

ESTUDO DIRIGIDO**ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMICIDADE (PAE) E BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA**

Protocolo elaborado por Pedro Fiaschi (Atividades 1 PAE e 2) e J.R. Pirani (Atividades 2 e 3).

ATIVIDADE 1: DELIMITAÇÃO DE ÁREAS DE ENDEMISMO UTILIZANDO PAE

O método PAE (Análise de Parcimônia de Endemicidade) visa delimitar áreas de endemismo objetivamente utilizando o critério da máxima parcimônia. As áreas de distribuição são agrupadas de acordo com o compartilhamento de espécies exclusivas, sendo as áreas e espécies respectivamente equivalentes aos táxons e caracteres de uma análise filogenética. É comum o uso de quadrículas como as unidades de área da PAE. Conjuntos de quadrículas sustentados por duas ou mais espécies endêmicas definem áreas de endemismo. As áreas de endemismo, por sua vez, devem ser delimitadas a partir da análise dos mapas de distribuição das espécies que as sustentam.

Neste exercício serão utilizados dados de oito espécies de *Schefflera* (Araliaceae) da América do Sul tropical. Os nomes das espécies são reais, mas elas não compõem um grupo monofilético. A distribuição geográfica das espécies (Figs. 1-8) foi manipulada visando facilitar a implementação do método.

ETAPAS A EFETUAR:**1) Construção da matriz de dados:**

- Com base na distribuição geográfica das espécies A-H (Figs. 1-8), construa uma matriz de dados, utilizando, apenas nas quadrículas ocupadas, “0” para ausência e “1” para presença. Lembre-se que os terminais da análise de parcimônia são as quadrículas, e não as espécies.
- Crie um grupo-externo, com ausência “0” para todas as espécies.

2) Construção manual do cladograma:

- Para a construção do cladograma, utilize o espaço indicado na página 5.
- Utilize o grupo-externo para enraizar o cladograma.
- Indique nos ramos do cladograma onde houve mudanças de “ausência presença”.

