

Biogeografia baseada em eventos: uma introdução

Event-based biogeography: an introduction

Renato Recoder

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. Biogeografia é um campo de estudo integrativo que procura compreender os processos responsáveis pela distribuição dos organismos no espaço, e sua mudança no tempo. Com o desenvolvimento da disciplina, foram propostos métodos analíticos capazes de inferir a história biogeográfica de linhagens através da reconstrução dos eventos que teriam alterado as distribuições de táxons ao longo do tempo. Estes métodos baseiam-se em modelos explícitos de custo-benefício, e são utilizados para inferir áreas ancestrais por otimização dos custos dos eventos relacionados (vicariância, dispersão, extinção e duplicação). O desenvolvimento de modelos capazes de fornecer estimativas estatísticas para os resultados faz dos métodos baseados em eventos ferramentas interessantes para estudos em biogeografia histórica. Nesta revisão são discutidos alguns métodos, e fornecido um exemplo de utilização com uma linhagem de lagartos da América do Sul tropical.

Palavras-chave. *Áreas ancestrais, dispersão, filogenia, vicariância.*

Abstract. Biogeography is an integrative field of study, which seeks to understand the processes responsible for the distribution of organisms in space, and its change over time. With the development of the discipline, several analytical methods have been proposed to infer the biogeographical history of lineages through the reconstruction of events that may have affected distributions of taxa through time. These methods are based on explicit models of cost-benefit, and are used to infer ancestral areas through cost optimization of related events (vicariance, dispersal, extinction, and duplication). The development of models able to provide statistical estimates for the results makes the event-based methods interesting tools for studies in historical biogeography. In this review some methods are discussed, and an example of use with a lineage of lizards from tropical South America is provided.

Key words. *Ancestral areas, dispersal, phylogeny, vicariance.*

Introdução

A biogeografia é um ramo das ciências naturais que se empenha em compreender os processos responsáveis pela distribuição dos organismos no espaço, e sua mudança através do tempo. É um campo de estudo integrativo, pois combina informações obtidas da geografia, biologia e geologia. Os objetivos recorrentes da disciplina envolvem responder perguntas sobre onde ocorrem as espécies, porque ocorrem onde estão, e como a distribuição pode se modificar no tempo (Lomolino e col., 2005).

Desde o século XVII, graças ao trabalho extensivo de naturalistas, tem sido reconhecido que os continentes possuem diferentes biotas, e que a diversidade de espécies não está homogeneamente distribuída (Posadas e col., 2006). No entanto, apenas com a aceitação da teoria evolutiva proposta por Charles Darwin foi possível

compreender que as biotas evoluem, e que sua composição muda ao longo do tempo. A partir deste momento, diversos autores puderam debater sobre os mecanismos envolvidos na origem e evolução das biotas (Morrone, 2009).

A pesquisa em biogeografia envolve a análise de padrões complexos de distribuição das espécies. A tarefa é dificultada pelo fato de os padrões observados resultarem de processos ocorridos no passado e que, desta forma, não podem ser diretamente observados ou testados.

Uma abordagem para a inferência dos resultados de processos evolutivos pretéritos sobre padrões atuais envolve a análise espacial de correlação entre caracteres observados dos organismos (e.g. ocorrência, variáveis fenotípicas contínuas), com variáveis abióticas explanatórias (Perez e col., 2010). Outra abordagem foca em eventos biogeográficos para inferir padrões gerais de distribuição dos organismos, e/ou das

Contato do autor:

renatorecoder@gmail.com

Apoio: FAPESP

Recebido 25set10

Aceito 10mai11

Publicado 07nov11

relações históricas entre áreas de distribuição da biota, baseados em um panorama evolutivo de relação entre os táxons. Esta última é denominada por alguns autores de biogeografia histórica (Crisci, 2001; Posadas e col., 2006).

Um passo fundamental para as análises em biogeografia é a determinação de áreas de distribuição das espécies, através de informações geográficas (pontos de ocorrência), e assim permitir o reconhecimento de padrões individuais de distribuição. Através destes, é possível determinar *áreas de endemismo*, ou seja, áreas de congruência espacial não-aleatória da distribuição de diferentes táxons (Morrone, 2009; Carvalho, 2011).

