

Capítulo 13

Biogeografia (segunda parte)

Leon Croizat e a Panbiogeografia

Um dos mais importantes autores a criticar ostensivamente o paradigma biogeográfico dispersionista foi Leon Croizat. A carreira científica de Croizat foi das mais incomuns, e para compreender o impacto de sua obra na biogeografia atual, é interessante termos alguma informação sobre o contexto social e pessoal em que foi elaborada. Croizat, de origem ítalo-francesa, emigrou para os Estados Unidos na década de 30 e lá permaneceu até o fim da década de 40, com cargo técnico no herbário de Harvard. Durante esse período publicou vários trabalhos em taxonomia botânica, se tornando especialista em Euphorbiaceae. Subseqüentemente emigrou para a Venezuela, onde ocupou vários postos acadêmicos e permaneceu o resto da vida. Suas principais obras foram escritas após sua ida para a Venezuela. Devido a seu estilo literário incomum, Croizat freqüentemente encontrava dificuldades em publicar suas obras pelas vias acadêmicas normais. Seus principais livros foram publicados independentemente por ele próprio. Sua produção científica foi das mais prolíficas, perfazendo um total de mais de 10000 páginas impressas. Devido a seu grande volume, linguagem rebuscada e divulgação por vias heterodoxas, a maior parte da obra de Croizat permaneceu por muito tempo ignorada pela comunidade científica internacional.

Um interesse mais amplo pelas idéias de Croizat iniciou-se com as referências a ele feitas por G. Nelson (ictiologista do American Museum of Natural History, NY, EUA), na década de 70. Nelson foi um dos principais articuladores da metodologia filogenética de Hennig, e em grande parte foi o responsável pela aceitação generalizada daquela escola. Para Nelson, as idéias de Croizat pareciam estender a revolução filogenética para o campo da biogeografia, e portanto mereciam maior divulgação.

O pensamento de Croizat sobre biogeografia é geralmente enquadrado sob a designação *panbiogeografia*. Croizat observou que os padrões de distribuição geográfica de animais e vegetais eram por demais bem definidos para serem explicados por dispersões acidentais. A regularidade destes padrões não concordava com um modelo em que fatores aleatórios determinassem distribuições espaciais. Desta forma, Croizat concluiu que a dispersão não era um fator importante para a compreensão da biogeografia histórica. No entanto, qual seria o determinante das distribuições geográficas dos organismos? Croizat

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 13: Biogeografia (segunda parte) sugeriu que o fator fundamental era a própria história das áreas ocupadas pelos organismos, sob o lema de que “terra e vida evoluem juntas”. Segundo este ponto de vista, a história geológica da terra determinaria os padrões de subdivisão e isolamento (vicariância) das biotas.

Segundo o método da panbiogeografia, a história de qualquer área biogeográfica se compunha de duas etapas, que se sucediam periodicamente:

1- Primeiramente a etapa de mobilidade, em que na ausência de barreiras e com condições favoráveis, os organismos e biotas expandem suas áreas de distribuição até o máximo determinado por algum fator limitante.

2- Subseqüentemente há uma etapa de imobilidade, em que as distribuições já alcançaram sua máxima extensão determinada por barreiras intransponíveis. Durante essa etapa, as áreas podem sofrer fragmentação, pelo surgimento de novas barreiras intermediárias. Ao longo do tempo essas novas barreiras acarretam isolamento reprodutivo que a seu tempo dará origem a novas espécies, um processo conhecido como vicariância.

O método de Croizat consistia, de forma geral, em mapear as distribuições de grupos animais e vegetais, e verificar onde estas distribuições consistentemente se sobrepunham. As distribuições individuais formavam a base para os chamados traçados ("*tracks*"). Um traçado é simplesmente uma linha no mapa que conecta todas as localidades disjuntas de um determinado táxon. Onde muitos traçados se sobrepunham, obtinha-se um traçado generalizado ("*generalized track*"). Nos pontos em que muitos traçados generalizados se cruzam, temos os chamados “nós”. Para Croizat, os nós representavam áreas de convergência tectônica, e seriam recursos importantes para o reconhecimento de áreas compostas.