Fig. 1

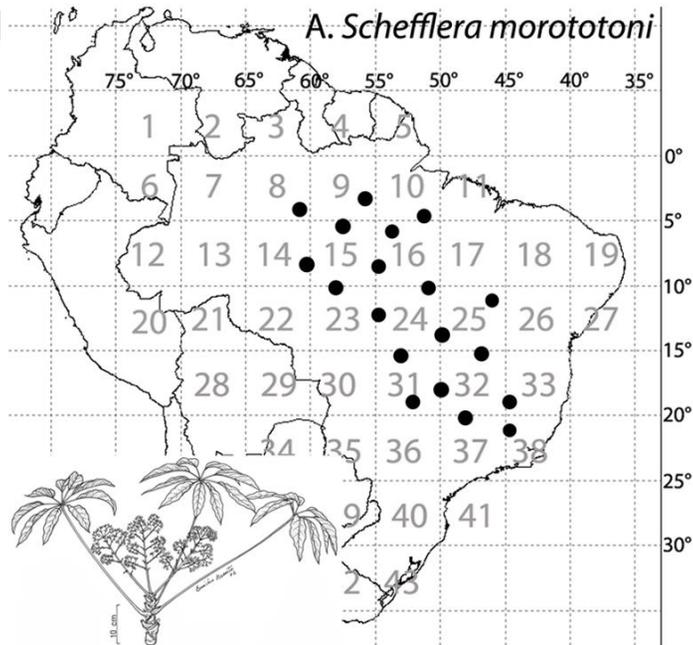


Fig. 2

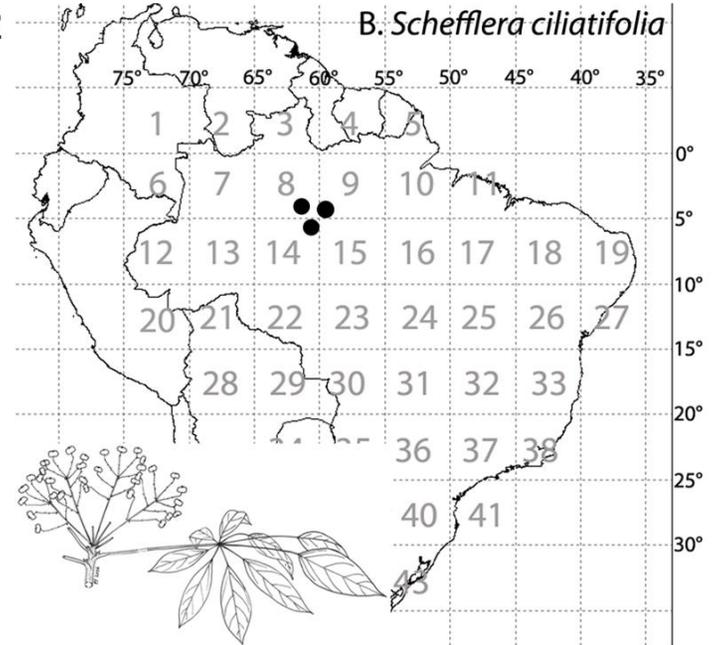


Fig. 3

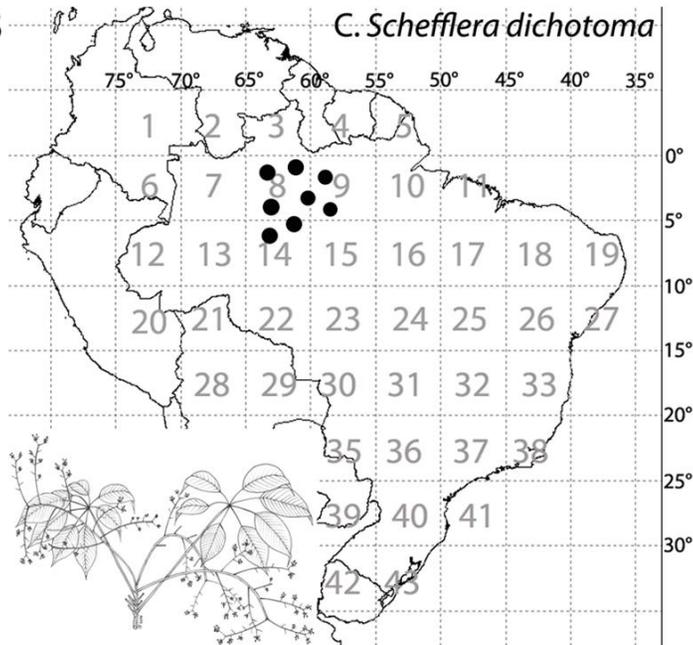
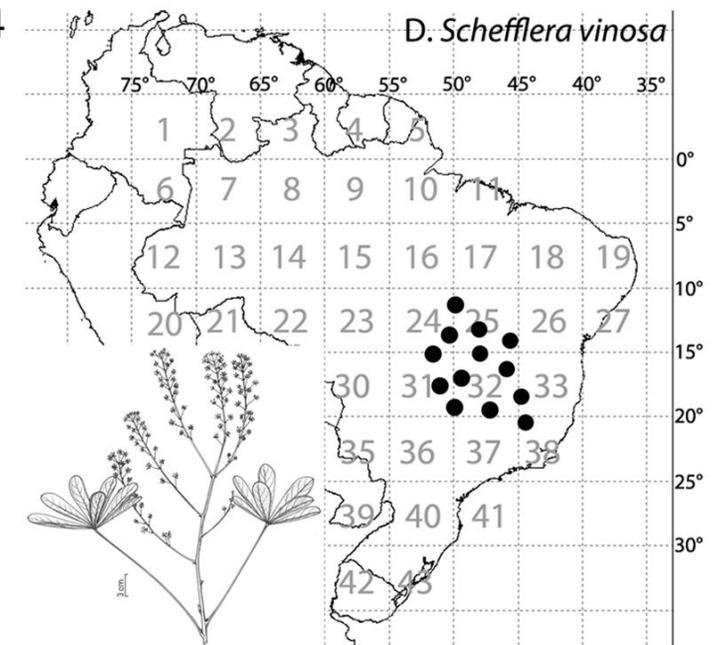