Para as análises em biogeografia histórica são também necessários panoramas históricos sobre o qual são feitas as inferências (Crisci e col., 2003). Estes são obtidos através das filogenias das linhagens, representadas por cladogramas. O cladograma (ou árvore filogenética) representa uma hipótese de relação de parentesco entre os táxons de uma linhagem, que resgatam a hierarquia histórica de separação dos mesmos (Amorim, 2002).

A partir da distribuição de uma linhagem, e de uma hipótese filogenética, é possível reconstruir as áreas ancestrais para os nós de uma filogenia. Área ancestral é a estimativa da área de maior probabilidade de ocorrência do ancestral comum a um grupo de táxons (Crisci e col., 2003). A estimativa de áreas ancestrais é um passo fundamental em muitos métodos em biogeografia histórica, para inferências sobre a evolução dos padrões de distribuição dos organismos (Lamm e Redelings 2009).

Também é necessária a identificação dos processos biogeográficos envolvidos na distribuição atual da biota. São reconhecidos principalmente o papel de especiação, dispersão e extinção como processos determinantes da alteração das distribuições de linhagens ao longo do tempo. A especiação de uma linhagem pode ocorrer por vicariância, ou seja, pelo isolamento geográfico de populações de um táxon que se diferenciam nas áreas derivadas, ou por duplicação, ou seja, especiação de uma linhagem dentro de uma área sem que haja a necessidade da partição geográfica em áreas isoladas (Lomolino e col., 2005). Dispersão e extinção são consideradas processos que causam reticulação biogeográfica, pois incorrem em incongruência na distribuição atual de uma linhagem em relação à distribuição ancestral (i.e. convergência,

soma ou perda de áreas ancestrais).

Em biogeografia histórica há diferentes abordagens para inferências dos resultados de processos históricos comuns sobre os padrões atuais de distribuição dos organismos, e os métodos empregados variam dependendo da pergunta a ser explorada (Crisci e col., 2003; Posadas e col., 2006; Morrone, 2009).

Uma das abordagens se baseia na identificação de padrões generalizados de distribuição dos organismos, através da congruência entre padrões individuais de distribuição. Como exemplos, podem ser citados os métodos para determinação de áreas de endemismo através de parcimônia como na análise de parcimônia de áreas de endemismos (PAE), ou o delimitamento de regiões de convergência na distribuição da biota (traços generalizados) por métodos como pan-biogeografia (Crisci e col., 2003; Morrone, 2009; Carvalho, 2011).

Outra abordagem procura testar a congruência entre os diferentes padrões de distribuição de organismos, a fim de se obter um padrão geral de relação entre áreas. Por exemplo, se um evento geológico causou a ruptura na distribuição de uma biota (como na separação de massas de terra por deriva continental) é de se esperar que eventos similares de diferenciação de espécies ocorram nas diferentes áreas resultantes. Esta é abordada principalmente pelos métodos de biogeografia cladística (Crisci e col., 2003; Nihei, 2011).

Outra abordagem envolve a criação de um modelo de funcionamento dos processos biogeográficos que afetam a distribuição das espécies (Sanmartín, 2007; Almeida, 2011). Desta forma, podem-se criar cenários sobre os quais é possível testar a hipótese nula de distribuição atual filogeneticamente conservada, ou seja, causada apenas por eventos de especiação (cladogênese). Se o pesquisador baseado em informações empíricas assume que os processos históricos contribuem de forma diferencial para a história biogeográfica de um grupo (e.g. especiação ocorre com mais frequência que dispersão, pois a espécie é má dispersora), este pode atribuir pesos diferenciais aos eventos. Assim, pode-se obter uma hipótese de distribuição ancestral para a linhagem levando em conta *a priori* os diferentes processos. Ao contrário das abordagens anteriores, que são baseadas em padrões, nesta, as metodologias são focadas na reconstrução dos eventos que teriam alterado os padrões de distribuição (Sanmartín, 2007; Almei-

da, 2011).

