

Sobre a busca de padrões congruentes na biogeografia

On the search for congruent patterns in biogeography

Charles Morphy D. Santos

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

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

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

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

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

Introdução

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

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

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

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

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

Apoio: CNPq

Recebido 23set10

Aceito 20jun11

Publicado 07nov11

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

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

Iluminação recíproca biogeográfica

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

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

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

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

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

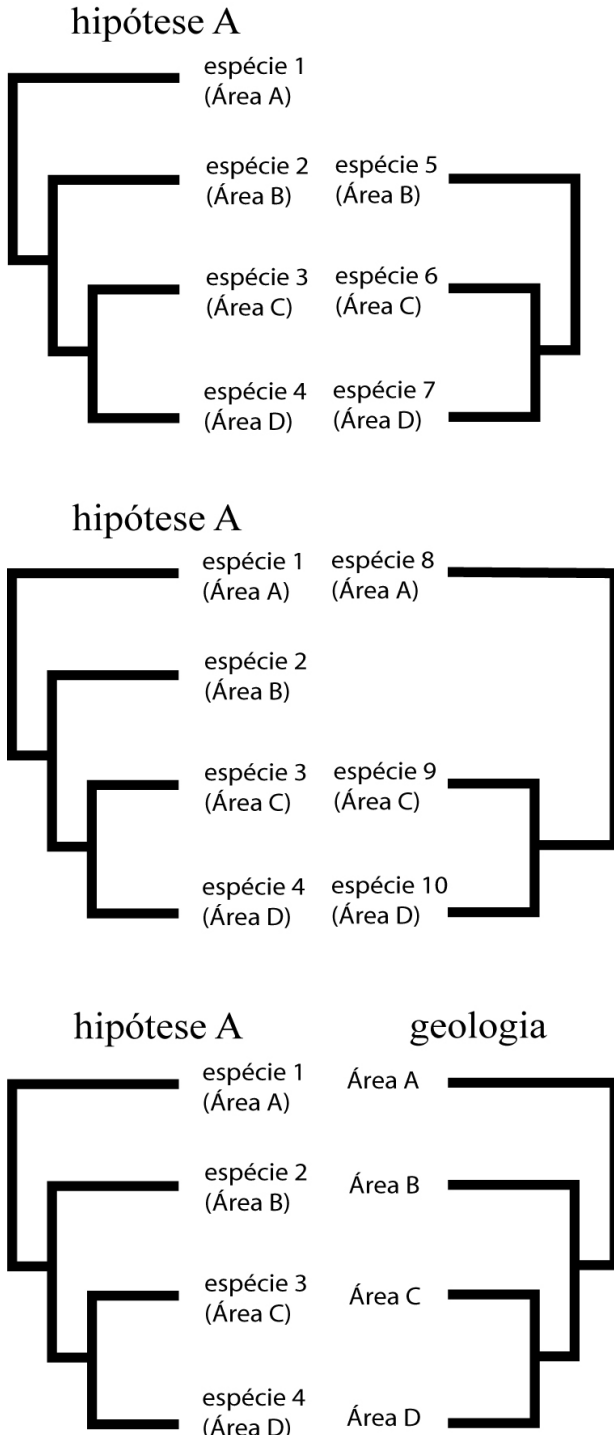


Figura 1. Esquema do processo de iluminação recíproca biogeográfica. A hipótese biogeográfica inicial A é congruente com hipóteses baseadas em diferentes tipos de evidências.

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

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

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

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

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

Propondo um protocolo de análise

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

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

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

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

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

Considerações finais

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

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

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

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

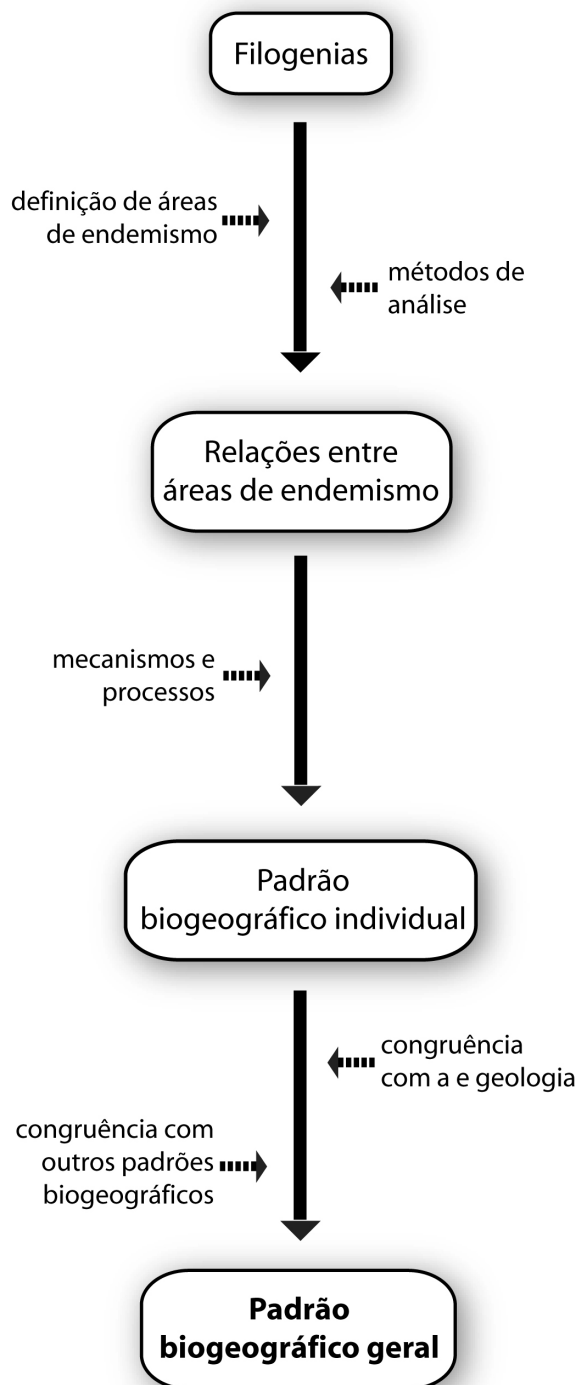


Figura 2. Passos para uma análise biogeográfica.

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

Agradecimentos

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

Bibliografia

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

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