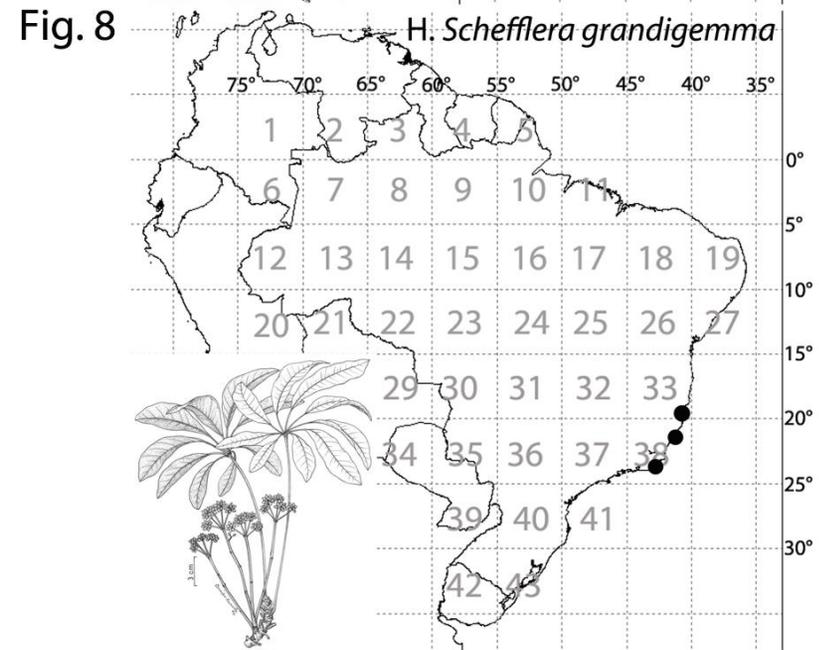
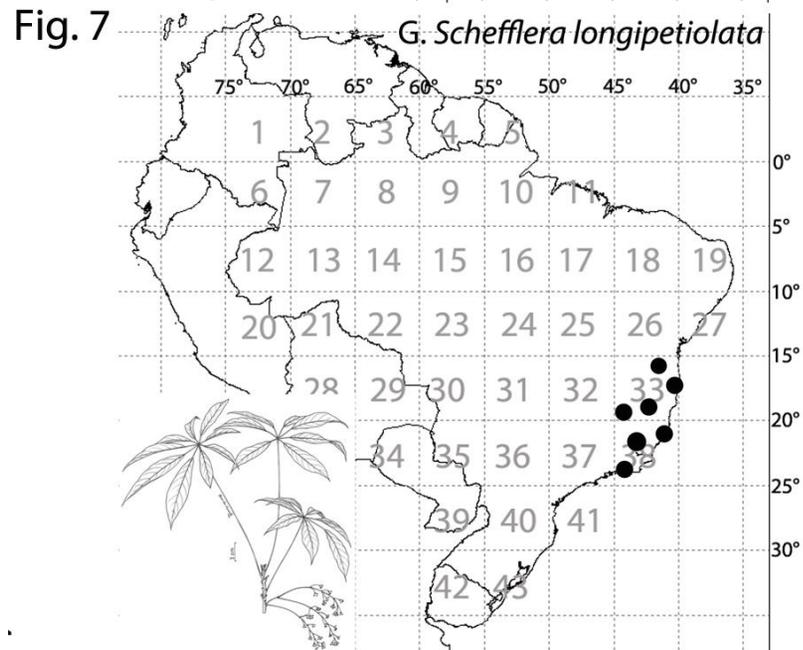
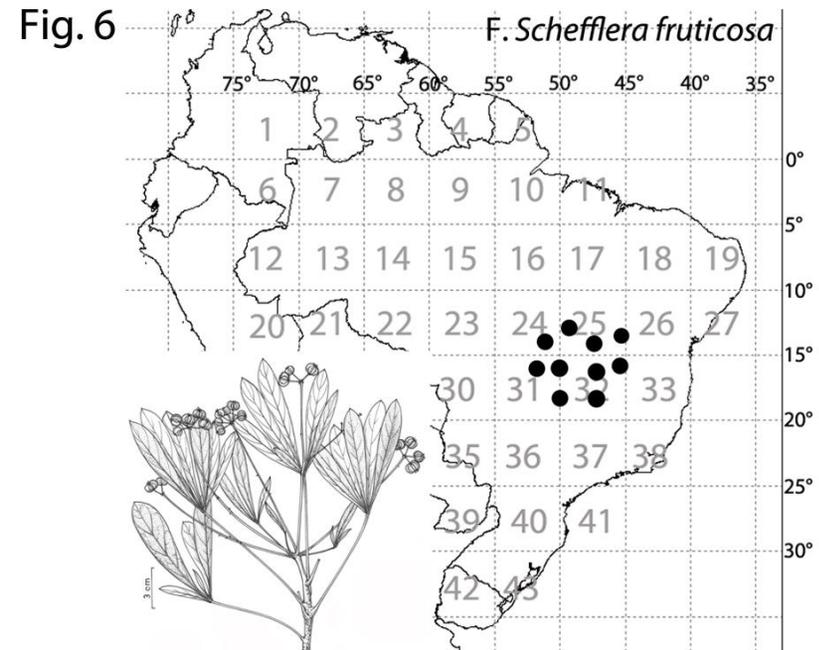
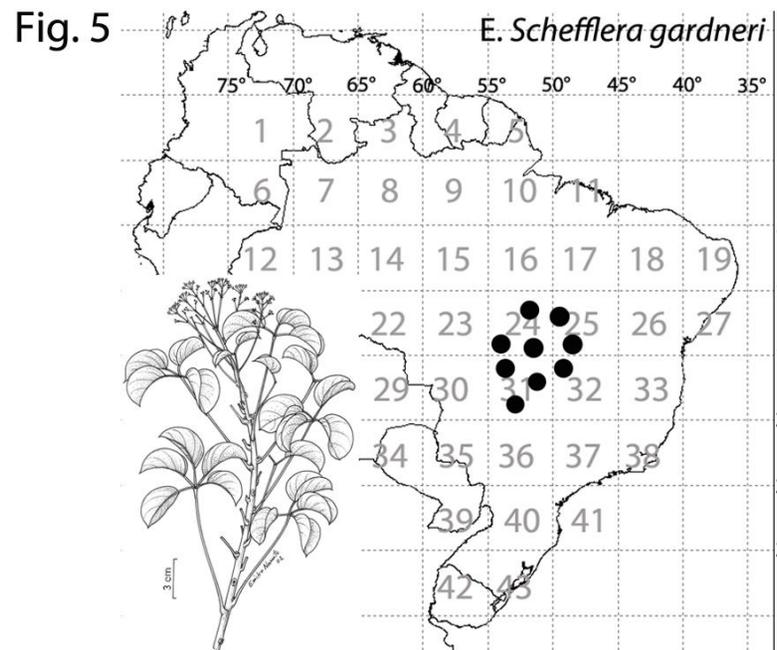
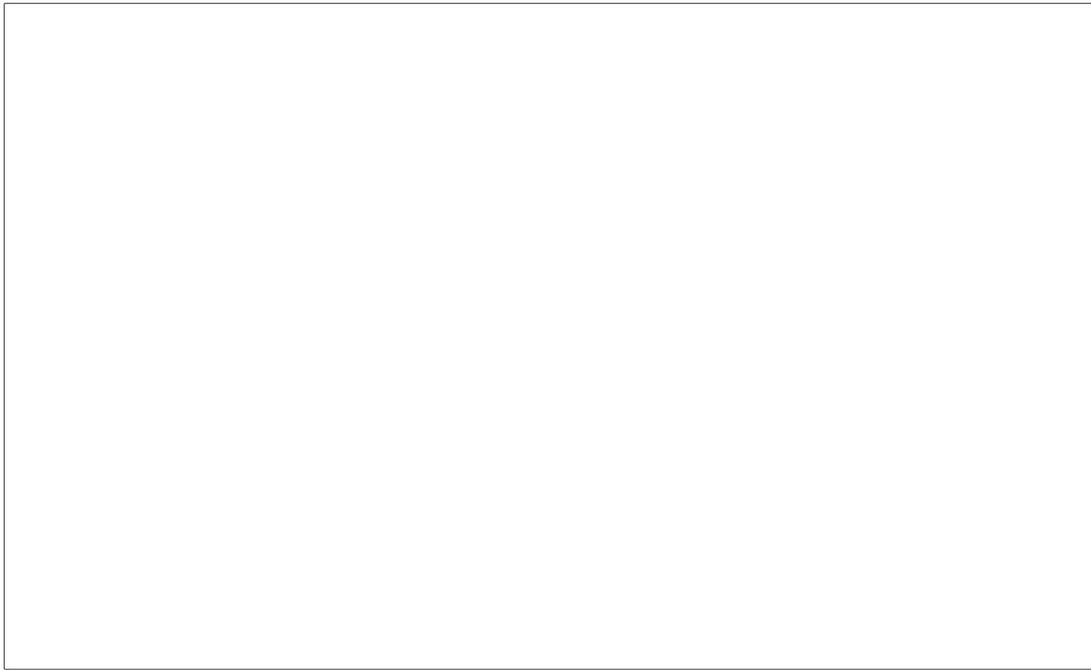