Métodos em biogeografia baseada em eventos

Os métodos de biogeografia baseada em eventos basicamente produzem modelos dos processos (eventos históricos) que podem causar alterações na distribuição geográfica dos organismos ao longo do tempo (Ronquist, 1997). Nesta abordagem, os diferentes tipos de processos ou eventos são identificados (dispersão, vicariância, duplicação e extinção) e são atribuídos valores de custo-benefício, sobre um modelo explícito (porém não probabilístico) de funcionamento desses (Ronquist, 1997; Crisci e col., 2003). Ou seja, é assumido que os diferentes processos ocorrem em frequências dissimilares na história biogeográfica dos organismos, e são atribuídos custos inversamente proporcionais a sua probabilidade de ocorrência no passado. Desta forma, a história da distribuição geográfica dos táxons é inferida sobre a topologia de uma hipótese filogenética por técnicas de otimização, sendo aplicados os critérios de máximo benefício e mínimo custo dos eventos biogeográficos capazes de produzir o padrão observado, em geral maximizando vicariância e minimizando extinções e dispersões (Ronquist, 1997; Sanmartín, 2007).

O método permite a ocorrência de reticulações (presença de táxons amplilocados, distribuições redundantes ou áreas ausentes) e relações complexas entre as áreas em um cenário biogeográfico. Pela simplicidade de suas premissas, é possível reconstruir a história biogeográfica individual de uma linhagem sem a necessidade de hipótese prévia de relação entre as áreas (Sanmartín, 2007; Almeida, 2011). É também útil para inferir relações gerais entre áreas, quando não há conformação com um padrão hierárquico de relação entre as mesmas (Ronquist, 1997; Sanmartín e col., 2001).

Diferentes métodos foram propostos para inferências em biogeografia baseada em eventos. Inicialmente, estes derivaram de métodos utilizados em problemas de co-evolução, como entre parasitas e seus hospedeiros, baseados em cladogramas dos grupos (Ronquist e Nylin, 1990). Estes modelos simples foram adaptados para expressar as relações entre os táxons e suas áreas de ocorrência.

Os métodos baseados em eventos podem incorporar uma hipótese prévia de relação entre as áreas para estimar a importância dos even-

tos biogeográficos na história do grupo. Desta forma, as inferências são feitas por métodos de reconciliação de árvores, neste caso entre um cladograma geral de áreas e cladograma de táxons (Sanmartín e Ronquist, 2004; Sanmartín, 2007). Outros métodos reconstróem cenários biogeográficos de grupos de organismos sem a necessidade de uma hipótese geral de relacionamento histórico entre as áreas de ocorrência (Ronquist, 1997; Ree e col., 2005).

Entre os métodos disponíveis podem ser citados: *maximum cospeciation* ou máxima vicariância (Page, 1994); *dispersal-vicariance analysis* ou análise de dispersão-vicariância, DIVA (Ronquist, 1997; Sanmartín e col., 2001); *parsimony-based tree fitting* (Sanmartín e Ronquist, 2004); *dispersal-extinction-cladogenesis*, DEC (Ree e col., 2005; Ree e Smith, 2008); Bayes-DIVA (Nylander e col., 2008) e S-DIVA (Yu e col., 2010). Nesta revisão vou explorar apenas os métodos de reconstrução de cenários biogeográficos baseados em eventos sem o uso de hipótese prévia de relação entre áreas. Discutirei sobre o método mais utilizado, e brevemente suas implementações mais recentes. Outras metodologias e exemplos podem ser encontrados nas referências citadas.

Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA)

DIVA (Ronquist, 1997; 2001) é um dos métodos mais utilizados para a inferência de cenários biogeográficos baseados em eventos. Basicamente, DIVA reconstrói a distribuição ancestral para cada nó de uma filogenia, através da otimização de uma matriz tri-dimensional de custos, produzida por meio de um conjunto de regras em que os eventos recebem custos relativos, inversamente proporcionais à chance de ocorrência dos mesmos no passado.

Para a análise, a distribuição das espécies atuais e de seus ancestrais é descrita em termos de um conjunto de áreas pré-definidas, e cada táxon pode ocorrer em uma ou múltiplas áreas.

Na implementação mais simples, a DIVA atribui para o evento de dispersão o custo de um, devido à adição de uma área na distribuição de um táxon em relação ao seu ancestral (Ronquist, 1997). Para o evento de extinção, também é atribuído custo um, devido à perda de uma área na distribuição de um táxon em relação ao seu ancestral. O evento de especiação recebe custo zero tanto para vicariância, quanto para distribuição redundante (duplicação), pois não há alteração na soma das distribuições dos

táxons em relação ao ancestral comum. Deste modo, DIVA favorece reconstruções embasadas em vicariância, pois este evento recebe um custo relativo mais baixo que dispersões e extinções.

