endemism. Systematic Biology 52, 271-280.

Morrone, J. J. (1994). On the identification of Areas of Endemism. Systematic Biology 43, 438-441.

Morrone, J. J. (2001a). Homology, biogeography and areas of endemism. Diversity and Distributions 7, 297-300.

Morrone, J. J. (2001b). Biogeografía de América Latina y el Caribe. Zaragoza: Manuales y Tesis SEA, 3.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. e Kent J. (2000). Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. Nature 403, 853-858.

Nihei, S. S. (2008). Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. Biogeografía 3, 2-6.

Nihei, S. S. e Carvalho C. J. B. (2007). Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. Systematic Entomology 32, 477-501.

Platnick, N. I. (1992). Patterns of biodiversity. Em Eldredge, N. (Ed.), Systematics, ecology and the biodiversity crisis. New York: Columbia University Press.

Ribas, C. C., Miyaki, C. Y., Cracraft, J. (2009) . Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. Journal of Biogeography 36, 1712-1729.

Ron, S. R. (2000). Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. Biological Journal of Linnean Society 71, 379-402.

Rosen, B. R. (1988). From fossils to the earth history: applied historical biogeography. Em Myers, A., Giller, P. (Eds.), Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plants distribution. London: Chapman & Hall.

Santos, D. A., Fernández, H. R., Cuezzo, M. G., Domínguez E. (2008). Sympatry inference and network analysis in biogeography. Systematic Biology 57, 432-448.

Sclater, P. L. (1858). On general geographical distribution of the members of class Aves. Journal of Linnean Society of Zoology 2, 130-145.

Silva, J. M. C., Rylands, A. B. e Fonseca G. A. B. (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. Conservation Biology 19, 689-694.

Szumik, C. A. e Goloboff P. (2004). Areas of endemism: improved optimality criteria. Systematic Biology 53, 968-977.

Wallace, A. R. (1876). The geographical distribution of animals. London: Macmillan.