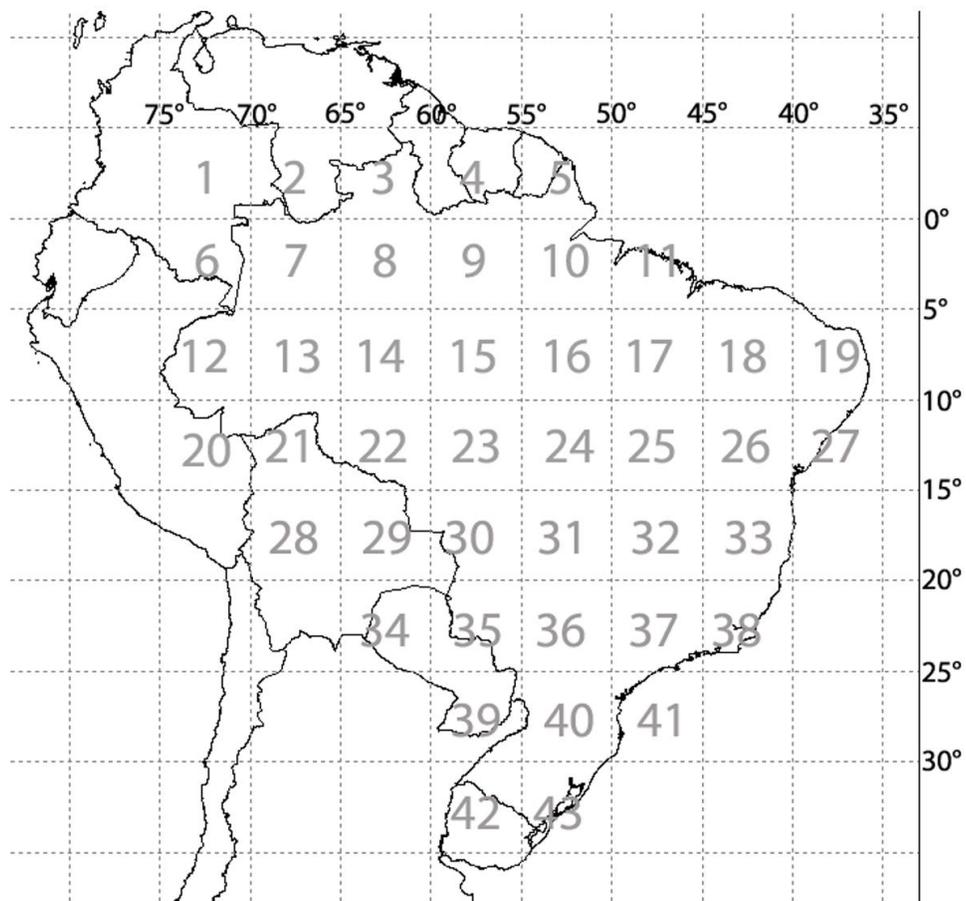
Fig. 4







Espaço reservado para o cladograma. Lembre-se que as quadrículas são os terminais!

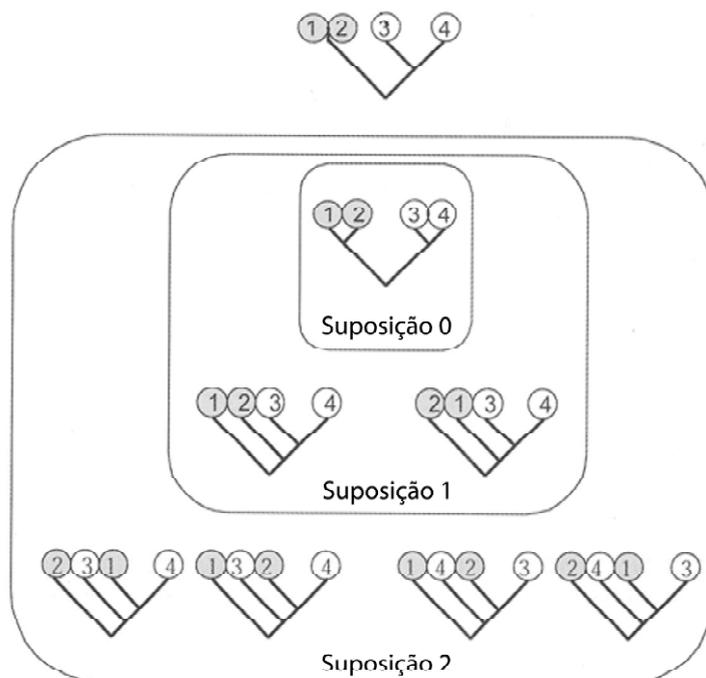


Use este mapa para desenhar as áreas de endemismo obtidas pela PAE.

ATIVIDADES 2 E 3: BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA

Atividade 2. A Biogeografia Cladística assume que a partir de relações filogenéticas entre táxons, é possível reconstruir a história dos eventos de vicariância aos quais a área ocupada foi sujeita. Isso é alcançado por meio da substituição dos táxons pelas áreas onde eles ocorrem (obtenção de **cladogramas individuais de áreas**) e pela posterior combinação desses cladogramas individuais em um **cladograma geral de áreas**. Obter cladogramas gerais de áreas é trivial quando cada táxon é endêmico de uma única área, e quando cada área é ocupada por apenas um táxon. Entretanto, é comum alguns cladogramas possuírem *áreas ausentes*, *distribuições redundantes* (mesma área habitada diferentes táxons no mesmo cladograma) ou *táxons amplilocados* (um táxon ocorre em mais de uma das áreas analisadas). Há diversos métodos disponíveis para a implementação da Biogeografia Cladística, como Análise de Componentes, BPA (Análise de Parcimônia de Brooks) e TAS (“Three Area Statements”).