Dessa forma, DIVA otimiza os diferentes eventos na árvore filogenética de forma a reconstruir uma topologia de distribuições ancestrais com o menor custo.

Um dos problemas na DIVA é que ao reconstruir as áreas ancestrais, o método tende a incluir todas as áreas ocupadas pelos táxons terminais, tornando a otimização pouco confiável na medida em que se aproxima do nó basal (Ronquist, 1997). Para amenizar o problema, foi sugerido que sejam utilizados grupos externos, ou que o número máximo de áreas ancestrais seja restringido (Ronquist, 1997). Outra opção é restringir a distribuição possível de um ancestral amplificado (com distribuição ampla), especificando os processos explanatórios (centro de origem com dispersões recentes, distribuição expandida antiga, ou distribuição aleatória) envolvidos na origem da distribuição basal (Sanmartín e Ronquist, 2002).

Outro problema potencial com a implementação original da DIVA é que as análises resultam em reconstruções de distribuições ancestrais em uma árvore filogenética com topologia fixa, ou seja, desconsidera as incertezas da inferência filogenética (Yu e col., 2010). Outra limitação do método decorre da otimização das áreas ancestrais, pois a presença de múltiplas reconstruções igualmente otimizadas, em geral resulta em áreas ancestrais com distribuição ampla (Lamm e Redelings, 2009).

No entanto, apesar das reconhecidas limitações, DIVA se manteve muito popular, pois é um método de fácil implementação, produz resultados rápidos, as premissas são simples e requer pouca informação prévia sobre a história biogeográfica da área e/ou dos táxons.

Dispersal–Extinction–Cladogenesis (DEC)

O DEC (Ree e col., 2005; Ree e Smith, 2008) é um método de análise que se baseia em um modelo estocástico de evolução da distribuição geográfica, ocorrentes nos ramos (mudança sem especiação) e nós (mudança com especiação) das filogenias. O método difere da DIVA por estimar como que as áreas ancestrais são herdadas pelos táxons, ao invés de reconstruir diretamente as áreas. Por ser mais flexível, o modelo permite a parametrização dos diferen-

tes processos de forma mais livre e permite a incorporação de informação prévia ao modelo, e avaliações estatísticas sobre os resultados (Ree e Smith, 2008).

No entanto o método compartilha algumas limitações com a DIVA, como a tendência em estimar áreas ancestrais amplas, e a impossibilidade de lidar com incertezas filogenéticas na topologia selecionada (Lamm e Redelings, 2009; Kodandaramaiah, 2010).

Bayes–DIVA e S–DIVA

Os métodos Bayes-DIVA (Nylander e col., 2008) e S-Diva (Yu e col., 2010) foram desenvolvidos para contornar a impossibilidade da implementação dos métodos anteriores de lidar com incertezas filogenéticas. Ao lidar com diferentes topologias simultaneamente, as reconstruções de áreas ancestrais são acompanhadas de suportes estatísticos baseados nas frequências das diferentes alternativas. Esses métodos representam, portanto, complementos das formas anteriores da DIVA, e no caso do S-DIVA, proporciona também uma nova interface de fácil configuração das opções de análise e produz resultados gráficos.

Exemplo de emprego do método

Para exemplificar o uso dos métodos baseados em eventos, utilizei um modelo simples de dispersão–vicariância (DIVA: Ronquist, 1997). Para a análise, foram seguidos os passos: 1) escolha de um grupo de estudo; 2) seleção de uma hipótese filogenética (cladograma) de relações entre os táxons; 3) delimitação das áreas biogeográficas; e 4) escolha de um método de análise e configurações que sejam adequadas ao modelo.

Exemplo: História biogeográfica dos lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* (Squamata, *Gymnophthalmidae*) na América do Sul tropical.

Grupo de estudo

Os lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* representam uma radiação evolutiva com exemplos notáveis de adaptações morfológicas para a vida fossorial (Rodrigues, 1995). A tribo é composta por nove gêneros distribuídos ao longo de formações abertas e florestais da América do Sul cis-andina e América Central, sendo um grupo exclusivamente Neotropical. Nas formações abertas da América do Sul, em especial na região Caatinga, o grupo sofreu uma grande diversificação de formas (Ro-

drigues, 1995; 1996). Apesar da ampla distribuição do grupo em geral, e de algumas de suas espécies, há numerosos casos de endemismos e/ou espécies de distribuição restrita (Rodrigues, 2003). Desta forma, é interessante inferir quais eventos biogeográficos estão relacionados com a ocorrência de espécies de áreas abertas com ampla distribuição no continente (e.g. gêneros *Micrablepharus*, *Vanzosaura*), enquanto outras apresentam distribuição restrita (e.g. gêneros *Calyptommatius*, *Notobachia*, *Procellosaurinus*).

