

Lógica da Biogeografia de Vicariância

Eduardo A. B. Almeida

Charles Morphy D. Santos

Introdução

Sobre a Ciência da Biogeografia e seus Objetivos

Biogeografia é um conceito aparentemente simples. O termo exprime de maneira direta a ideia de um tratamento conjunto de informações biológicas e geográficas. A biogeografia tem como objetivos descrever a distribuição dos organismos no planeta e dar explicações para a história que teria levado a tais configurações espaciais¹⁻⁵. Trata-se de um campo de investigação interdisciplinar, que se dedica à difícil tarefa de compreender por que os táxons são encontrados em determinadas áreas e não em outras. Em sua maior escala, a biogeografia fornece a perspectiva histórica necessária tanto para a compreensão da evolução das biotas como também da evolução geológica do planeta⁶.

O desenvolvimento da biogeografia como ciência, especialmente ao longo dos últimos três séculos, teve forte relação com o desenvolvimento e o refinamento de sistemas classificatórios estáveis – que permitiram a documentação crescente da diversidade biológica – em paralelo ao aumento do conhecimento da distribuição geográfica das espécies e da geologia do planeta. A reunião de informações sobre a distribuição de um número cada vez maior de táxons permitiu a formulação de questões cruciais, como a descoberta de padrões biogeográficos e a regionalização do espaço (ver Cap. 2).

O estudo de situações resultantes de eventos históricos é desafiador. Há uma multiplicidade de possíveis fatores, pretéritos e atuais responsáveis pela presença de um grupo biológico em determinada área. É exatamente o acúmulo desses diversos eventos ao longo do tempo que

torna a reconstrução da história da distribuição espacial das linhagens de organismos uma atividade complexa e que exige bem mais do que um simples método analítico. Nesse sentido, a abordagem científica da biogeografia difere daquela das ciências ditas experimentais, em que experimentos controlados permitem compreender as causas de um evento, fornecendo evidências empíricas para prever eventos futuros de natureza semelhante. Por ser uma ciência histórica, a Biogeografia, ao contrário, volta-se para o passado na tentativa de estabelecer conexões entre cadeias de eventos responsáveis por situações que não podem ser repetidas experimentalmente. Essa reconstrução do passado é uma tarefa árdua, não apenas em decorrência da complexidade dos temas ou por algum tipo de insuficiência teórica, mas da característica intrínseca dos problemas tratados. Sober⁷ denominou “processos destruidores da informação” aqueles que causam o desaparecimento das evidências processuais de como um padrão veio a adquirir suas características recentes. Sabe-se que as próprias histórias biológicas e geológicas destroem boa parte dos indícios que permitiriam exame direto dos padrões biogeográficos e a consequente compreensão de pelo menos parte dos processos que os originaram. Isso exige que abordagem indireta seja adotada na biogeografia, fundamentada na comparação de relações entre táxons e as áreas em que eles ocorrem.

Nos seus aproximadamente 4,5 bilhões de anos, o planeta tem sofrido uma série de alterações, mais ou menos drásticas, que influenciaram, e ainda influenciam, a evolução das espécies. Movimentos das placas tectônicas, orogêneses, aparecimentos e desaparecimentos de rios e outros corpos d’água, erosões, mudanças climáticas profundas, ocorrendo em escalas de milhões, dezenas

de milhões ou centenas de milhões de anos, são alguns dos eventos responsáveis pelas contínuas modificações das feições da Terra. Esses eventos afetam as distribuições de organismos: uma população anteriormente contínua divide-se em subpopulações; uma espécie tem sua distribuição aumentada pela expansão para áreas anteriormente isoladas; grupos inteiros podem se extinguir local ou globalmente.

A evolução de um táxon por vezes segue caminhos tortuosos. No entanto, alguns desses caminhos são compartilhados por outros táxons, próxima ou distantemente relacionados. Isso acontece quando uma alteração física em dada área (Fig. 4.1, A) atinge mais do que uma única espécie que habita aquela região. O aparecimento de uma barreira, que divide uma área anteriormente contínua, pode separar a população ancestral de uma espécie em duas subpopulações, as quais, uma vez isoladas, podem responder independentemente às pressões do meio e se diferenciar, resultando em formação de duas novas espécies. Esse é o processo denominado vicariância (Fig. 4.1, B). Muitas vezes, a barreira é efetiva para espécies distintas, dividindo suas populações de maneira semelhante. Esse padrão compartilhado de disjunções, quando as linhagens irmãs de vários táxons são separadas por eventos de vicariância comuns, pode vir a ser reconhecido atualmente como um padrão biogeográfico (Fig. 4.1, C). Ao se assumir a possibilidade da existência de eventos comuns que alteram de modo similar as distribuições de mais de um táxon, pode-se reconstruir um panorama da história biogeográfica desses táxons com distribuição mais ou menos coincidente, a despeito do sem-número de particularidades presentes e passadas que podem ter afetado a evolução de cada grupo.

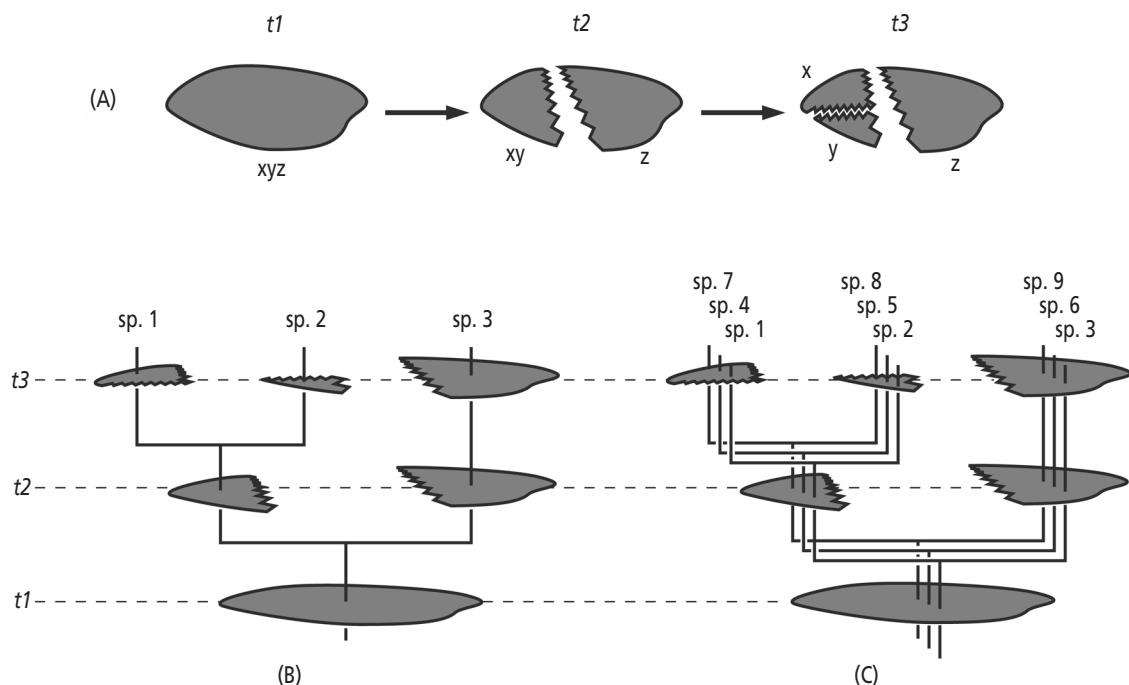
Quando apenas eventos vicariantes moldaram a distribuição dos táxons, o relacionamento filogenético entre eles estava totalmente atrelado ao relacionamento entre as áreas por eles ocupadas – as relações filogenéticas são, portanto, biogeograficamente informativas (e vice-versa). Na Figura 4.1, A, as áreas *x* e *y* são mais próximas entre si em relação à área *z*, pois *x* e *y* teriam se isolado posteriormente à separação de *z*. Da mesma forma, os táxons presentes em *x* e *y* (espécies 1 e 2) seriam mais proximamente relacionados entre si em relação ao táxon presente em *z* (espécie 3) (Fig. 4.1, B). Pode-se afirmar ainda que o evento de vicariância responsável pela separação das áreas *x* e *y* (e pela origem das espécies 1 e 2) é mais recente que o evento relacionado à separação de *z* (que originou a espécie 3). Uma hipótese de relação entre áreas é corroborada quando filogenias de outros grupos de organismos distribuídos nessas mesmas áreas coincidem com o padrão esperado, como mostrado na Figura 4.1, C.