A maneira exata de se determinar um traçado nunca foi detalhada por Croizat. Teoricamente, um traçado é um setor de terra ou mar ao longo do qual se passou a história evolutiva-biogeográfica de determinado táxon. Mas, na prática, como e em que ordem unir os vários pontos de uma distribuição geográfica? Qual o primeiro par de pontos a serem unidos? Frequentemente há várias maneiras imagináveis de se conectar as distribuições disjuntas. Uma clarificação deste problema foi feita apenas por autores subseqüentes (Rapoport, 1975; Craw, 1983; Grehan, 1991), que com base em teoria de gráficos determinaram três critérios básicos que guiam a construção de traçados: 1- distância geográfica mínima, 2- relações filogenéticas, e 3- localização dos centros de massa (i.e., centros de maior diversidade - maior riqueza de espécies de um determinado grupo, ou

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 13: Biogeografia (segunda parte) maior diversidade genética, morfológica ou numérica).

Um dos traçados mais repetidamente encontrados por Croizat se localiza entre a América do Sul e a África. Para ele, era improvável que tantas distribuições redundantes ocorressem por mera dispersão ao acaso. Se dispersões eram realmente ao acaso, então por que haveria tal concordância repetida inúmeras vezes sobre as mesmas áreas em vários grupos animais e vegetais diferentes? De acordo com Croizat, o principal objetivo da biogeografia deveria ser a descoberta de traçados generalizados, depois era necessário encontrar explicações gerais para estes fenômenos. Apenas aquelas distribuições que não se encaixassem em traçados generalizados requereriam explicações particulares de dispersão. A linha de pensamento vigente na época era a inversa, e para Croizat totalmente equivocada.

O pensamento de Croizat representa uma ruptura profunda com o paradigma biogeográfico vigente até então. Para Croizat, a biosfera era apenas a camada geológica mais superficial do planeta, e sua história era resultante das mesmas forças que determinavam a evolução das camadas mais profundas. O problema com essa idéia foi que na época original de sua proposição a geologia possuía uma visão grandemente imobilista da configuração da crosta terrestre. Se admitia que cadeias de montanhas pudessem se erguer e baixar, e que certas alterações de pequena ordem ocorressem nos perfis continentais ao longo do tempo geológico. Entretanto, não se admitia que a crosta terrestre sofresse modificações de grande escala, que massas continentais inteiras pudessem se partir, migrar e fundir. Essas grandes mudanças eram vistas como tendo ocorrido apenas no passado geológico extremamente remoto, resultado de forças atuantes na crosta terrestre apenas no período de formação inicial do planeta.

Esta visão semi-estática da crosta terrestre já havia sido questionada no passado, por Wegener, que propôs que os continentes outrora possuísem configurações radicalmente diferentes das atuais. As evidências de Wegener eram de vários tipos, incluindo fatores simples como o encaixe dos perfis atlânticos da América do Sul e da África. Também importante para Wegener eram certas distribuições animais e vegetais em áreas extremamente disjuntas no presente. Para ele, essas distribuições eram evidência de que as respectivas áreas nem sempre foram separadas por tais grandes distâncias. As idéias de Wegener foram ridicularizadas durante sua vida e por muito tempo depois. Pois se acreditava impossível que houvesse forças atuantes na crosta terrestre capazes de provocar modificações de tal magnitude. Realmente a origem de tais forças era desconhecida, como o próprio Wegener admitia. Seus argumentos eram exatamente de que a movimentação

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 13: Biogeografia (segunda parte) continental ocorria, e que os mecanismos para tal não eram ainda conhecidos.

Apenas na década de 1970 é que a idéia da movimentação dos continentes, chamada deriva continental, foi ressuscitada. O principal fator nesta mudança foi o resultado de uma nova área de estudos chamada tectônica de placas, uma área da geologia que estuda os movimentos das placas continentais na crosta terrestre. O movimento dos continentes pode hoje ser até observado e medido diretamente, e a deriva continental é aceita como um fato.

O advento de uma visão mobilista da crosta terrestre teve impacto imediato na biogeografia. Agora, os grandes padrões de distribuição contavam com um mecanismo causal adequado. As intrigantes distribuições transcontinentais tinham uma explicação simples: as distribuições ancestrais eram muito próximas ou mesmo contínuas, houve uma ruptura da área com a movimentação dos continentes e a biota se moveu junto com as respectivas placas divergentes, resultando em uma distribuição disjunta. Esta explicação se encaixava muito bem com as idéias de Croizat, que começaram a ser reabilitadas nesta mesma época. O grande fator que faltava ao esquema de Croizat, i.e., um mecanismo para mudanças estruturais profundas na configuração continental, agora estava disponível.