Relações filogenéticas

O grupo formado pelos lagartos microteídeos da tribo *Gymnophthalmini* possui monofilia (relação de parentesco baseada em ancestralidade comum) bem suportada por dados morfológicos (Rodrigues, 1995) e moleculares (Pellegrino e col., 2001; Castoe e col., 2004). Há disponível para o grupo uma hipótese filogenética molecular ao nível de gênero (Benozzati e Rodrigues, 2003) que é suportada por dados morfológicos (Rodrigues, 1995). As relações entre suas espécies, no entanto, são ainda pouco compreendidas, pela baixa representatividade de espécies do grupo nas filogenias propostas para a família (Pellegrino e col., 2001; Castoe e col., 2004) e pela descoberta de novas espécies em tempos mais recentes (Rodrigues e Santos, 2008). Desta forma, a filogenia de Benozzati e Rodrigues (2003) foi utilizada para inferir os eventos relacionados à distribuição dos gêneros pertencentes à tribo.

Delimitação das áreas

A região Neotropical pode ser dividida em quatro sub-regiões biogeográficas: a sub-região Caribenha, que contém florestas centro-americanas, de ilhas do Caribe, e florestas baixas e sub-montanas do norte e noroeste da América do Sul; a sub-região Amazônica, que inclui toda a área sob influência da bacia do rio Amazonas; a sub-região do Paraná, que inclui as formações florestais ombrófilas e estacionais com influência da costa atlântica; e a sub-região Chaquenha, que inclui a diagonal de formações abertas da América do Sul (Morrone, 2006). Esta última pode ainda ser dividida nas províncias biogeográficas do Cerrado, Caatinga, Chaco e Pampas (Morrone, 2006). Como o foco deste exemplo é inferir os eventos relacionados à distribuição dos táxons de áreas abertas, serão utilizadas como áreas biogeográficas as quatro sub-regiões neotropicais propostas por Morro-

ne (2006), porém com a sub-região Chaquenha representada por suas províncias. Desta forma, as áreas utilizadas são: [A] Região Amazônica; [B] Cerrado; [C] Caatinga; [D] Chaco; [E] Região das Florestas Atlânticas do Paraná; e [F] Região Caribenha (Fig. 1). Nenhum dos táxons tem ocorrência na província dos Pampas.

Análise



Figura 1. Áreas biogeográficas utilizadas para a análise: A) Região Amazônica, B) Província do Cerrado, C) Província da Caatinga, D) Província do Chaco, E) Região das Florestas Atlânticas do Paraná, F) Região Caribenha. Mapa modificado de Morrone (2006).

Para a reconstrução dos eventos relacionados às alterações históricas na distribuição dos táxons de *Gymnophthalmini* foi utilizado o programa DIVA 1.2. (Ronquist, 2001). Aos eventos biogeográficos foram utilizados os custos de um para dispersão e extinção, e zero para vicariância ou duplicação, que é padrão da análise (Ronquist, 1997, 2001). Como foram utilizados gêneros como táxons terminais, o que causa perda de informação referente às dispersões na reconstrução das áreas ancestrais (Ronquist, 1997), foi utilizada a opção de restrição do número máximo de áreas ocupadas por táxon para cinco (de seis possíveis). Desta forma, evita-se também a ocorrência de um ancestral basal amplificado, com a consequente diminuição da importância de eventos basais de dispersão.

Resultados

A reconstrução otimizada da história biogeográfica de *Gymnophthalmini* requer cinco eventos de dispersão (Fig. 2). Nesta hipótese, tem-se que a história biogeográfica dos táxons de áreas abertas é representada por uma vicariância basal, que separa *Micrablepharus* na pro-

víncia do Cerrado e sub-região do Paraná, de um ancestral dos táxons que mais tarde viriam a se radiar na província da Caatinga. A ocorrência de táxons de ampla distribuição nas formações abertas pode ser explicada por dispersões entre as áreas.