Como visto anteriormente, evidências de padrões biogeográficos podem ser extraídas de filogenias e das distribuições dos organismos⁵. O entendimento e a documentação das distribuições taxonômicas são evidências primárias de qualquer estudo biogeográfico, uma vez que são indicativas de possível associação histórica entre os organismos e as áreas que eles ocupam. Quando táxons diferentes encontram-se na mesma área pode-se inferir uma hipótese inicial de que essas distribuições resultam dos mesmos eventos históricos⁵. Distribuições coincidentes sugerem que a área sob escrutínio constitui uma unidade biogeográfica ou área de endemismo⁴.

A despeito de toda controvérsia associada ao conceito de áreas de endemismo, que se estende por quase dois séculos, a sua definição invariavelmente parte do reconhecimento da repetição de configurações espaciais entre táxons distintos. Essa premissa está no cerne das diversas propostas para definir áreas de endemismo publicadas nos últimos 30 anos (ver Cap. 3). Assim como as espécies são as unidades básicas da sistemática, as áreas de endemismo são as unidades básicas da biogeografia. No entanto, ainda tem se definido endemismo de forma vaga em grande parte dos estudos biogeográficos. O reconhecimento de áreas de endemismo não depende apenas da representação de registros de ocorrências taxonômicas em um mapa, não havendo, portanto, equivalência satisfatória com áreas de distribuição. Área de endemismo é uma unidade histórica verdadeira, uma região na qual estão distribuídos dois ou mais grupos monofiléticos que exibem congruência filogenética e distributiva (ver Cap. 3). Padrões de distribuição fornecem informação biogeográfica para definir áreas de endemismo apenas no contexto das relações filogenéticas dos organismos⁸.

Por si só, áreas de endemismo são hipóteses frágeis, já que muitos fatores isolados podem influenciar uma dada configuração espacial. A formação de padrões resultantes da repetição de conformações espaciais e de relações entre as áreas em questão são, por outro lado, candidatos menos prováveis de serem resultantes do acaso.

Neste capítulo, será explorada uma base conceitual para a compreensão da história das distribuições dos seres vivos. Mais especificamente, será tratada a Biogeografia de Vicariância (ou Biogeografia Vicariante) e o exame de padrões biogeográficos possivelmente resultantes da vicariância. A documentação do registro geográfico e a existência de hipóteses de relações filogenéticas proveem o embasamento empírico funda-



978-85-7241-896-6

Figura 4.1 – (A) História de uma área ancestral 'xyz' que ao longo da história geológica foi fragmentada, inicialmente em duas áreas menores, xy e z, e posteriormente em três áreas (após separação de x e y). (B) O grupo monofilético formado pelas espécies 1, 2 e 3 distribui-se exclusivamente nas áreas x, y e z. A história de diversificação desta linhagem transcorreu durante a história geológica de separação das áreas, conforme o esquema. (C) Dois outros táxons, um composto pelas espécies 4, 5 e 6 e o outro composto pelas espécies 7, 8 e 9, também ocupam as mesmas áreas e tiveram histórias muito similares à da linhagem que inclui 1, 2 e 3. A congruência entre as três hipóteses propostas para as três linhagens reforça as hipóteses biogeográficas individuais por formarem um padrão. Três momentos históricos distintos, entre os quais eventos de vicariância ocorreram, são denotados por t_1 , t_2 e t_3 .

mental para a grande parte das inferências analíticas em biogeografia histórica por vicariância⁹. O propósito de uma discussão sobre a lógica de uma disciplina científica é avançar na discussão sobre os fundamentos conceituais desta última, assim como identificar paradigmas científicos cruciais para a sua sustentação.

Neste capítulo, será explorada uma base conceitual para a compreensão da história das distribuições dos seres vivos (para uma discussão sobre as duas principais abordagens da pesquisa biogeográfica, consultar Quadro 4.1). Mais especificamente, será tratada a Biogeografia de Vicariância (ou Biogeografia Vicariante) e o exame de padrões biogeográficos possivelmente resultantes da vicariância. A documentação do registro geográfico e a existência de hipóteses de relações filogenéticas proveem o embasamento empírico fundamental para a grande parte das inferências analíticas em biogeografia histórica por vicariância⁹. O propósito de uma discussão sobre a lógica de uma disciplina científica é avançar na discussão sobre os fundamentos conceituais desta última, assim como identificar paradigmas científicos cruciais para a sua sustentação.

Quadro 4.1 – Escolas da Biogeografia

Tradicionalmente, a biogeografia é dividida em biogeografia ecológica e biogeografia histórica^{1-5,8,9}. As diferenças entre as duas escolas dizem respeito a tipos de questões levantadas, metodologias específicas e escala temporal dos eventos.

A biogeografia ecológica lida com processos com duração mais restrita, cujos efeitos podem afetar a distribuição de organismos de uma determinada espécie ao longo de uma ou poucas gerações. O estudo de quaisquer fatores ecológicos afetando distribuição de táxons é considerado como do escopo da biogeografia ecológica.

A biogeografia histórica investiga as mudanças biogeográficas ocorridas ao longo do tempo evolutivo e examina as causas históricas da distribuição dos organismos. Esta disciplina abarca a biogeografia de vicariância, quando se fundamenta no reconhecimento de padrões vicariantes para a investigação da evolução espacial⁹.