Neste exercício (extraído de Morrone et al. 1996) será feita uma análise baseada em quatro áreas de distribuição já definidas (África, América do Norte, América do Sul e Austrália) e quatro cladogramas de táxons (W, X, Y e Z) (Fig. 9), utilizando-se o método da Análise de Componentes (Nelson & Platnick, 1981). Neste método, os problemas derivados da presença de áreas ausentes, distribuições redundantes e táxons amplilocados são solucionados utilizando as suposições 0, 1 e 2 (ver figura abaixo), até que todas as reconstruções possíveis sejam avaliadas para cada cladograma individual. O cladograma geral de áreas é obtido a partir da intersecção dos cladogramas individuais reconstruídos.



Os 3 níveis de suposições possíveis (implicando no exemplo um total de 7 cladogramas) para obtenção de cladogramas resolvidos, no caso de táxon amplilocado nas áreas 1 e 2. As suposições 0, 1 e 2 permitem diferentes soluções para o mesmo problema, sendo a suposição 0 mais estrita e a 2 a mais permissiva

(modificado de Crisci et al. 2003).

ETAPAS A SEREM CUMPRIDAS:

1) Obtenção dos cladogramas individuais de áreas.

- Substitua os números dos táxons W, X, Y e Z pelas áreas onde eles ocorrem.

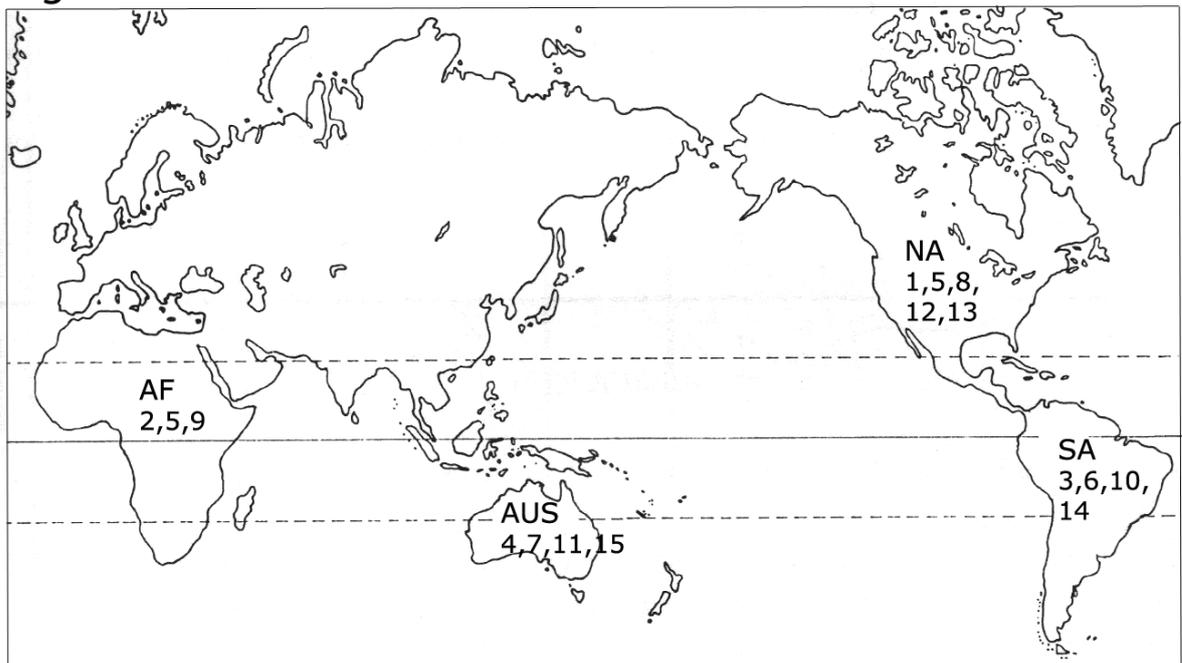
- Você consegue reconhecer problemas nos cladogramas de áreas obtidos? Indique um caso de:

(1) área ausente: _____, (2) distribuição redundante: _____, (3) táxon amplilocado? _____.

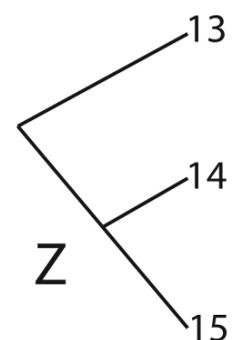
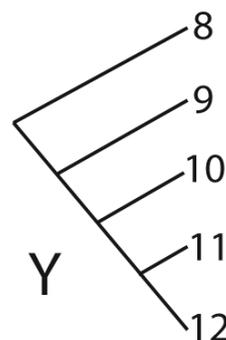
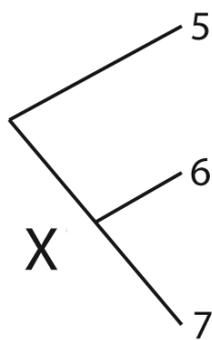
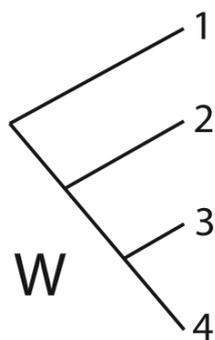
2) Obtenção do cladograma geral de áreas.

- A partir dos cladogramas individuais, crie soluções para os problemas apresentados, usando a suposição 2.

Fig. 9



AF = África; AUS = Austrália; NA = América do Norte; SA = América do Sul



Utilize o espaço abaixo para reconstruir os cladogramas com as soluções para os problemas detectados:

3) Discussão:

a) Há alguma solução compartilhada entre os cladogramas gerados para cada um dos táxons?

Qual?

.....
.....
.....

b) Este exemplo, embora simples, reflete algum modelo de história geológica ou biogeográfica aceita atualmente? Como?

.....
.....
.....
.....

c) Neste exercício hipotético, as áreas de distribuição dos táxons W, X, Y e Z foram fornecidas (unidades operacionais). Caso você tivesse que fazer uma análise partindo de mapas de distribuição de cada espécie com pontos, como você poderia definir as áreas que seriam as unidades operacionais?

.....
.....
.....

d) Tome apenas o táxon Z e analise o cladograma de áreas sob a óptica da Biogeografia Filogenética (dispersalismo, usando regra de progressão). Você poderia analisar os demais táxons individualmente. Compare esse enfoque com o procedimento da Biogeografia Cladística executado por você.

.....
.....
.....
.....
.....
.....

Atividade 3: Estudo de caso: Biogeografia Histórica da Biota do Deserto Quente Norteamericano (extraído de Morrone 2009):

Os desertos do norte do México e sul dos EUA possuem uma biota muito particular, cuja flora característica deve ter se desenvolvido a partir do Terciário. Semidesertos da região alcançaram sua máxima extensão no Plioceno inferior e sofreram redução de área no Plioceno superior mais úmido e nas fases úmidas pleistocênicas. Provavelmente áreas de deserto pleno estabeleceram-se na região durante períodos interglaciais. Assim, a hipótese biológica é de que táxons-irmãos em áreas de desertos atualmente separadas podem compartilhar uma ancestralidade comum remontando a uma ou duas idades amplas: 1) Mioceno Superior até Plioceno juntamente com eventos tectônicos subjacentes ao estabelecimento desses desertos regionais, e/ou 2) Pleistoceno com suas oscilações climáticas (4 períodos glaciais).

Riddle & Hafner (2006) analisaram **22 cladogramas de áreas** de grupos de mamíferos, aves, répteis, anfíbios e cactáceas, com espécies distribuídas num subconjunto da biota desse deserto quente. Aplicaram PAE para identificar áreas de endemismo em 11 áreas nucleares (áreas-core) de distribuição do deserto. Utilizaram BPA (Análise de Parcimônia de Brooks, primária e secundária) para investigar a estrutura biogeográfica ao longo das áreas encontradas com a PAE. PAUP versão 4.0 foi usado tanto para PAE quanto BPA.

A análise PAE das 11 áreas de distribuição, que foi realizada após remoção sequencial de muitas áreas destituídas de espécies endêmicas, levou ao reconhecimento de quatro áreas de endemismo (ver *figura a*):

CE = Continental Leste (áreas de Trasn-Pecos, Coahuila e Zacateca);

CW = Continental Oeste (áreas do Colorado e Sonora);

PS = Peninsular Sul (áreas de Magdalena e San Luca);

PN = Peninsular Norte (área de Cirios).

Um único cladograma mais parcimonioso foi obtido com BPA (Análise de Parcimônia de Brooks, *fig. b*), com 120m passos, CI de 0,70 e RI de 0,58. Nesse cladograma, há dois pares de áreas-irmãs: o par e; o par e O alto número de sinapomorfias encontrado sugere padrões comuns de vicariância, mesmo considerando que haja várias homoplasias, especialmente entre CW e PN, e entre ambas e PS. Uma análise BPA secundária resultou num cladograma (*fig. c*) com duplicações envolvendo todas as áreas exceto PS.

Riddle & Hafner (2006) postularam um modelo de vicariância (*fig. d*), correlacionando os diferentes eventos que podem ter tido papel na história biótica das áreas analisadas, a saber:

A = abertura do Golfo da Baixa Califórnia (antigo, 5-12 m.a.);

B = soerguimento da Serra Madre Ocidental (antigo);

C = soerguimento da Serra Madre Oriental e barreiras ecológicas (mais recente);

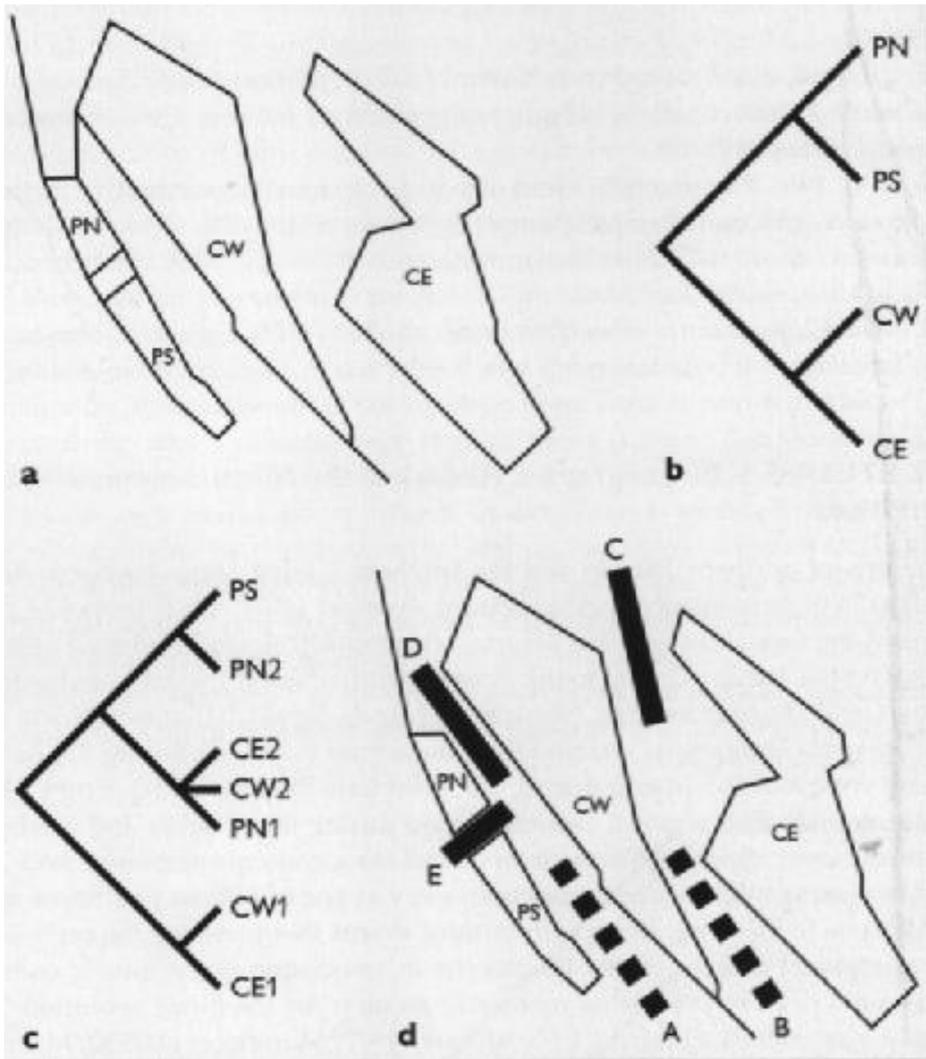
D = formação de nova baía no TransGolfo (mais recente, 1 m.a.);