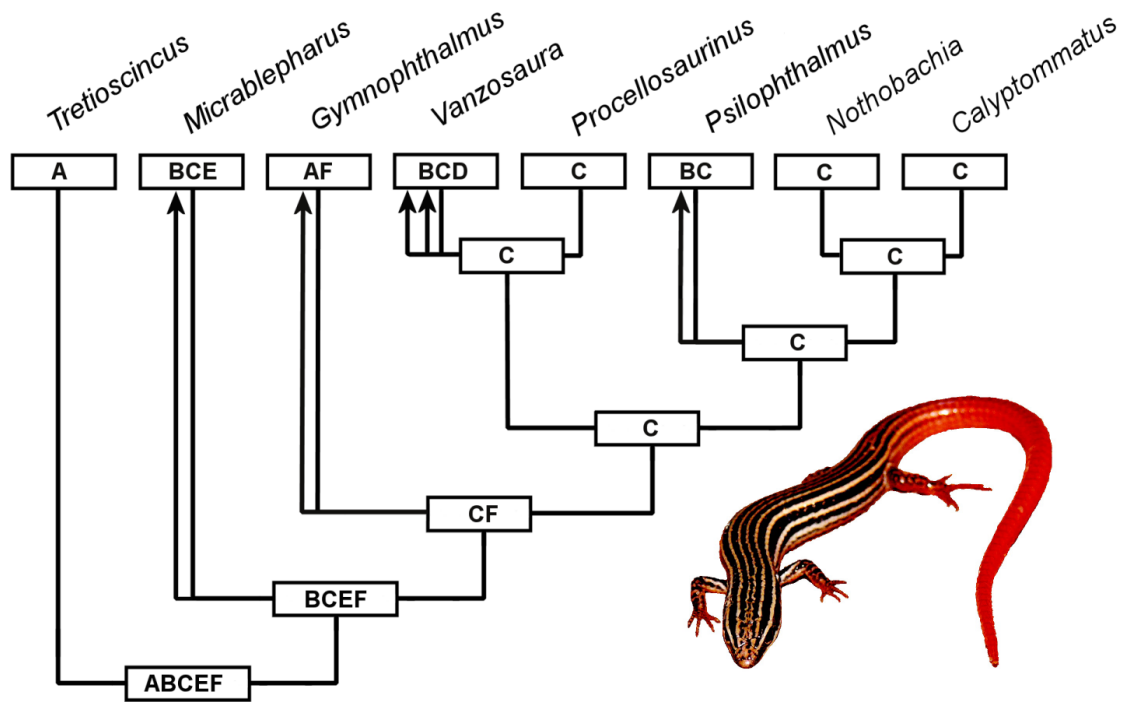


Figura 2. Reconstrução otimizada dos eventos relacionados às alterações na distribuição geográfica dos gêneros de lagartos da tribo *Gymnophthalmini*, que requer cinco eventos de dispersão. Os eventos de dispersão estão indicados por setas. Foto: exemplar adulto de *Vanzosaura rubricauda*.

Discussão

No exemplo empírico apresentado para ilustrar o uso de métodos em biogeografia baseada em eventos, foi utilizado um modelo simples de dispersão-vicariância. No entanto, as inferências deste tipo de análise podem ser refinadas com a incorporação de informações adicionais sobre os organismos estudados e os processos biogeográficos envolvidos (Ree e col., 2005; Kodandaramaiah, 2010). Por exemplo, é possível incorporar estimativas do tempo de separação entre os táxons (por métodos de datação molecular), ou atribuir custos diferenciais aos eventos de dispersão baseados em estimativas da capacidade relativa de uma linhagem em se dispersar ao longo das áreas de estudo, ou informações sobre a ocorrência das espécies nas áreas ancestrais através de registro fóssil, etc.

Com a reconstrução da história filogené-

tica de um grupo, é possível discutir sobre os processos envolvidos e sua relação com dados ecológicos e/ou geográficos das espécies envolvidas.