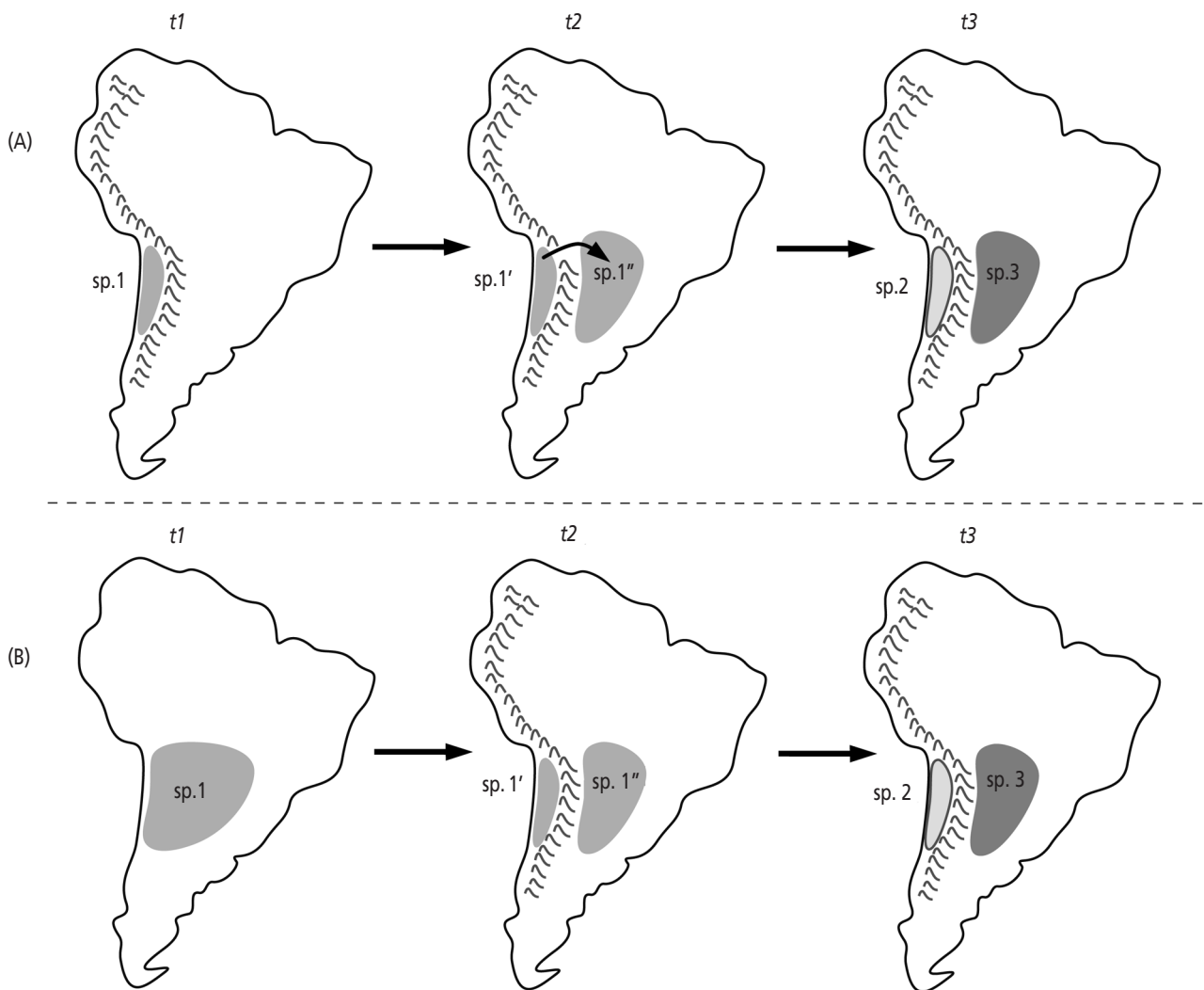
Apesar de ser conveniente, por vezes, traçar uma separação entre os fatores históricos e ecológicos que afetam a distribuição dos organismos sobre o planeta, a interação desses fatores para a história da distribuição de qualquer táxon não deve ser ignorada³.

Sobre os Padrões Biogeográficos

Preliminares e Definição

As distribuições geográficas resultam da combinação histórica de um número limitado de processos: permanência dos organismos em determinada região do planeta, expansão ou retração dos limites da distribuição, extinção de populações (e de espécies) em certas áreas e, finalmente, fragmentação da distribuição de uma espécie

ancestral pelo surgimento de uma barreira geográfica, isolando populações que se diferenciam alopatricamente (isto é, vicariância). Comparando-se como esses processos podem moldar a distribuição de populações, percebe-se que cada um deles influencia, de forma bastante idiossincrática, a evolução espacial da biota. Muitos desses eventos carregam forte componente aleatório. As extinções de populações em uma área geralmente são resultantes de fatores estocásticos e, portanto, nem sempre atingem a totalidade das espécies ocorrendo na mesma



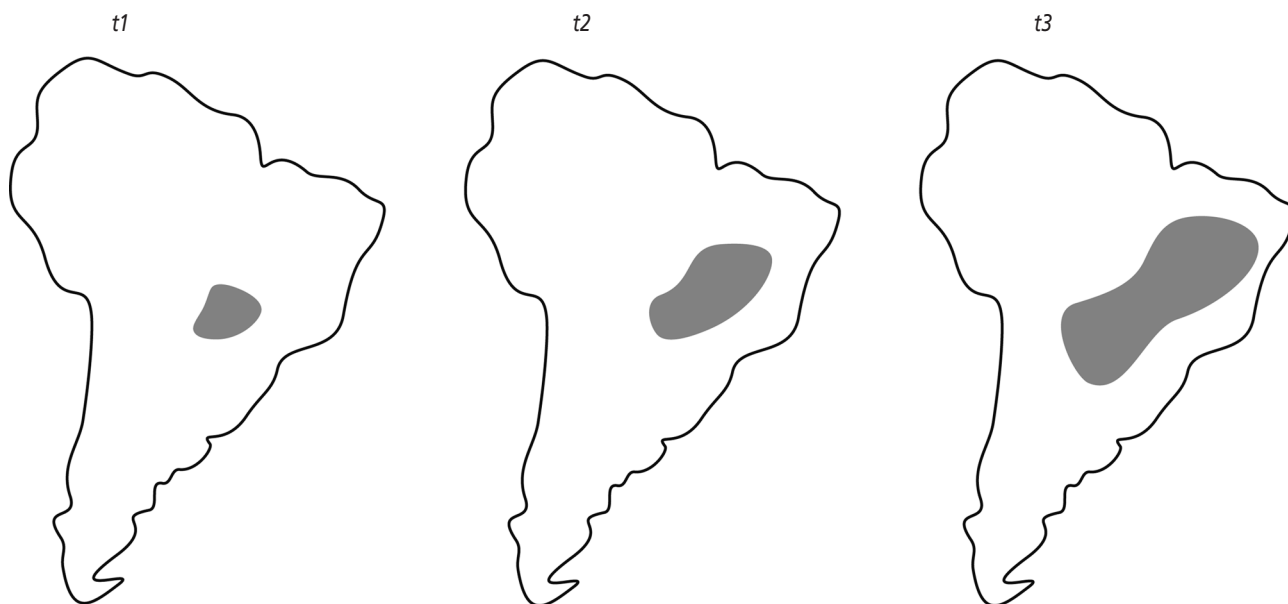


Figura 4.3 – Representação da distribuição de uma espécie (área cinza) em três momentos de sua história (t_1 , t_2 e t_3). A expansão dos limites da distribuição desta espécie não envolveu a transposição de barreiras geográficas e, por isso, não é considerada um evento de dispersão.