E = formação do braço de mar Viscaíno (mais recente).

Obs: eventos D e E deixaram a Península da Baixa Califórnia como um arquipélago por vários milhares de anos, as ilhas depois reintegrando-se na configuração atual.

A explicação desses dois autores implica uma história de vicariância (ou igualmente profunda ou talvez mais profunda) entre CW e CE do que entre CW e uma ou ambas das áreas peninsulares. Isso implica que a área CW pode ter desempenhado um papel central na

diversificação entre dois eventos distintos: um envolvendo a evolução do Mar de Cortés a oeste, e outro envolvendo a evolução da Sierra Madre Occidental e do Platô Mexicano a leste.



www.thelivingocean.net

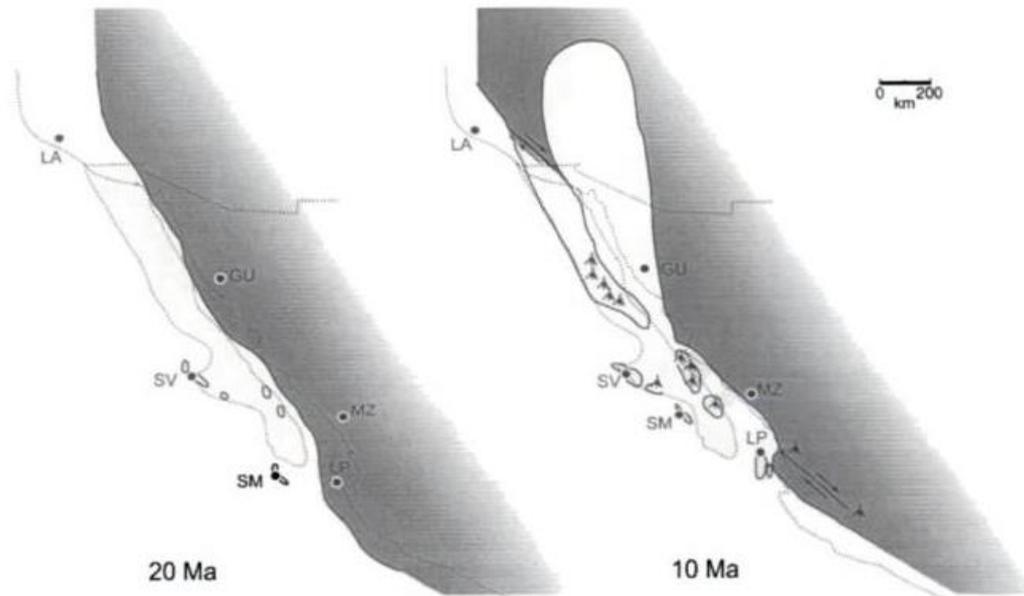


Figure 8.8 Paleographic reconstructions of western North America for the early Miocene (20 Ma) and mid-Miocene (10 Ma). The stippled areas symbolize the temporary formation of the Sea of Cortés. The Cape Region is 50 km farther south of its current position relative to the peninsula. Present locations of LA = Los Angeles; GU = Guaymas; SV = Sierra Vizcaíno; SM = Islas Santa Margarita and Magdalena; MZ = Mazatlán; LP = La Paz.

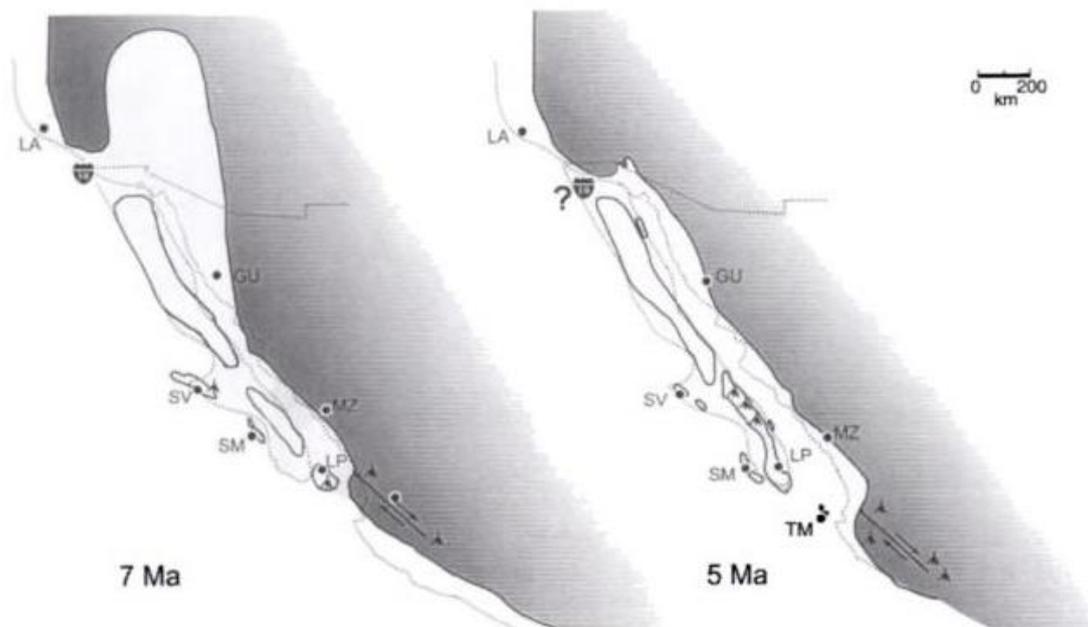


Figure 8.9 Paleographic reconstructions of western North America for the late Miocene (7 Ma) and the Miocene-Pliocene boundary (5 Ma). The stippled areas symbolize the temporary formation of the Sea of Cortés. A proposed **seaway** occurs at San Gorgonio Pass (Interstate Highway 10), and in the area of the mid-peninsula. Present locations of LA = Los Angeles; GU = Guaymas; SV = Sierra Vizcaíno; SM = Islas Santa Margarita and Magdalena; MZ = Mazatlán; LP = La Paz; TM = Islas Las Tres Marías.

A New Island Biogeography of the Sea of Cortes

T.J. Case, M.L. Cody & E. Excurra (eds.) 2002

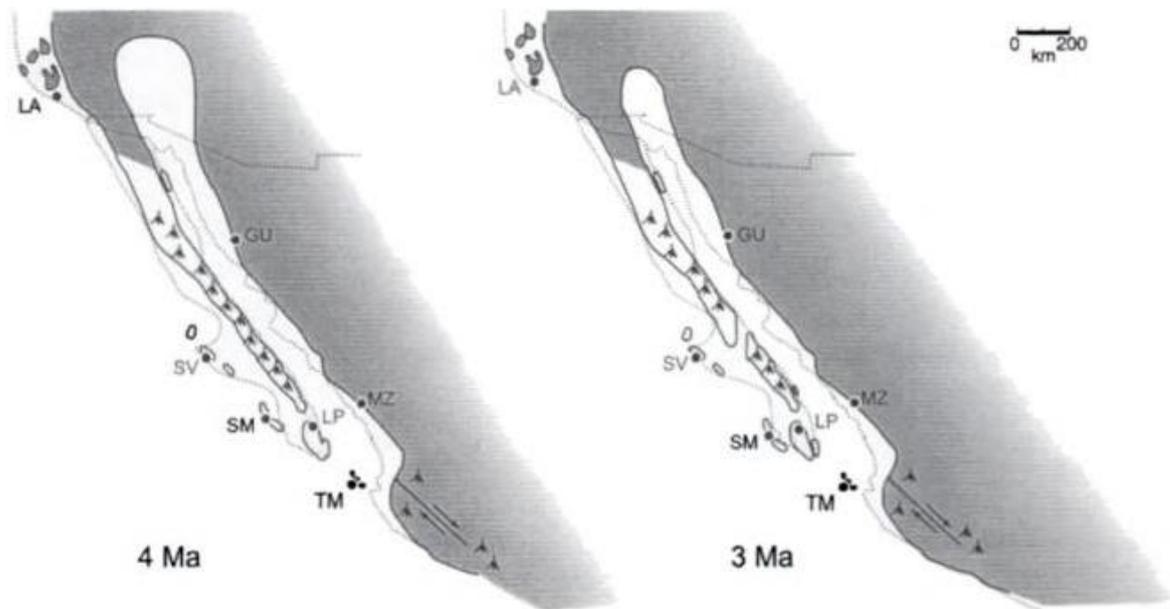


Figure 8.10 Paleographic reconstructions of western North America for the Early Pliocene (4 Ma) and the Late-Pliocene boundary (3 Ma). The mid-peninsula Vizcaíno Seaway temporarily reformed. Present locations of LA = Los Angeles; GU = Guaymas; SV = Sierra Vizcaíno; SM = Islas Santa Margarita and Magdalena; MZ = Mazatlán; LP = La Paz; TM = Islas Las Tres Marías.

1. Descreva sucintamente a sequência de eventos de vicariância do modelo biogeográfico de Riddle & Hafner, com base apenas no cladograma b e na fig. d (as demais figuras supra apresentadas são apenas para ilustração da geografia atual e da paleogeografia da região):

.....

.....

.....

.....

.....

.....

2. Em seguida, compare com o cladograma c. Que eventos biogeográficos da fig d podem ter ocasionado as duplicações observadas (CW1 e 2, e CE 1 e 2)?

.....

.....

.....

Referências citadas

CRISCI, J.V., KATINAS, L. & POSADAS, P. 2003. *Historical Biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge.

MORRONE, J.J. 2009. *Evolutionary Biogeography*. Columbia University Press, New York.

MORRONE, J.J., ESPINOSA-ORGANISTA, D. & LLORENTE-BOUSQUETS, J. 1996. *Manual de Biogeografía Histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

NELSON, G. & PLATNICK, N.I. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

RIDDLE, B.R. & HAFNER, D.J. 2006. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm desert biota. *J. Arid Environments* 66: 435-461.