Curiosamente, os proponentes da escola biogeográfica dispersionista não se adaptaram a nova visão mobilista da crosta terrestre, e continuaram na sua tradição de explicar padrões de distribuição com base em rotas de dispersão e mudanças climáticas. Apesar de aceitarem a deriva continental, que afinal já era praticamente um fato na geologia, os dispersionista negavam que estas movimentações tivessem impacto significativo nas distribuições animais e vegetais. Os biogeógrafos das novas gerações, entretanto, rapidamente absorveram as novas idéias e as encaixaram com o modelo geral de Croizat e com a sistemática filogenética de Hennig, compondo o que se tornou conhecido como a biogeografia de vicariância.

Infelizmente, a junção das idéias da panbiogeografia com a sistemática filogenética de Hennig não agradou Croizat, que considerava aquela escola como inaceitável por motivos que nunca se tornaram claros. O trabalho que é geralmente considerado o marco inicial da biogeografia de vicariância (Croizat, Nelson & Rosen, 1974) foi posteriormente repudiado pelo próprio Croizat (Croizat, 1982) como tendo sido escrito sem seu conhecimento acerca do conteúdo final (cf. Hull, 1988). A unificação da sistemática filogenética com a biogeografia ocorreu através da chamada biogeografia de vicariância.

Biogeografia de Vicariância.

As bases teóricas foram estabelecidas por Nelson, Rosen e Platnick (Platnick & Rosen, 1978), fundindo os princípios da filogenética e da pan-biogeografia. Considerando-se o modelo de especiação por alopatria (Mayr & Ashlock, 1991), espécies próximas representam partes isoladas de uma antiga população ancestral que se dividiu devido ao surgimento de uma barreira, ocorrendo então a **vicariância**. Nem vicariância, nem dispersão, podem ser descartadas, *a priori*, como explicações plausíveis para explicar os padrões de distribuição de qualquer grupo de organismos. Para dispersão não existe teste. Para testar vicariância, é preciso analisar, no mínimo, padrão para três áreas: duas áreas poderão ser mais relacionadas entre si do que com a terceira.

O modelo vicariante prediz que, reconstituindo-se as relações filogenéticas dos membros de um grupo de espécies, chegar-se-ia a uma descrição detalhada da história espacial da biota da qual a espécie ancestral do grupo era parte.

A metodologia segue as seguintes etapas: **a)** mapear as distribuições de vários grupos monofiléticos; sobrepor os mapas para verificar se ocorrem áreas de congruência, o que indicaria um possível padrão vicariante; **b)** realizar a análise filogenética, pela metodologia cladista, de cada um desses grupos e comparar os cladogramas: se a topologia for semelhante, o estudo pode prosseguir; se os cladogramas forem diferentes, fica evidenciado que ocorreu dispersão; **c)** transformar os cladogramas biológicos em cladogramas de área, substituindo-se os táxons pelas áreas geográficas; **d)** sobrepor os cladogramas e retirar os ramos incongruentes, obtendo-se assim o cladograma de área reduzido; **e)** procurar correlacionar a seqüência reconstituída das fragmentações com a seqüência de eventos indicados pela geologia histórica. Se isso for possível, chega-se à cronologia dos eventos biogeográficos.

Vários autores tem tentado implementar métodos para a análise da biogeografia vicariante. Várias propostas surgiram, mas nenhuma delas foi amplamente aceita, existindo críticas razoáveis para todas elas.

Análise de Componentes

Nelson & Platnick (1981); Nelson (1984); Humphries & Parenti (1988); Page (1989, 1990) são seus maiores proponentes. Segundo o método, a partir de vários cladogramas de área resolvidos, procura-se chegar a um cladograma geral de área. As etapas a serem seguidas são as seguintes:

1. Selecionar cladogramas de táxons monofiléticos, distribuídos na área de estudo (Figura 13.1).

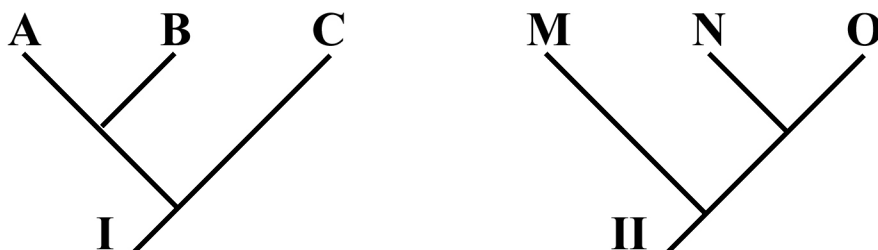


Figura 13.1. Dois cladogramas (I e II) representando grupos monofiléticos que serão utilizados na análise de componentes.