região. Dispersões envolvem a transposição de barreiras geográficas preexistentes (Fig. 4.2, A), sendo eventos dependentes do acaso e de características espécie-específicas que determinam o que consiste uma barreira para os organismos de cada táxon. Expansão de distribuição geográfica (Fig. 4.3) relaciona-se à vagilidade dos organismos e à relação entre preferências ambientais e disponibilidade de habitats ecologicamente apropriados.

O surgimento de barreiras geográficas e a consequente fragmentação da área de distribuição ancestral de espécies, resultando na formação de espécies descendentes alopátricas (Fig. 4.2, B), podem ser considerados a classe de eventos mais independente de atributos dos próprios organismos. Justamente por isso, espera-se que vários táxons habitando a área anterior à sua fragmentação respondam de maneira similar à vicariância (Fig. 4.1, C).

Historicamente, os cenários biogeográficos propostos para explicar distribuições disjuntas de táxons proximalmente relacionados favoreceram duas classes de eventos: a expansão de distribuição pela transposição de uma barreira geográfica preexistente (cenário dispersalista) ou a fragmentação de uma distribuição anteriormente mais ampla (cenário vicariante). De forma isolada, dados de distribuição de um táxon não são suficientes para demonstrar, de maneira inequívoca, as raízes históricas da sua atual distribuição disjunta. A melhor forma de se abordar um problema deste tipo é a busca por padrões similares em grupos de organismos distintos^{2,5}.

Assim como é pouco sensato pensar que a repetição dos padrões de distribuição de caracteres em um cladograma resulta do acaso, não parece razoável que padrões semelhantes de distribuição entre áreas refiram-se às histórias independentes de dispersão. É mais parcimonioso assumir que esses padrões atuais de distribuição sejam, pelo menos em parte, resultado de histórias compartilhadas causadas por respostas similares às modificações da superfície do planeta². No entanto, um raciocínio fundamentado na ideia de que a melhor explicação inicial para uma distribuição disjunta é a fragmentação de uma população ancestral, *per se*, não garante reconstrução biogeográfica confiável. A perda de informação sobre a sequência pretérita de eventos, que acarretou distribuição atual, é o maior empecilho para que explicações biogeográficas sejam propostas. O exemplo da Figura 4.2 ilustra tal dificuldade. Quando se comparam as distribuições atuais de dois pares de espécies irmãs nos cenários distintos propostos (Fig. 4.2), percebe-se que, em ambos os casos, uma barreira geográfica separa uma espécie de sua espécie irmã. A questão fundamental é determinar o momento do surgimento da barreira em relação ao evento de especiação que causou divergência da espécie 1 em relação às espécies 2 e 3, que difere marcadamente nos dois casos.

Em suma, padrões biogeográficos são coincidências não arbitrarias (congruências) de distribuições geográficas de espécies ou grupos monofiléticos e de relacionamentos históricos entre as áreas em que esses táxons ocorrem^{2,3}.

Ruído: Quando a História Conspira contra os Historiadores

Biogeógrafos são historiadores que almejam compreender a evolução da diversidade biológica no espaço geográfico. Infelizmente, as evidências que se mantêm como resquícios dessa história são muitas vezes obscurecidas por outros

sinais históricos conflitantes àqueles sugeridos pela vicariância. Os estudos investigados do ponto de vista biogeográfico normalmente incluem congruência apenas parcial entre histórias dos táxons e das áreas em que eles são encontrados. Parte da confusão é resultante da concomitância entre as histórias de vicariância e as histórias de dispersões e extinções de táxons de uma linhagem (Fig. 4.4).