No exemplo, é possível observar que após um evento de vicariância basal que separou as linhagens de áreas abertas do Cerrado e Floresta Atlântica, de linhagens da Caatinga e da Região do Caribe, houve trocas faunísticas entre as províncias do Cerrado e Caatinga por meio de dispersões. O gênero *Micrablepharus*, composto por lagartos típicos de formações abertas (i.e. cerrados, matas decíduas e restingas), ocorre de forma pontual na província da Caatinga, geralmente em vegetações menos rústicas (Vanzolini e col., 1980; Rodrigues, 1996). A distribuição atual da espécie na Caatinga deve representar um relicto de uma distribuição pretérita mais ampla, em um período em que condições mais adequadas provavelmente permitiram a expan-

são da distribuição ao longo desta província, o que concorda com o modelo.

Da mesma forma, *Vanzosaura*, que ocorre amplamente na província da Caatinga, ocorre de forma disjunta na província do Cerrado, atingindo a província do Chaco (Rodrigues, 1991; Vanzolini e Carvalho, 1991; Nogueira, 2006). Sua ocorrência descontínua pode refletir eventos pretéritos de expansão de distribuição por corredores de habitats favoráveis, com a manutenção de núcleos de ocorrência em regiões com condições ambientais próximas à ancestral (e.g. clima seco, relevos pouco acidentados, formações vegetais abertas, presença de solos arenosos). Por último, a ocorrência de populações de *Psilophthalmus* na província do Cerrado é inferida por dispersão. A distribuição marginal no Cerrado (Recoder e Nogueira, 2007), somada à dinâmica histórica de interdigitação de habitats e trocas faunísticas de elementos do Cerrado e Caatinga na região (Vanzolini, 1976) apóiam o modelo.

Críticas e prospectos

Como discutido criticamente por alguns autores, os métodos de biogeografia baseada em eventos apresentam limitações metodológicas e restrições conceituais relacionadas à simplicidade de suas premissas, que podem muitas vezes resultar em reconstruções enviesadas da distribuição ancestral, e levar a interpretações de histórias biogeográficas pouco realistas (Lamm e Redelings, 2009; Kodandaramaiah, 2010).

Uma das restrições de métodos como a DIVA é a impossibilidade de distinguir expansão da distribuição de uma linhagem, de eventos de dispersões por sobre barreiras geográficas (Kodandaramaiah, 2010). Apesar de ser possível atribuir custos diferenciados aos dois tipos de eventos de dispersão (Ronquist, 1997), a alternativa mais adequada seria a incorporação no modelo de taxas de divergências por métodos de datação molecular (Kodandaramaiah, 2010).

Outro problema de implementações mais simples é que a restrição errônea do número de áreas ancestrais pode levar a inferências espúrias de eventos de dispersão ou vicariância (Kodandaramaiah, 2010). Uma alternativa é a utilização de modelos mais realistas, com a determinação dos custos dos eventos baseados em informações biológicas sobre os táxons (Ree e col., 2005; Kodandaramaiah, 2009). Os resul-

tados da DIVA são também sensíveis à amostragem de grupos externos, e é ineficiente em modelar extinções (Ronquist, 1997; Kodandaramaiah, 2010).

No entanto, apesar das limitações metodológicas que as análises baseadas em eventos apresentam, destacam-se por oferecer a possibilidade de reconstrução de cenários biogeográficos para linhagens individuais, considerando explicitamente a importância de múltiplos eventos biogeográficos determinantes (e.g. especiação, dispersão e extinção) para os padrões gerais de distribuição (Sanmartín 2007). Ademais, novas implementações capazes de estimar valores de suporte estatístico para as inferências tornam os métodos baseados em eventos ferramentas interessantes e robustas para estudos em biogeografia histórica (Nylander e col., 2008; Yu e col., 2010).

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei por me convidar a participar deste volume especial da Revista da Biologia. Agradeço a Agustín Camacho e Lilian Avelar pela leitura crítica de uma versão preliminar do manuscrito, a Olívia de Mendonça-Furtado e um revisor anônimo pelas críticas e sugestões que em muito ajudaram a melhorar a versão final deste artigo. Agradeço também ao prof. Dr. Miguel Trefaut Rodrigues pela orientação, e à FAPESP pelo apoio financeiro concedido na forma de bolsa de mestrado (2008/07598-0).