2. Substituir os nomes dos táxons terminais pela denominação (código) da área que ocupam. Obtem-se, assim, cladogramas particulares de área (Figura 13.2).

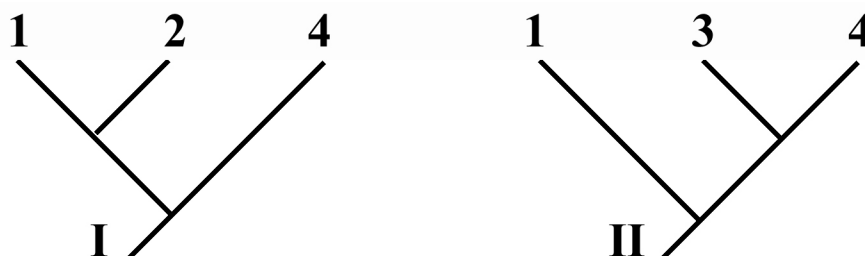


Figura 13.2. Cladogramas da Figura 13.1 nos quais os terminais foram substituídos pelas respectivas áreas de ocorrência.

3. Analisar os cladogramas, anotando-se as áreas ausentes. Note que no exemplo acima as áreas 3 e 2 estão ausentes nos cladogramas I e II, respectivamente (Figura 13.2).

4. Verificar, em cada caso, onde poderiam entrar as áreas que faltam (Figura 13.3 e 13.4).

5. O cladograma geral de áreas será aquele que representar a intersecção do conjunto de cladogramas analisados (Figura 13.5)

Existe um programa de computador para obter cladogramas gerais de área, segundo esse método, COMPONENT 1.5 (Page, 1989). Quando as intersecções resultam em um número muito grande de cladogramas gerais de área, utiliza-se cladograma de consenso (estrito, semi-estrito, de maioria).

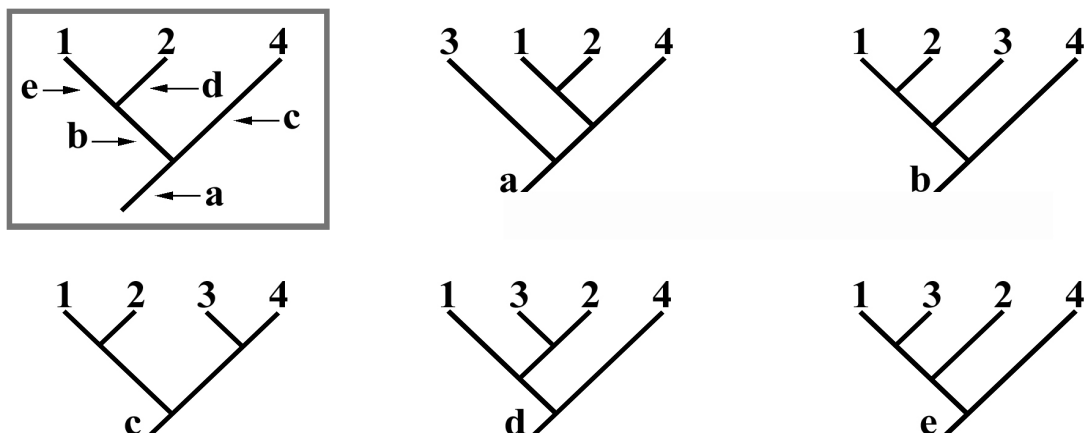


Figura 13.3. Possíveis inserções da área 3 no cladograma I da Figura 13.2 (a-e).