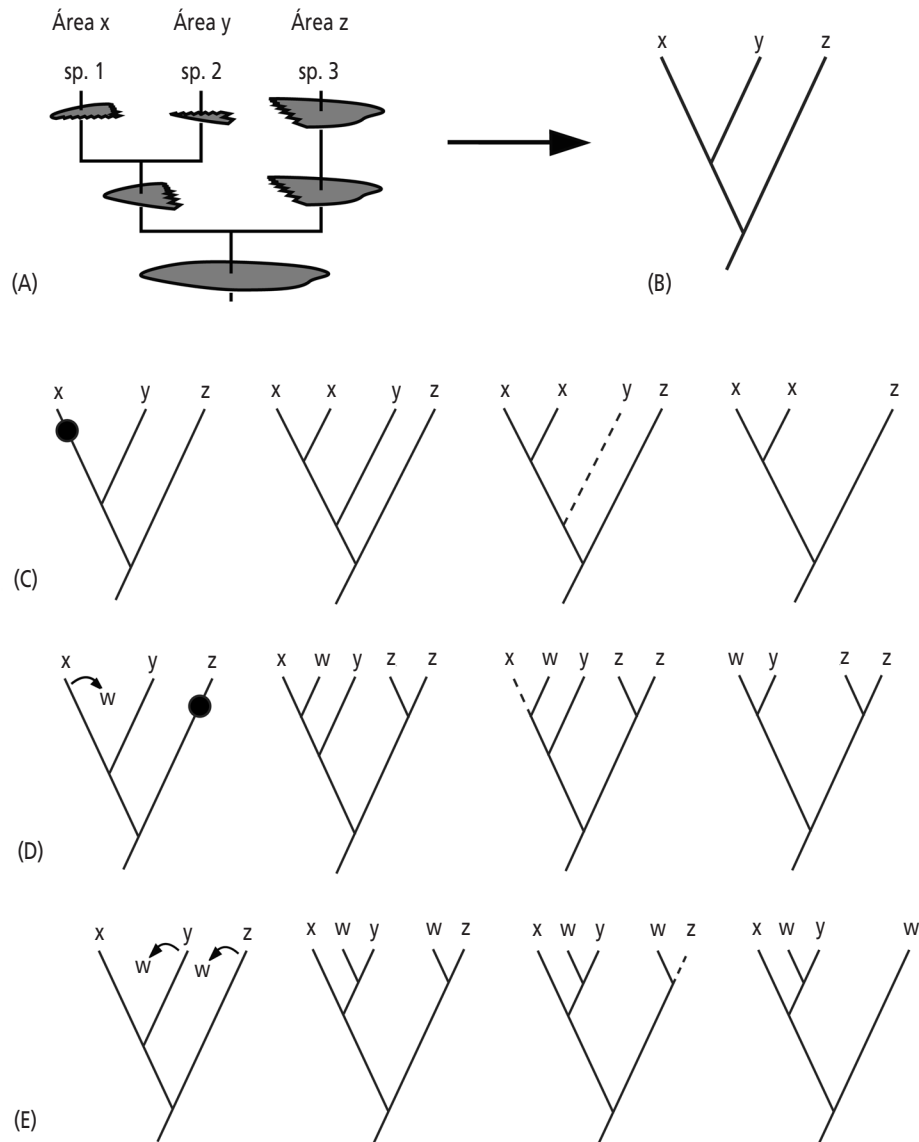


Figura 4.4. – (A) Relações filogenéticas entre as espécies 1, 2 e 3, mostrando as áreas em que estas se distribuem e sua história biogeográfica de vicariância. (B) Cladograma de áreas inferido a partir de (A). Neste caso, as relações entre as áreas correspondem à real história geológica da região, pois a história de cladogênese do táxon composto pelas espécies 1, 2 e 3 foi perfeitamente congruente aos eventos de vicariância. (C a E) Três cladogramas de áreas inferidos a partir de relações de outros táxons, cujas histórias foram afetadas pela mesma história geológica, mas com resultados divergentes entre si e em relação ao caso anterior: (C) a espécie distribuída na área x especiou-se simpátricamente e a espécie distribuída na área y se extinguiu; (D) alguns indivíduos da espécie ocupando a área x dispersaram-se para uma área w, dando origem a uma nova espécie e a espécie distribuída na área x posteriormente se extinguiu; (E) indivíduos das espécies ocupando as áreas y e z dispersaram-se independentemente para a área w e a espécie distribuída na área z se extinguiu. Linha pontilhada = extinção de espécie; círculo preenchido (●) = evolução simpátrica.

Os métodos analíticos da biogeografia propõem-se justamente a lidar com as “imperfeições” do registro histórico deixado pela evolução biológica e espacial dos táxons⁶. Essas ferramentas buscam extrair o máximo de informação biogeográfica, até mesmo de situações ambíguas, nas quais os padrões de relação entre as áreas estão longe de ser inequívocos. Nesse ínterim, o reconhecimento das relações filogenéticas entre os táxons e da sua associação ao componente espacial criam condições desejáveis para a compreensão tanto da história biogeográfica de um grupo em particular como também para a identificação de padrões biogeográficos gerais.

Craw *et al.*¹⁰ referiram-se à pesquisa biogeográfica como o estudo da “vida em camadas geológicas”. A cada estágio da história geológica do planeta, uma enormidade de fatores interagiu para resultar em conformação espacial dos organismos no estágio seguinte e, daí por diante, até o momento presente. Essa profusão de fatores influenciando as distribuições aumenta o “ruído” na análise biogeográfica, pois em grande quantidade de casos os padrões individuais não são completamente congruentes entre si, desviando do padrão biogeográfico geral, que é o objetivo dos estudos sobre o componente espacial da evolução. Page¹¹ notou que mesmo a obtenção de congruência na sequência dos eventos de divergência em dado cenário pode acarretar erros de interpretação quanto à existência de uma história comum. Em situação ideal, deveria ser possível avaliar também a congruência temporal entre os eventos, pois os padrões observados nem sempre levam em conta que táxons com distribuições compartilhadas podem ter origens biogeográficas distintas (“pseudocongruências”: os Caps. 6 e 7 discutem este tópico em mais profundidade), não passando, necessariamente, por toda a sequência de eventos que resultou na configuração atual, como é o caso dos táxons alocrônicos*.

Desenvolvimentos Metodológicos

A proliferação de métodos de estudo das relações biogeográficas foi tão grande que, nos últimos anos, classificações foram propostas para organizar essas ferramentas e abordagens, de modo a facilitar a escolha de uma ou mais

delas para determinada pesquisa^{1,3,6}. Crisci *et al.*¹ viram, na rápida diversificação de opções analíticas, um sinal de revolução científica da área da biogeografia.

Em uma perspectiva histórica, são identificadas três grandes fases da pesquisa biogeográfica¹³: biogeografia descritiva (ou empírica), narrativa e analítica. O primeiro estágio de estudos biogeográficos foi o descritivo, em que se realizaram documentação das localidades de ocorrência das espécies e as primeiras tentativas de reconhecimento de regiões de co-ocorrência de táxons. Esse tipo de abordagem permitiu, em algum grau, indução e predição, na medida em que o registro da presença de uma espécie em determinada área permitia prever o encontro de organismos desta espécie na mesma área em momento posterior¹³. A biogeografia descritiva não se propõe, contudo, a gerar hipóteses sobre como as populações alcançaram as distribuições observadas.

A biogeografia narrativa inclui, sob sua alcunha, as tentativas de explicação para a origem dos padrões de distribuição¹³. Nela, levantam-se hipóteses – considerando os registros de ocorrência dos táxons, as relações filogenéticas presumidas entre as espécies desses grupos e eventos geológicos relevantes – que constituem cenários plausíveis para descrever a história biogeográfica. Essas narrativas procuraram descrever histórias individuais, na maior parte das vezes apoiadas em eventos de dispersão válidos apenas para o grupo taxonômico particular estudado. A validade de pesquisas narrativas é questionável, na medida em que são empiricamente fracas, em razão de sua falta de generalidade e testabilidade.

A partir da metade do século XX, a biogeografia se tornou mais analítica e, seus resultados, por conseguinte, mais testáveis do ponto de vista científico. Ano a ano, tem havido aumento no leque de opções para estudos biogeográficos analíticos, mas os pilares conceituais dessa área de pesquisa foram erguidos entre as décadas de 1950 e 1970. Três são os pilares mais fundamentais dos desenvolvimentos analíticos e conceituais da biogeografia de vicariância⁹: (1) a aceitação do modelo da tectônica de placas, que remonta à deriva continental proposta décadas antes por Alfred Wegener e que teve implicações profundas para a noção de vicariância como evento biogeográfico relativamente comum; (2) o desenvolvimento da pambio-geografia por Léon Croizat como estratégia para estudo de padrões de distribuição iluminados pela congruência espacial proveniente de vários táxons e (3) o desenvolvimento da sistemática filogenética de Willi Hennig e com o consequente estímulo à biologia comparada de modo geral, reiterando a importância da hierarquia natural para estudos de biodiversidade.

* O termo “alocrônico” foi proposto por Amorim *et al.*¹² para fazer referência a táxons que atualmente ocupam as mesmas áreas, mas cujas histórias biogeográficas teriam ocorrido em períodos geológicos distintos. Apesar da coincidência observada entre suas distribuições, não há, em casos deste tipo, congruência biogeográfica verdadeira.