Bibliografia

- Almeida, E. A. B. (2011). Modelos de eventos para reconstrução biogeográfica. In Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 123–136.
- Amorim, D. S. (2002). Fundamentos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- Benozzati, M. L. e Rodrigues, M. T. (2003). Mitochondrial Restriction-Site Characterization of a Brazilian Group of Eyelid-Less Gymnophthalmid Lizards. *Journal of Herpetology* 37, 161–168.
- Carvalho, J. B. de (2011). Áreas de endemismo. In Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 41–51.
- Castoe, T.A., Doan, T. M. e Parkinson, C. L. (2004). Data Partitions and Complex Models in Bayesian Analysis: The Phylogeny of Gymnophthalmid Lizards. *Systematic Biology* 53, 448–469.
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28, 157–168.
- Crisci, J. V., Katinas, L. e Posadas, P. (2003). Historical

- biogeography: An introduction. London: Harvard University Press.
- Kodandaramaiah, U. (2010). Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography – a critique. *Journal of Biogeography* 37, 3–11.
- Lamm, K. S. e Redelings, B. D. (2009). Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 369–382.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. e Brown, J. H. 2005. *Biogeography*. 3ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology* 51, 467–94.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary Biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Nihei, S. S. (2011). *Biogeografia Cladística*. In *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Carvalho, J. B. de e Almeida, E. A. B. (Orgs). São Paulo: Roca. Pp. 99–122.
- Nogueira, C. C. (2006). *Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado*. Tese de Doutorado não-publicada, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nylander, J. A. A., Olsson, U., Alström, P. e Sanmartín, I. (2008). Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal–vicariance analysis of the thrushes (Aves: Turdus). *Systematic Biology* 57, 257–268.
- Page, R. D. M. (1994). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43, 58–77.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. e Sites Jr., J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 315–338.
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V. e Gonzalez, P. N. (2010). Spatial regression techniques for inter-population data: studying the relationships between morphological and environmental variation. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 237–248.
- Posadas, P., Crisci, J. V. e Katinas, L. (2006). Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments* 66, 389–403.
- Recoder, R. e Nogueira, C. (2007). Composição e diversidade de Répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil Central. *Biota Neotropica* 7, 267–278.
- Ree, R. H. e Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57, 4–14.
- Ree, R. H., Moore, B. R., Webb, C. O. e Donoghue, M. J. (2005). A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* 59, 2299–2311.
- Rodrigues, M. T. (1991). *Herpetofauna das dunas interiores do Rio São Francisco: Bahia: Brasil. III. Procellosaurinus: um novo gênero de microteídeos sem pálpebra, com a redefinição do gênero Gymnophthalmus (Sauria, Teiidae)*. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 37, 329–342.
- Rodrigues, M. T. (1995). *Filogenia e historia geográfica de uma radiação de lagartos microteídeos (Sauria, Teiioidea, Gymnophthalmidae)*. Tese de livre docência não-publicada, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco: Bahia: Brazil. *Journal of Herpetology* 30, 513–523.
- Rodrigues, M. T. (2003). *Herpetofauna da Caatinga*. In *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Leal I. R., Tabarelli M. e da Silva J. M. C. (Eds). Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco. Pp. 181–236.
- Rodrigues M. T. e Santos, E. M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* 1873, 50–60.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal–Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46, 195–203.
- Ronquist, F., (2001). *DIVA version 1.2*. Computer program for MacOS and Win32. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Available at <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- Ronquist, F. e Nylin, S. (1990). Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Zoology* 39, 323–344.
- Sanmartín, I., Enghoff, H. e Ronquist, F. (2001). Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 345–390.
- Sanmartín, I. e Ronquist, F., (2002). New solutions to old problems: widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography. *Animal Biodiversity and Conservation* 25, 75–93.
- Sanmartín, I. e Ronquist, F. (2004). Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53, 216–243.
- Sanmartín, I. (2007). *Event-based biogeography: integrating patterns, processes and time*. In *Biogeography in a Changing World*. Ebach, M. C. e Tangney, R. S. (Eds). Boca Raton: CRC Press. Pp. 135–159.
- Vanzolini, P. E. (1976). On the lizards of a Cerrado–Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia* 29, 111–119.
- Vanzolini, P. E. e Carvalho, C. M. (1991). Two sibling and sympatric species of *Gymnophthalmus* in Roraima, Brazil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 37, 173–226.
- Vanzolini, P. E., Costa A. M., e Vitt, L. (1980). *Répteis das Caatingas*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Yu Y., Harris A. J., He X. J. (2010). S-DIVA (Statistical Dispersal–Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 848–850.