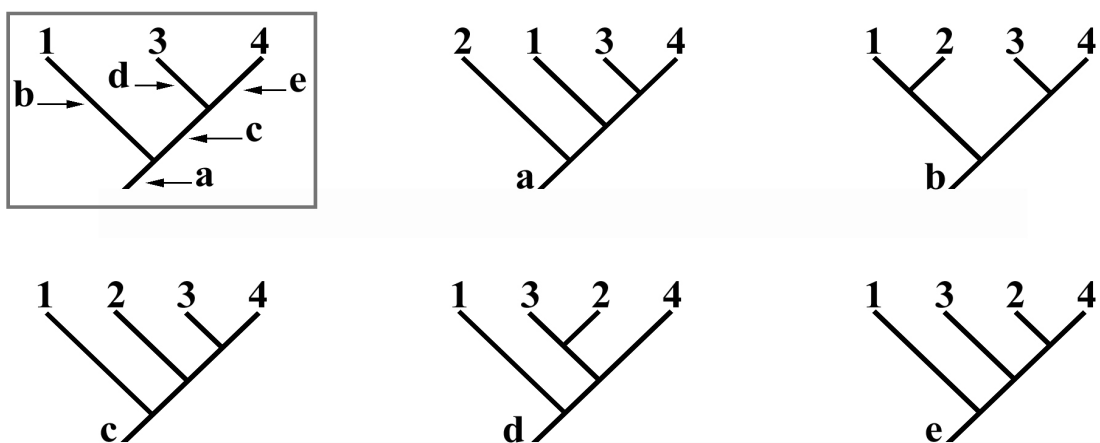


Figura 13.4. Possíveis inserções da área 2 no cladograma II da Figura 13.2 (a-e).

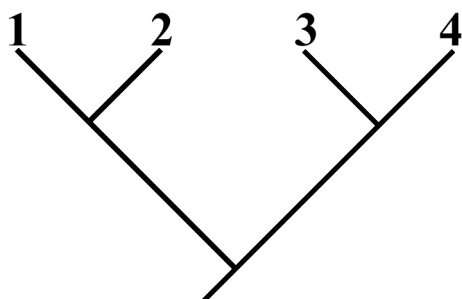


Figura 13.5. Intersecção do conjunto de cladogramas analisados (cladograma “c” da Figura 13.3 e cladograma “b” da Figura 13.4).

Análise de Parcimônia de Brooks

Conhecida como “*Brooks Parsimony Analysis*” ou “**BPA**”, seus maiores proponentes são Brooks (1985) e Wiley (1988). Brooks, um especialista em platielmintes, desenvolveu essa análise, inicialmente, para poder analisar as relações existentes entre os parasitas e seus hospedeiros. Em muitos casos, o cladograma das relações filogenéticas entre grupos de parasitas é idêntico ao das relações entre os grupos de hospedeiros (Figura 13.6-1). Hennig já havia chamado a atenção para esse aspecto. Outras vezes, os cladogramas são semelhantes, podendo haver pequenas incongruências. Por exemplo, podem faltar ramos, de modo muito semelhante ao que sucede nos cladogramas de área, devido a ocorrência do mesmo táxon em duas áreas distintas (Figura 13.6-2). O hospedeiro atuaria como “a área geográfica” onde viveria o parasita.

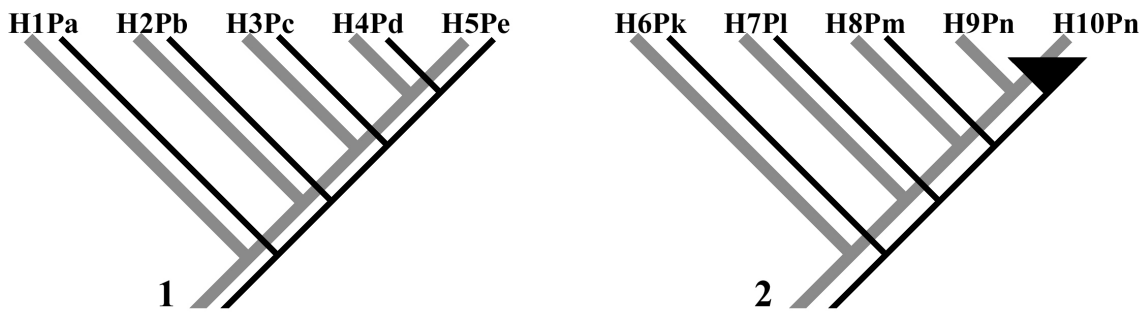


Figura 13.6. 1 - Cladogramas idênticos entre parasitas (linhas escuras, Pa-Pe), e seus hospedeiras (linhas cinzas, H1-H5); **2** - Cladogramas semelhantes entre parasitas (linhas escuras, Pk-Pn) e seus hospedeiros (linhas cinzas, H6-H10). No cladograma 2, a mesma espécie de parasita, Pn, ocorre em dois hospedeiros distintos, H9 e H10.