Em termos práticos, os princípios e objetivos da biogeografia de vicariância se delinearão com clareza cada vez maior a partir dos anos 1970, permitindo a formalização de hipóteses para a história espacial dos grupos biológicos. A consequência mais notável do interesse por essa perspectiva histórica foi o refinamento metodológico, com o estabelecimento de “escolas” de pensamento biogeográfico como a pambiogeografia (ver Cap. 5), biogeografia cladística (ver Cap. 6) e de eventos (ver Cap. 7), e a filogeografia (ver Cap. 8).

Estudo de Grandes Padrões e Estudos de Táxons Individuais

Alguns estudos biogeográficos são notáveis pelo seu amplo escopo e quantidade de táxons comparados. O trabalho de Sanmartín e Ronquist¹⁴, apresentando uma cuidadosa reconstrução da hierarquia da fragmentação do supercontinente Gondwana, é um valioso exemplo de análise que aponta para padrões gerais congruentes com relacionamentos entre áreas derivados de estudos mais específicos^{12,15}.

Pesquisas biogeográficas são consideradas aceitáveis apenas quando lidam com grande quantidade de dados? Certamente não. Contudo, os tópicos anteriores deste capítulo buscaram esclarecer por que a concordância entre, por exemplo, três resultados torna uma hipótese mais robusta que entre dois resultados. Padrões derivados de estudos com dezenas de táxons são ainda mais convincentes, o que não deve ser tomado como sugestão de que estudos com quantidade menor de táxons não servem como evidência empírica para as conclusões alcançadas. Os estudos biogeográficos de táxons individuais – mesmo aqueles fundamentados em apenas um táxon – frequentemente possuem enorme valor empírico. Relações entre áreas indicadas pelo estudo de apenas um táxon podem ser comparadas a outros padrões, na busca pela congruência entre os eventos vicariantes sugeridos por eles. Da mesma forma, a sequência de eventos indicada por um estudo pode ser vista à luz de reconstruções da história geológica da região estudada, também à procura de coincidências na sequência cronológica de eventos em ambos os casos. Além disso, pesquisas envolvendo inferências sobre datas de origem dos táxons, a partir da idade mínima sugerida por fósseis ou pela aplicação de técnicas como a do relógio molecular, são de grande interesse biogeográfico e cruciais para dar suporte a padrões gerais de relações entre as áreas.

História e a Busca por uma Ciência Preditiva

Por ser uma ciência histórica, a biogeografia vicariante não se presta a especulações sobre as possíveis distribuições futuras dos táxons. A sequência de eventos que levou a qualquer padrão de distribuição espacial corrente é particular – apesar de muitas vezes compartilhada por grupos biológicos distintos – e o seu caminho futuro é único e imprevisível. O tipo de predição válido para a ciência biogeográfica parte da premissa de que há explicações comuns, ao menos para parte dos padrões encontrados. Esta condição pode indicar a existência de outros táxons, diferentes daquele em análise, com distribuições congruentes àquelas estudadas, os quais, ao serem incluídos em estudo amplo, acabam por aumentar o poder explanatório da hipótese biogeográfica⁴.

A biogeografia é uma ciência antiga, com longa herança intelectual, remontando às primeiras tentativas de se compreender o mundo natural^{2,4,16}. Somente a partir do século XVIII, porém, foi iniciada uma tradição de pesquisa sistematizada na área, com naturalistas buscando interpretar as histórias dos táxons de seu interesse, ligadas a crescente esforço de organização sistemática da natureza. No início do século XIX, destacam-se as obras de Buffon, Hooker e Augustin de Candolle^{3,4,16}. O ponto fundamental desse período, que se tornou a linha mestra de toda a biogeografia seguinte, foi a busca pelo reconhecimento de padrões e de generalizações acerca das possíveis causas responsáveis por tais padrões. A comparação com o estudo biogeográfico atual é um exercício interessante, pois ainda hoje os padrões são as bases para a inferência dos processos históricos que os causaram. As diferenças encontram-se especialmente em quais os tipos de conclusões derivam desses padrões observados, envoltas em formalismo metodológico obviamente inexistente na aurora da prática biogeográfica.

No século XIX, de Candolle¹⁷ foi um dos principais responsáveis pela consolidação da biogeografia como a ciência que procura explicar quais fatores levariam os táxons a se distribuírem em determinados locais e não em outros, por meio dos seus conceitos de “habitações” ou “estações”. Eles expressavam a noção de co-ocorrência de uma série de condições ecológicas que favoreceriam a presença de um dado grupo de organismos em determinadas partes do globo. Para de Candolle, as estações seriam as causas físicas que influenciariam a distribuição e que ainda estavam em operação; as habitações poderiam ser tomadas como a expressão das

causas geológicas não mais atuantes – essas diferenças estão no cerne da divisão tradicional entre biogeografia ecológica (“das estações”) e histórica (“das habitações”). A partir da análise de semelhanças e diferenças entre áreas coincidentes, foi possível o reconhecimento de regiões botânicas, unidades históricas com uma história longa e independente.

Na segunda metade do século XIX, a biogeografia deixou de ser uma atividade meramente especulativa e narrativa e se tornou uma ciência, em que hipóteses alternativas começaram a ser comparadas e avaliadas com embasamento empírico. A maior parte desta mudança coincidiu com o aumento expressivo da formalização da biologia durante os séculos XIX e XX, em parte resultantes da expansão do conhecimento taxonômico iniciado no período após a Idade Média. No entanto, as explicações disponíveis para descrever as distribuições de plantas e animais eram, de modo geral, simplistas e apresentavam problemas práticos em consequência de seu baixo poder explicativo. A partir da aceitação da visão evolutiva, após a publicação do *Origem das Espécies*¹⁸, a disjunção entre floras e faunas passou a ser explicada unicamente a partir da ocorrência no passado de eventos de dispersão. Em linhas gerais, a distribuição orgânica resultaria de migrações seguidas de modificações subsequentes e da multiplicação das novas formas nas áreas ocupadas, ou seja, assumia-se a dispersão sobre uma geografia estável, com subsequente isolamento e posterior diferenciação das espécies. As áreas de endemismo seriam compostas por diversos elementos com distintas histórias de dispersão, isto é, por espécies provenientes de lugares e tempos diferentes. Para Nelson¹⁶, a biogeografia dispersalista é a ciência do raro e do miraculoso, pois se concentra em improváveis eventos de dispersão para explicar porque táxons diferentes ocupam diferentes áreas.

Uma hipótese biogeográfica fundamentada em eventos de dispersão não se presta a gerar explicações gerais para a história de uma biota, apenas a história de um grupo específico. A biogeografia dispersalista é uma disciplina com pouco ou nenhum poder preditivo. Não há, tampouco, como falsear qualquer hipótese com base apenas em dispersões, já que ela não é repetível nem comparável com hipóteses alternativas. Tais reconstruções não fornecem teoria geral da história da Terra e, sim, narrativas individuais válidas para cada táxon. Hipóteses dispersalistas são, portanto, divorciadas da história geológica do planeta. Essas narrativas podem incluir o número de eventos de dispersão, ou de quaisquer outras naturezas, que parecer conveniente ao autor da hipótese. Quando um cenário dispersalista é propo-

to para a história biogeográfica de um táxon, ele não pode ser aplicado para outros estudos de caso, pois é único para determinado exemplo. Possíveis generalidades dos eventos presentes nessas situações são coincidências não explicadas.

Em meados do século XX, Léon Croizat levou a busca por padrões resultantes da sobreposição de estudos de casos ao seu extremo mais notável. Pesquisas extensivas sobre grupos de animais e plantas foram registradas e resumidas em sua obra *Space, Time, Form*¹⁹. Suas investigações indicaram que a existência de padrões repetidos na natureza era evidência de eventos de vicariância comuns e fonte importante para reconstruir a história da área estudada, a despeito de desvios individuais do cenário geral apresentados por um ou outro táxon. Croizat identificou padrões terrestres e transoceânicos de conexões entre localidades e regiões geográficas que se repetiam em vários grupos estudados. O resultado dessas observações foi a obtenção de enormes padrões gerais (= generalizados) conectados uns aos outros. A partir do desenvolvimento das ideias centrais de Croizat, estudos dos padrões de distribuição dos táxons (sob a forma de traços ou áreas de endemismo) passaram a permitir generalizações sobre a similaridade dos padrões espaciais.

Seguindo a premissa de que a Terra e as suas biotas evoluem em conjunto¹⁹, a inclusão da informação sobre as relações de parentesco entre os táxons resultaria em maior entendimento sobre as relações entre as áreas. Nesse sentido, relações filogenéticas são biogeograficamente informativas, o que constitui o fundamento da biogeografia cladística (ver Cap. 6). Essa escola de pensamento biogeográfico combina o objetivo da sistemática filogenética Hennigiana de reconstrução dos padrões hierárquicos da natureza aos padrões de distribuição, de modo que se pode perguntar: as relações entre as áreas de endemismo fazem alguma referência às relações de parentesco entre as espécies que habitam essas áreas? Para três áreas definidas pela presença de táxons endêmicos, pode-se perguntar se duas delas são mais próximas entre si em relação à terceira delas. Esta indagação é parte da tradição histórica da biogeografia, ampliada por Croizat, que enfatiza as explicações de padrões observáveis por meio de um cenário que considere todas as observações². Com relação à explicação dos padrões compartilhados, a biogeografia cladística não requer que eles tenham sido causados por vicariância. Hipóteses vicariantes supõem apenas que a congruência de padrões de distribuição originou-se de eventos vicariantes comuns aos táxons estudados.

Paradigma e sua Lógica

Hipóteses científicas desejáveis são aquelas que oferecem o maior poder de indução e de explicação sobre o mundo natural²⁰, o que se relaciona, obviamente, à noção de predição científica. Na pesquisa biogeográfica, isso significa a busca por padrões de relações entre áreas inferidas pela análise simultânea de estudos de grupos taxonômicos individuais. Os padrões constituem, desse modo, hipóteses biogeográficas para o relacionamento histórico entre as áreas consideradas e, por conseguinte, das histórias biogeográficas de vicariância dos táxons associados a elas. Quanto maior o número de evidências sustentando o padrão, maior o poder empírico daquela hipótese.

O conhecimento geológico disponível sobre uma região é de grande valor para interpretações biogeográficas. Eventos geológicos concordantes com um dado padrão podem ser compreendidos como evidências complementares à hipótese biogeográfica proposta. O inverso também ocorre, pois o reconhecimento de padrões biogeográficos pode ter importância para a reconstrução da história geológica da área, muitas vezes desconhecida antes de ser conduzido o estudo com os organismos. As investigações de padrões biogeográficos são, dessa forma, atividades científicas úteis inclusive para embasar nossas interpretações acerca da história geológica do planeta⁶. Tanto a geologia quanto a biologia propõem hipóteses sobre a história física e biótica da Terra, com embasamento empírico. As duas ciências funcionam melhor conjuntamente, podendo gerar hipóteses mais robustas do que quando tomadas em separado⁶.

Estudos biogeográficos buscam explicar, por meio de hipóteses históricas, as distribuições dos organismos. Na menor escala possível de abrangência deste tipo de investigação, a pesquisa se restringe a um grupo (monofilético) de organismos. A sobreposição de várias histórias/hipóteses por vezes revela padrões compartilhados que possuem maior importância empírica em decorrência de sua generalidade. Assim, a pesquisa biogeográfica deixa de ser específica para um determinado táxon ou mesmo para a biologia em si e passa à escala de padrões que descrevem uma história envolvendo tanto grupos de organismos quanto a geologia. A busca por padrões comuns (= vicariantes), entretanto, não nega a existência passada ou a possibilidade futura de dispersões. Como dito anteriormente, defende-se aqui que a melhor explicação inicial para um padrão de distribuições disjuntas seja a divisão de uma população ancestral e que, quanto maior o número de casos congruentes, mais corroborada se torna a primeira proposição.

Parcimônia e Simplicidade

A lógica subjacente às explicações compartilhadas para distribuições coincidentes é similar àquela aplicada à análise filogenética²¹: procura-se a explicação mais parcimoniosa para a distribuição dos caracteres para dada topologia²². A parcimônia em biogeografia histórica é expressa como a procura por uma causa comum para uma coincidência de distribuição espacial e relacionamento entre áreas, os quais podem se basear em processos de vicariância. A repetição de relações espaciais e a consequente formação de padrões gerais pedem explicação única, uma vez que eles provavelmente resultam de processos comuns. A vicariância é o processo capaz de moldar, ao mesmo tempo, histórias biogeográficas de linhagens distintas de organismos distribuídos por uma mesma área.

A simplicidade da biogeografia de vicariância fundamenta-se sobre apenas quatro premissas²: (1) as áreas se modificam com o tempo a partir de uma conformação ancestral; (2) as espécies podem ocorrer em algumas áreas, mas não em outras; (3) espécies (linhagens) se modificam com o tempo, o que se reflete em padrões históricos de relacionamentos entre linhagens descendentes; (4) mudanças nas áreas podem acarretar alterações aproximadamente sincrônicas das biotas a elas associadas, que se refletem nos padrões genealógicos entre as linhagens biológicas.

Não há, contudo, como esperar que *sempre* haja cenários de vicariância para todo e qualquer grupo de organismos estudado. O que se espera é que congruências no relacionamento entre áreas sugerido pelo estudo de táxons individuais sejam mais facilmente explicadas pelo compartilhamento de histórias de vicariância que por outras explicações. Dispersões, por outro lado, são importantes como interpretações para os desvios em relação a um padrão geral, mas não podem ser utilizadas para fundamentar um panorama de pesquisas em biogeografia histórica. Discordâncias de padrões mais gerais são explicadas *a posteriori*, por exemplo, pela ocorrência de dispersões, expansão da área de distribuição ou extinções.

Considerações Finais

A despeito da diversificação metodológica, a unidade da biogeografia histórica como ciência tem se mantido pelo paradigma de que histórias compartilhadas de vicariância constituem a explicação mais parcimoniosa para a existência de padrões de distribuição espacial. Segundo Ruse²³, uma boa teoria científica deve ser consiliente. Na biogeografia, hipóteses consilientes são aquelas que

explicam fenômenos não contemplados durante a sua construção, como a distribuição de outros grupos taxonômicos, a existência (ou ausência) de fósseis em certas camadas geológicas e as relações filogenéticas entre outros táxons distribuídos nas mesmas áreas²⁴. Essa possibilidade de predição, ainda que não idêntica às previsões feitas por hipóteses de ciências mais simples, como a física ou a química, só é possível a partir da premissa de que há padrões biogeográficos gerais que se ajustam a mais do que apenas um táxon.

A perspectiva apresentada neste capítulo é quase consensual entre adeptos da biogeografia histórica analítica, com vozes discordantes levantando-se de tempos em tempos. Para esses críticos, a biogeografia ganharia ao adotar práticas mais quantitativas, nas quais testes estatísticos seriam árbitros da significância de hipóteses concorrentes^{25,26}. Alguns métodos vêm incorporando, pelo menos em parte, tais sugestões – aspectos analíticos inovadores têm sido desenvolvidos continuamente nas últimas décadas (ver Caps. 5 a 8). Os amplos desenvolvimentos metodológicos recentes^{1,3} exemplificam a criatividade dos teóricos ao explorar novos modos de lidar com as dificuldades recorrentes de estudos em biogeografia histórica.

Segundo Platnick e Nelson⁵, a principal questão para biogeógrafos não é “o padrão é resultado de vicariância ou dispersão?”, e sim “este padrão corresponde a um padrão geral de interconexões entre áreas (e, portanto, reflete a história dessas áreas) ou não?”. Para a biogeografia, é necessário um método de análise que nos permita testar a hipótese se o padrão de distribuição válido para determinado grupo é na verdade um padrão geral. Como a biota não é apenas vida, mas vida ordenada e diversificada no tempo e no espaço²⁷, a busca por padrões gerais é a única maneira robusta de compreender a história dos organismos em ambiente cambiante, como propôs Léon Croizat há mais de 40 anos.

Agradecimentos

Somos gratos à leitura crítica e comentários oferecidos por Júlia C. Almeida, Claudio J. B. de Carvalho, Jéssica P. Gillung, Rodrigo B. Gonçalves e dois revisores anônimos. Agradecemos Júlia Almeida também pela assistência na preparação de ilustrações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. CRISCI, J. V.; KANTINAS, L.; POSADAS, P. *Historical Biogeography. An Introduction*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. 250p.
2. HUMPHRIES, C. J.; PARENTI, L. R. *Cladistic Biogeography – Interpreting Patterns of Plant and Animal Distributions*. 2. ed. Oxford: Oxford University Press, 1999. 187p.

3. MORRONE, J. J. *Evolutionary Biogeography – An Integrative Approach with Case Studies*. New York: Columbia University Press, 2009. 301p.
4. NELSON, G. J.; PLATNICK, N. I. *Systematics and Biogeography – Cladistics and Vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981. 567p.
5. PLATNICK, N. I.; NELSON, G. A method for historical biogeography. *Syst. Zool.*, v. 27, p. 1-16, 1978.
6. EBACH, M. C.; HUMPHRIES, C. J. Cladistic biogeography and the art of discovery. *J. Biogeogr.*, v. 29, p. 427-444, 2002.
7. SOBER, E. *Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution, and Inference*. Cambridge: MIT Press, 1988. 265p.
8. SANTOS, C. M. D.; AMORIM, D. S. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Pap Avulsos Zool.*, v. 47, p. 63-73, 2007.
9. WILEY, E. O. Vicariance biogeography. *Annu Rev. Ecol. Syst.*, v. 19, p. 513-542, 1988.
10. CRAW, R. C.; GREHAM, J. R.; HEADS, M. J. *Panbiogeography – Tracking the History of Life*. Oxford: Oxford University Press, 1999. 229p.
11. PAGE, R. D. M. Temporal congruence and cladistic analysis of biogeography and cospeciation. *Syst. Zool.*, v. 39, p. 205-226, 1990.
12. AMORIM, D. S.; SANTOS, C. M. D.; OLIVEIRA, S. S. Allochronic taxa as an alternative model to explain circumantarctic disjunctions. *Syst. Entomol.*, v. 34, p. 2-9, 2009.
13. BALL, I. R. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, v. 24, p. 407-430, 1976.
14. SANMARTÍN, I.; RONQUIST, F. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Syst. Biol.*, v. 53, p. 216-243, 2004.
15. UPCHURCH, P. Gondwana break-up: legacies of a lost world? *Trends Ecol. Evol.*, v. 23, p. 229-236, 2008.
16. NELSON, G. J. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, v. 11, p. 269-330, 1978.
17. DE CANDOLLE, A. P. Essai élémentaire de géographie botanique. Reproduzido em: LOMOLINO, M. V.; SAX, D. F.; BROWN, J. H. *Foundations of Biogeography – Classic Papers with Commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, [1820] 2004. parte 4, p. 28-48.
18. DARWIN, C. R. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray, 1859. 513p.
19. CROIZAT, L. *Space, Time, Form – The Biological Synthesis*. Caracas: Publicado pelo autor, (Venezuela), 1964. 881p.
20. BOYD, R. Scientific Realism. In: ZALTA, E. N. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2008 ed.)*. 2008. Disponível em: <http://plato.stanford.edu/archives/fall2008/entries/scientific-realism/>. Acesso em: 15/08/2009.
21. SOBER, E. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, v. 37, p. 245-253, 1988.
22. FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: PLATNICK, N. I.; FUNK, V. A. *Advances in Cladistics*. New York: Columbia University Press, 1983. v. 2, p. 7-36.
23. RUSE, M. Falsifiability, consilience, and systematics. *Syst. Zool.*, v. 28, p. 530-536, 1979.
24. SANTOS, C. M. D.; CAPELLARI, R. S. On Reciprocal illumination and consilience in biogeography. *Evol. Biol.*, v. 36, p. 407-415, 2009.
25. SIMBERLOFF, D.; HECK, K. L.; MCCOY, E. D.; CONNOR, E. F. There have been no statistical tests of cladistic biogeographical hypotheses. In: NELSON, G.; ROSEN, D. E. *Vicariance Biogeography. A Critique (Symposium of the Systematics Discussion Group of the American Museum of Natural History May 2-4, 1979)*. Nova York: Columbia University Press, 1981. cap. 2, p. 40-63.
26. PAGE, R. D. M. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.*, v. 37, p. 254-270, 1988.
27. WILLIAMS, D. M.; EBACH, M. C. The reform of palaeontology and the rise of biogeography – 25 years after ‘ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law’ (Nelson, 1978). *J. Biogeogr.*, v. 31, p. 685-712, 2004.