A análise da relação hospedeiro/parasita, ou biota/área geográfica, pelo método de **BPA**, pode ser entendida pelas etapas apresentadas abaixo:

1. Selecionar cladogramas de táxons monofiléticos, distribuídos na área de estudo. Por exemplo, considere os cladogramas da Figura 13.7.

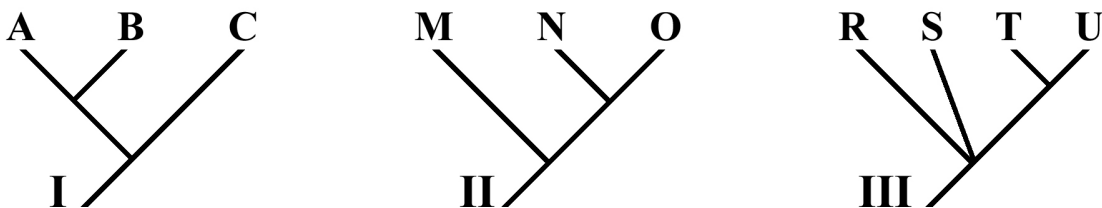


Figura 13.7. Três cladogramas hipotéticos a serem utilizados em **BPA**.

2. Substituir os nomes dos táxons terminais pela denominação (código) da área que os táxons ocupam e enumera-se os ramos dos cladogramas. Obtem-se, assim, cladogramas particulares de área (Figura 13.8).

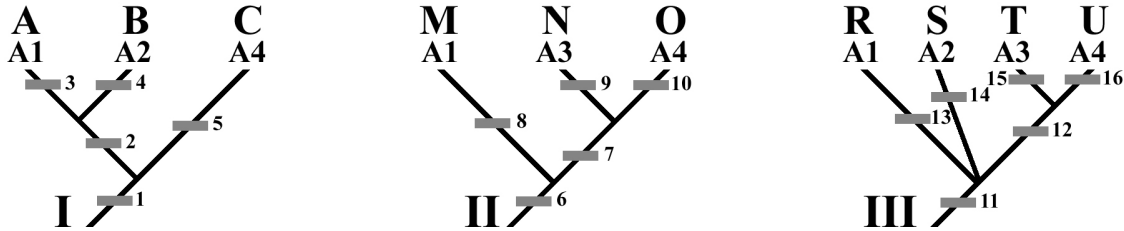


Figura 13.7. Três cladogramas hipotéticos a serem utilizados em BPA, com a inclusão das áreas (A1-A4) e enumeração dos ramos.

3. Construir uma matriz de representação, com base na informação fornecida por todos os cladogramas particulares da área (Figura 13.8).

Áreas	Caracteres															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
A1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
A2	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0	0
A3	?	?	?	?	?	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0
A4	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1

Figura 13.8. Matriz de representação para os cladogramas I (caracteres 1-5), II (caracteres 6-10) e III (caracteres 11-16) da Figura 13.7. Para cada cladograma, áreas ausentes recebem o código de “?”.

1. Fazer uma análise cladística dessa matriz para obter um cladograma geral de área (Figura 13.8).

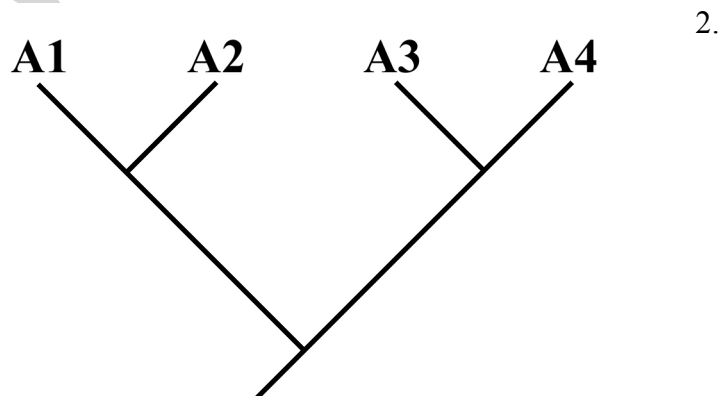


Figura 13.9. Cladograma geral de área obtido pela análise cladística da matriz da Figura 13.8.

Utilizando métodos como esses, é possível verificar por exemplo que a deriva continental explica, de imediato, alguns dos padrões, por exemplo as distribuições gondwânicas, as distribuições transantárticas, com grupos relacionados distribuídos no sul da América do Sul, Austrália, Tasmânia e Nova Zelândia (Figura 13.10). Porém, ocorrem muitos outros padrões ainda não explicados. Existem problemas complexos referentes à formação de placas compostas, originadas pela colisão e fusão de fragmentos de placas, como é o exemplo clássico da Índia e Laurásia (Figura 13.10). Outras fusões são altamente hipotéticas, como o caso das placas resultantes da quebra do polêmico continente extinto, Pacífica, cujos fragmentos teriam colidido com Austrália, América do Sul e América do Norte.

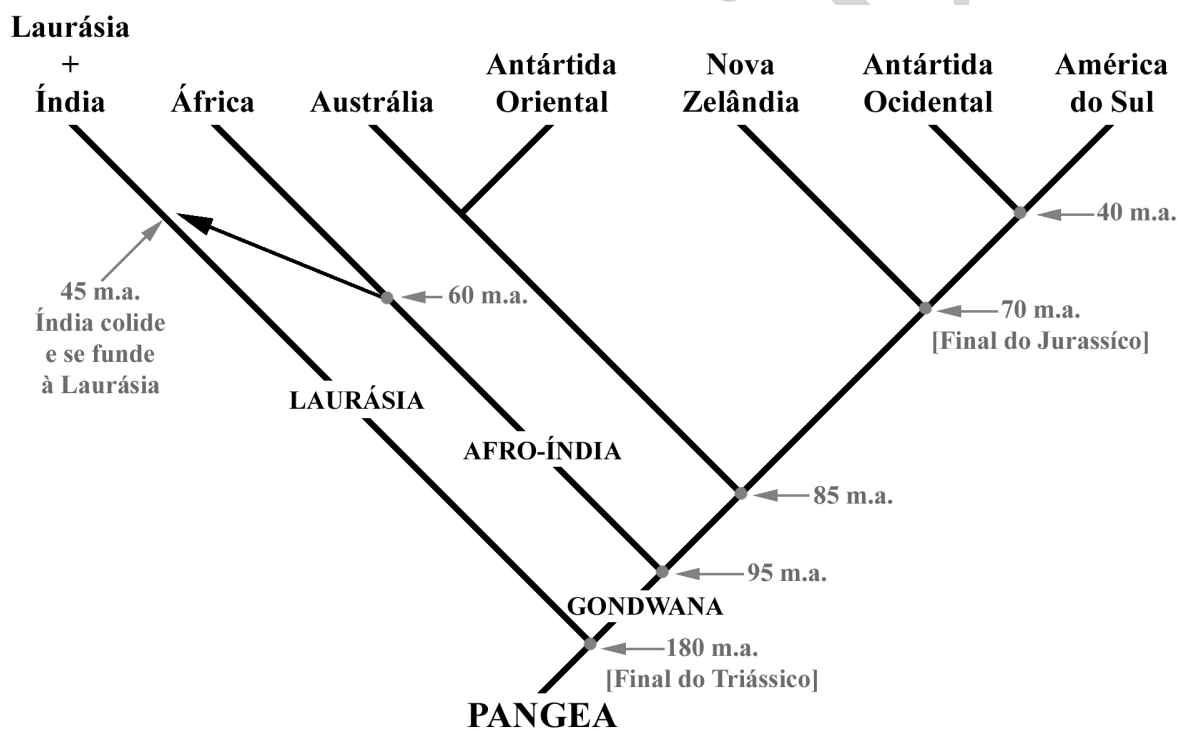


Figura 13.10. Cladograma de área da Terra, onde está representada a seqüência de fragmentações da Pangaea. A Pangaea dividiu-se em Laurásia e Gondwana, a cerca de 180 m.a. A Índia separou-se da África atual e migrou para NE, colidindo com a Ásia. Como consequência, houve a formação do Himalaia. A Austrália permaneceu ligada à Antártida até o Eoceno. A América do Sul foi a última grande massa a se separar (segundo Rosen, 1968).

Literatura Citada: