

Biogeografia de vicariância: histórico e perspectivas da disciplina que lançou um novo olhar sobre a diversidade na Terra

Gustavo Silva de Miranda *
Pedro Henrique dos Santos Dias #

Resumo: A biogeografia é a disciplina que explica a distribuição dos grupos de organismos, ou táxons, na superfície da terra. A biogeografia histórica se propõe a estudar agentes do passado utilizando padrões de distribuição de espécies e táxons supra-específicos gerados por processos que atuam em larga escala e dizem respeito a milhares de anos. As rápidas mudanças na biogeografia histórica foram introduzidas por alguns indivíduos com ideias particulares. Este trabalho tem como objetivo descrever os principais passos que conduziram à biogeografia de vicariância e analisar a teoria do modo que se apresenta atualmente. Além disso, fornecer uma lista com os principais trabalhos dos três autores que desenvolveram a biogeografia de vicariância, Donn Rosen, Gareth J. Nelson e Norman Platnick, e uma tabela com os diferentes métodos utilizados em biogeografia histórica nos períodos pré e pós-cladismo. Este trabalho pretende fornecer dados para o ensino e pesquisa em biogeografia. A ideia de que a vida evoluiu junto com a Terra foi claramente exposta por Léon Croizat, que apresentou um método para se avaliar essas modificações, a panbiogeografia. A panbiogeografia ganhou força quando se juntou à teoria da tectônica de placas de Alfred Wegener. Pouco

* Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional; Estudante de Mestrado no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia); Laboratório de Aracnologia, Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão. CEP: 20.940-040 – Rio de Janeiro, RJ. Telefone (21)2562-6984. E-mail: smiranda.gustavo@gmail.com

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional; Estudante de Mestrado no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia); Laboratório de Anfíbios e Répteis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Av. Brigadeiro Trompowsky, s/nº, Ilha do Fundão, CEP: 21941-590 – Rio de Janeiro, RJ. Telefone (21) 2562-6367. E-mail: pedrodiasherpeto@gmail.com

depois, Nelson, Rosen e Platnick adicionaram ao método panbiogeográfico o conceito filogenético elaborado por Willi Hennig.

Palavras-chave: Biogeografia histórica; Tectônica de placas; Panbiogeografia; Sistemática filogenética

Vicariance biogeography: history and perspectives of the discipline that has launched a new look at diversity on Earth

Abstract: Biogeography is the discipline that explains the distribution of groups of organisms, or taxa, on the surface of the earth. The historical biogeography studies past agents using distributional patterns of species and supra-specific taxa generated by processes that operate on a large scale and takes thousands of years. The rapid changes in the historical biogeography thought were triggered by few individuals with particular ideas. This paper aims to describe the main steps that led to the vicariance biogeography as well as analyzing the theory as it is presented today. Besides, is provided a list of the main works of the three authors that developed and brought contributions to the vicariance biogeography, Donn Rosen, Gareth J. Nelson and Norman Platnick. It is presented a table containing the different methods used in the historical biogeography in the pre-and post-cladism period. This work intends to offer some data that may be used in the teaching and research in biogeography. The idea that life evolves along with the Earth was clearly exposed by Léon Croizat, who presented a method to access these modifications, the panbiogeography. The panbiogeography gained strength when it joined the theory of plate tectonics Alfred Wegener. Shortly after, Nelson, Rosen and Platnick added to the panbiogeographic method the phylogenetic concept developed by Willi Hennig.

Key-words: Historical biogeography; Tectonic plates; Panbiogeography; Phylogenetic systematic

1 INTRODUÇÃO

A diversidade da Terra vem fascinando o homem desde há muito tempo. Questões como de onde veio toda a diversidade conhecida, como os organismos interagem entre si e com o meio ambiente, como os diferentes grupos se inter-relacionam e como se distribuem na superfície do globo, são perguntas há muito levantadas por filósofos, naturalistas e biólogos (Wiens, 2009). Cada uma dessas questões é estudada atualmente em profundidade por diferentes campos da biologia, como a paleontologia, a genética, a evolução, a ecologia, a em-

briologia, a sistemática, a biogeografia, entre outros ramos de pesquisa que podem trabalhar de forma isolada ou conjunta.

Dentre as diferentes subáreas das ciências biológicas, aquela que estuda a distribuição dos seres vivos no espaço e no tempo, tentando reconhecer padrões de distribuição, fornecer hipóteses acerca dos processos que os causaram e propor um sistema de regionalização biótica do planeta, é a biogeografia (Nelson & Platnick, 1984; Crisci, 2001; Morrone, 2004).

A explicação moderna para a distribuição dos seres vivos na Terra é baseada na suposição de que a vida evolui em etapas junto com a evolução da geografia do planeta (Posadas, Crisci & Katinas, 2006). Segundo Santos e Amorim, a biogeografia é uma das disciplinas mais complexas da biologia comparada, pois seus estudos demandam muito tempo, dependem enormemente de informações sistemáticas e são inter-relacionados a evidências fornecidas por outros campos da ciência, como a geologia, a geografia, a paleontologia, a biologia molecular e a ecologia (Santos & Amorim, 2007). Contudo, em sua complexidade repousa sua profundidade.

Desde que a palavra biogeografia foi utilizada por Alexander Von Humboldt (1769-1859), um dos primeiros autores a utilizar o termo em referência à “geografia da vida”, diversas mudanças ocorreram nesse campo à medida que novos cientistas se dedicaram a entender a distribuição dos organismos (Nelson & Platnick, 1984). Desde então, novas teorias foram propostas e avanços importantes foram realizados (Rosen, 1978; Wiley, 1980; Nelson & Platnick, 1984; Page, 1987; Avise *et al.*, 1987; Ronquist & Sanmartín, 2011).

Este trabalho tem como objetivo descrever os principais passos que levaram a uma das disciplinas científicas mais importantes da biogeografia, a biogeografia de vicariância (ou biogeografia vicariante). Passando pela panbiogeografia de Léon Camille Marius Croizat (1894-1982), pela tectônica de placas de Alfred Wegener (1880-1930) e pela Sistemática Filogenética de Willi Hennig (1913-1976), será abordado o desenvolvimento da biogeografia de vicariância tendo como base os estudos dos seus principais desenvolvedores: Gareth J. Nelson, Donn Rosen e Norman Platnick. Como pesquisadores do Museu Americano de História Natural (AMNH, sigla em inglês), eles publicaram diversos artigos e livros na área da biogeografia, sendo a maior parte desses trabalhos listados no Quadro 1.

Autor(es)	Ano	Título	Periódico/ Editora	Vol.	Págs.
Croizat, L., Nelson, G. J. & Rosen, D. E.	1974	Centers of Origin and Related Concepts.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	23	265-87
Nelson, G. J.	1969	The problem of Historical Biogeography.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	18	243-46
—————	1970	Outline of a theory of comparative biology.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	19	373-384
—————	1972	Comments on Hennig's "Phylogenetic system- atics" and its influence on ichthyology.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	21	364-74
—————	1972	Phylogenetic relationship and classification.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	21	227-231
—————	1973	The higher-level phyloge- ny of vertebrates.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	22	87-91
—————	1973	Comments on L. Croi- zat's Biogeography.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	22	312-320
—————	1973	Classification as an ex- pression of phyloge- netic relationships.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	22	344-359
—————	1974	Historical Biogeography: an alternative formal- ization.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	23	555-58
—————	1978	Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law.	<i>Systematic Zoo- logy</i>	27	324-345
—————	1978	From Candolle to Croi- zat: comments on the history of biogeogra- phy.	<i>Journal of Histor- ical Biology</i>	11(2)	269-305
—————	1979	Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's <i>Familles des Plantes</i> (1763-1764).	<i>Systematic Zoo- logy</i>	28	1-21

—————	1983	Vicariance and cladistics: historical perspectives with implications for the future.	<i>In: R. W. Sims, J. H. Price, P. E. S. Whalley (eds.). Evolution, time and space: the emergence of the biosphere.</i> London: Academic Press		269-92
—————	1985	A decade of challenge: the future of biogeography.	<i>Earth Sciences History</i>	4	187-196
—————	1985	Outgroups and ontogeny.	<i>Cladistics</i>	1	29-45
—————	1989	Cladistics and evolutionary models.	<i>Cladistics</i>	5	275-289
Nelson, G. & Ladiges, P.Y.	1991	Standard assumptions for biogeographic analysis.	<i>Australian Systematic Botany</i>	4	41-58
—————	1991	Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis.	<i>Systematic Zoology</i>	40	470-485
—————	1991	<i>TAS: Three area statements program and user's manual.</i>	Melbourne, NY: [publicado p/ autores]		
—————	1996	Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees.	<i>American Museum Novitates</i>	3167	1-58
—————	2001	Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited.	<i>Australian Journal of Botany</i>	49	389-409
—————	2003	<i>Geographic paralogy</i>	<i>In: Morrone, J. J. & Llorente-Bousquets, J. (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía.</i> Mexico, D.F.: Fac. de Ciencias, UNAM.		173-178

Nelson, G. J. & Platnick N. I.	1978	The perils of plesiomorphy: Widespread taxa, dispersal, and phenetic biogeography.	<i>Systematic Zoology</i>	27	474-77
—————	1980	A Vicariance Approach to Historical Biogeography.	<i>BioScience</i>	30(5)	339-343
—————	1981	<i>Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.</i>	New York: Columbia University Press		xi + 567
—————	1984	Biogeography	Carolina Biological Supply Company		16
—————	1991	Three-taxon statements: a more precise use of parsimony.	<i>Cladistics</i>	7	351-366
Nelson, G. J. & Rosen, D. E.	1981	<i>Vicariance Biogeography: a critique.</i>	New York: Columbia University Press		593
Platnick N. I.	1976	Drifting Spiders or Continents? Vicariance Biogeography of the Spider Subfamily Laroniinae (Araneae: Gnaphosidae).	<i>Systematic Zoology</i>	25(2)	101-109
—————	1976	Concepts of dispersal in historical biogeography.	<i>Systematic Zoology</i>	25	294-295
—————	1979	Gaps and prediction in classification.	<i>Systematic Zoology</i>	28	537-546
—————	1981	Widespread taxa and biogeographical congruences.	In: Funk, V. A.; Brooks, D. R. (eds.). <i>Advances in cladistics.</i> New York: Botanical garden		223-227
—————	1982	Defining characters and evolutionary groups.	<i>Systematic Zoology</i>	31	282-284
—————	1985	Philosophy and the transformation of cladistics revisited.	<i>Cladistics</i>	1	87-94

—————	1989	An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II.	<i>Cladistics</i>	5	145-161
Platnick, N. I. & Cameron, H. D.	1977	Cladistic methods in textual, linguistic and phylogenetic analysis.	<i>Systematic Zoology</i>	26	380-385
Platnick, N. I. & Funk, V. A.	1983	<i>Advances in cladistics.</i>	New York: Columbia University Press		
Platnick, N. I. & Gertsch, W. J.	1976	The suborder of spider: A cladistic analysis (Arachnida, Araneae.).	<i>American Museum Novitates</i>	2607	1-15
Platnick, N. I. & Gaffney, E.	1977	Systematics: A Popperian perspective.	<i>Systematic Zoology</i>	26	360-365
—————	1978	Evolutionary biology: A Popperian perspective.	<i>Systematic Zoology</i>	26	137-141
—————	1978	Systematics and the Popperian paradigm	<i>Systematic Zoology</i>	27	381-388
Platnick, N. I., Griswold, C. E. & Coddington, J. A.	1991	On missing entries in cladistic analysis	<i>Cladistics</i>	7	337-343
Platnick, N. I. & Nelson G.	1978	A Method of Analysis for Historical Biogeography.	<i>Systematic Zoology</i>	27(1)	1-16
—————	1984	Composite Areas in Vicariance Biogeography.	<i>Systematic Zoology</i>	33	328-335
—————	1988	Spanning-Tree Biogeography: Shortcut, Detour, or Dead-End?	<i>Systematic Zoology</i>	37(4)	410-419
Rosen, D.E.	1964	The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killfishes, silversides, and their relatives.	<i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i>	127	217-268
—————	1967	New poeciliid fishes from Guatemala, with comments on the origins of some South and Central American forms	<i>American Museum Novitates</i>	2303	1-15

—————	1974	The phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and the relationship of <i>Lepidogalaxias salmandroides</i>	<i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i>	153	265-326
—————	1976	A vicariance model of Caribbean biogeography	<i>Systematic Zoology</i>	24	431-464
—————	1978	Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography.	<i>Systematic Zoology</i>	27(1)	159-188
—————	1979	Fishes from the upland and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography.	<i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i>	162	267-376
—————	1984	<i>Reef coral biogeography and climate through the late Cenozoic: Just islands in the sun or a critical pattern of islands?</i>	In: Brenchley, P. J. (ed.). <i>Fossils and climate</i> . New York: Wiley		201-64
—————	1984	<i>Hierarchies and history</i>	In: Pollard, Jeffrey W., (ed.). <i>Evolutionary theory: paths into the future</i> . Chichester: John Wiley & Son		77-97
Rosen, D.E.	1985	Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean	<i>Annals of the Missouri Botanical Garden</i>	72	636-59
Rosen, D.E. & Bailey, R.M.	1963	The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics.	<i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i>	126	1-176

Quadro 1. Lista em ordem alfabética e cronológica dos trabalhos publicados por Donn Rosen, Gareth Nelson e Norman Platnick sobre biogeografia de vicariância e publicações dos mesmos autores utilizando os princípios da biogeografia vicariante em estudos de suas respectivas especialidades.

2 BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA

Vários naturalistas se preocuparam com a distribuição dos organismos vivos. Em meados do século XVIII, por exemplo, Georges-Louis Leclerc – Conde de Buffon (1707-1788) notou que as espécies, assim como o clima, são mutáveis, e que diferentes porções do globo apresentam fauna e flora características do local, ou seja, áreas distintas possuem espécies distintas (Brown & Lomolino, 2006). Por volta de 1816 a “lei de Buffon” – como ficou conhecida – foi aplicada a aves, insetos, répteis e plantas, explicando grande parte das distribuições dos organismos (Nelson, 1978).

No século XIX, Augustin Pyramus de Candolle (1778-1841) se referiu a dois conceitos que atualmente são considerados os embriões da biogeografia ecológica e histórica, “estações” e “habitações” (Morrone & Crisci, 1995). Eles foram assim definidos:

Por estação eu me refiro a natureza especial da localidade na qual cada espécie costumeiramente cresce; e por habitação, uma indicação geral do país de onde a planta é nativa. O termo estação está essencialmente relacionado ao clima, ao terreno de um determinado local; o termo habitação está relacionado às circunstâncias geográficas e até mesmo geológicas. (De Candolle, 1820, p. 383)

De maneira geral, atualmente, duas escolas da biogeografia podem ser assim compreendidas: a biogeografia ecológica, que depende de agentes físicos atuantes no presente e se preocupa com processos que ocorrem em pequena escala e curto espaço de tempo, geralmente ocupando-se com padrões de distribuição individual ou populacional (Crisci, 2001); e a biogeografia histórica que depende de agentes que já não existem, e analisa padrões de distribuição de espécies e táxons supra-específicos gerados por processos que atuam em larga escala e dizem respeito a milhares de anos (Nelson, 1974; Morrone, 2004; Almeida & Santos, 2011).

Alguns autores, contudo, consideram essa distinção como uma bifurcação artificial, pois implica em dividir um contínuo em duas regiões, onde os extremos são facilmente identificáveis, mas a região intermediária é de difícil detecção (Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 1993, 2004). Dessa forma, fica claro entender que os padrões observáveis na natureza não são nem totalmente históricos nem totalmente ecológicos, uma vez que em um tempo longo, processos ecológicos

desempenham um importante papel em moldar efeitos em processos históricos em curso. Já em um tempo mais curto, biogeografia ecológica é também histórica e vice-versa (Santos & Amorim, 2007). Haydon e colaboradores conceituam a biogeografia a partir de uma estrutura triangular, onde os padrões biogeográficos resultam da interação entre processos ecológicos, históricos e estocásticos, sendo essa uma sugestão considerável para uma futura fusão entre os dois ramos da biogeografia (Haydon, Radkey & Pianka, 1994).

As rápidas mudanças na biogeografia histórica foram propostas por poucos indivíduos com ideias bem particulares. Assim foi que Léon Croizat, um botânico prolífico e autodidata, forneceu uma das principais ideias que revolucionaram a biogeografia e a evolução: a panbiogeografia (Croizat, 1958; Brown & Lomolino, 2006; Briggs, 2007).

3 A PANBIOGEOGRAFIA DE LÉON CROIZAT

A panbiogeografia surgiu como uma reação ao dispersionismo¹ de Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913) (Darwin, 1859, p. 346-382; Wallace, 1892, p. 72-82). Esses autores propunham que as espécies se originavam em centros de origem, a partir dos quais se dispersavam aleatoriamente, atravessando barreiras preexistentes e colonizando novas áreas. Platnick (1976, p. 102) ressalta a posição de Croizat, Nelson & Rosen (1974) de que esse tipo de análise biogeográfica sofre influência de três inadequações: 1) o surgimento de uma espécie a partir de um centro de origem é assumido sem nenhuma base factual; 2) ela ignora o fato de que a distribuição

¹ Dispersionismo (ou dispersalismo) é o termo cunhado para uma corrente de pensamento que prega que as distribuições disjuntas dos organismos podem ser explicadas por eventos de dispersão, ou seja, as espécies surgem em um centro de origem (área ancestral) de onde se dispersam dando origem às espécies atuais. Um dos mais célebres defensores de tal ideia foi Charles Darwin, que desenvolveu a ideia de um dispersionismo evolutivo. Darwin não só defendeu eventos dispersionistas do ponto de vista teórico, como também realizou experimentos, como a verificação da viabilidade de sementes após ficarem imersas por dias em água do mar ou sobre como sementes poderiam ser transportadas na lama aderida nas patas de aves migratórias. As ideias dispersionistas de Darwin influenciaram profundamente Alfred Russel Wallace que adotou o mecanismo como responsável pela distribuição das espécies.

atual dos organismos não é ao acaso, mas segue trilhas generalizadas; e 3) se baseia em uma biogeografia estática através da história biológica.

No intuito de encontrar uma explicação mais satisfatória para essas incongruências, Croizat propôs-se a entender o pensamento da botânica ocidental desde o século XVII, e os padrões de distribuição geográfica de todas as plantas do mundo (Fernandez, 2004). Com isso, ele procurou se inteirar da literatura botânica e biogeográfica, reunindo seus pensamentos em quatrocentos cadernos de anotações, que se tornaram a referência básica para seus livros e artigos (Briggs, 2007). Indo ainda mais longe, Croizat investigou os padrões de distribuição de vários grupos de animais, como espécies de peixes e crustáceos de água doce, de minhocas, moluscos e de aves, e percebeu que, em linhas gerais, as distribuições se repetiam com aquelas encontradas para determinados grupos de plantas (Croizat, 1958; Croizat, 1964; Fernandez, 2004).

Realizando uma análise de múltiplos táxons, Croizat sobrepôs seus mapas de traços individuais de diferentes espécies, tanto de plantas como de animais, e observou onde as posições de suas trilhas coincidiam. Com isso, ele inferiu que tais trilhas indicavam conexões históricas, que possivelmente eram caminhos tomados pelos fragmentos isolados de uma biota anteriormente contínua. Esboçando todos os traços generalizados em um mapa, ele poderia teoricamente recriar o caminho no qual as biotas regionais haviam se desenvolvido no tempo e se difundido no espaço (Croizat, 1964; Morrone & Crisci, 1995).

Após comparar a distribuição de diferentes grupos, Croizat chegou à conclusão de que vários tipos de organismos de relacionamento distante frequentemente exibiam disjunções similares, e que esses padrões de distribuições eram legados de eventos históricos que influenciaram muitas linhagens diferentes. Reunindo esses dados sobre disjunções de toda parte do mundo, Croizat desenvolveu a abordagem que ele denominou “panbiogeografia” (Croizat, 1958; Crisci, 2001). Em seu livro de 1964, Croizat escreveu sua mais célebre frase, que descreve a base do pensamento biogeográfico subsequente às suas descobertas: “A terra e a vida evoluem juntas” (Croizat, 1964, p. 858).

Em meados de 1950, iniciou-se a discussão de um novo mecanismo que poderia explicar muitas das disjunções observadas por Croizat, a teoria da deriva continental desenvolvida por Alfred Wegener anos antes (Wegener, 1915; Briggs, 2007). Porém, em muitos dos seus trabalhos iniciais, Croizat foi contra o Wegenerismo² e, ao contrário de continentes e oceanos móveis, ele acreditava que subidas e descidas dos fundos oceânicos foram as causas responsáveis pela mudança na distribuição das massas de terra no globo ao longo do tempo geológico (Brown & Lomolino, 2006, p. 34; Fernandez, 2004). Croizat manteve suas localidades fixas e propôs pontes continentais e oceânicas efêmeras para explicar a maior parte das trilhas que conectavam as disjunções, tais como aquelas entre os continentes do Hemisfério Sul (Morrone, 2002).

Os trabalhos de Croizat, portanto, sugeriram a vicariância como um novo processo causal da diversidade e representaram uma quebra de paradigma com os mecanismos dispersionistas (Nihei, 2011). Contudo, seus trabalhos receberam pouca atenção no mundo científico e seus manuscritos foram virtualmente ignorados pelas principais autoridades às quais ele esperava impressionar, como George Gaylord Simpson (1902-1984), Ernst Mayr (1904-2005), Philip Jackson Darlington (1904-1983) e Stephen Jay Gould (1941-2002) (Briggs, 2007). Uma das fraquezas do trabalho de Croizat foi a falta de uma sistemática sólida e de um fundamento filogenético. Se as disjunções não representassem a separação de táxons monofiléticos, ou seja, grupos de organismos que possuem ancestralidade comum mais recente, não existiria nenhum sentido hipotetizar conexões pretéritas entre elas (Brown & Lomolino, 2006). Apesar dessa falha, alguns jovens biólogos ficaram impressionados com o trabalho de Croizat e se tornaram seus adeptos. Por volta de 1975, a panbiogeografia começou a ser debatida no Museu Americano de História Natural (Morrone, 2002).

² Wegenerismo é o termo utilizado para se referir à teoria da deriva continental proposta por Alfred Wegener, baseada no espaço geológico e em evidências biológicas de grandes deslocamentos dos continentes, o que poderia ser evocado para explicar a distribuição disjunta dos seres vivos.

4 A PANBIOGEOGRAFIA NO MUSEU AMERICANO DE HISTÓRIA NATURAL

Em 1974, Nelson escreveu um artigo intitulado *Historical Biogeography: an Alternative Formalization* (Biogeografia histórica: uma formalização alternativa) no qual considerou o problema de espécies vicariantes que foram separadas por barreiras geográficas, como proposto por Croizat. Anteriormente, a maioria dos biólogos assumia que tal relacionamento, especialmente onde espécies eram separadas por grandes distâncias, era explicado por dispersão histórica (migração) (Nelson & Platnick, 1980). Contudo, Nelson, aproveitando as ideias de Croizat, concluiu que os vicariantes representavam os remanescentes de uma população anteriormente contínua, de modo que não seria necessário utilizar a ideia da dispersão (Nelson, 1974). Consequentemente, ele sugeriu que para um determinado grupo, a distribuição da espécie ancestral poderia ser estimada simplesmente juntando-se as áreas das espécies descendentes. Assim como técnicas cladísticas fornecem um método objetivo para construir hipóteses sobre a história dos organismos no tempo, análises de padrões de vicariância fornecem um método objetivo para construir hipóteses sobre a história dos organismos no espaço (Platnick, 1976; Wiley, 1980; Ronquist & Sanmartín, 2011).

No mesmo ano, Croizat, Nelson & Rosen (1974) produziram um trabalho que foi essencialmente uma tentativa de explicar a metodologia de Croizat de uma maneira mais precisa. Nesse trabalho, Nelson e Rosen adicionaram o conceito de monofiletismo³ elaborado por Hennig como um requerimento para a amostra de táxons (Hennig, 1950, 1966). Contudo, a adição desse conceito fez Croizat rejeitar a colaboração com os pesquisadores americanos e afirmar que Hennig era um dispersalista que negligenciou seu trabalho. Como o próprio Croizat escreveu:

³ Monofiletismo diz respeito a grupos monofiléticos, ou seja, um grupo de táxons que é composto por um ancestral em comum e todos os seus descendentes. Lissamphibia é um exemplo de grupo monofilético, ele inclui os sapos (Anura), as salamandras (Urodela) e as cecilias (Gymnophiona), além de incluir o ancestral em comum destes três táxons.

Esse artigo indesejado alcançou – para meu detrimento e de todos – muita difusão, e é mencionado pela maioria dos biólogos de hoje como uma peça-chave da minha bibliografia. [...] As ideias que são, portanto, questionadas não pertencem a Croizat, mas ao *et al.* no final da autoria, quase certamente ao Dr. Gareth Nelson. (Croizat, 1982 *apud* Fernandez, 2004, p. 87)

Apesar da aparente recusa da junção das ideias de Hennig com a panbiogeografia por parte de Croizat, o artigo de 1974 assinado pelos três autores consistiu principalmente na rejeição do conceito darwiniano de centro de origem e dispersão, ao qual Croizat era adepto (Morrone, 2002). Esse artigo marcou o nascimento do conceito de biogeografia de vicariância, como resultado de um casamento entre a panbiogeografia de Croizat e a sistemática filogenética de Hennig (Croizat, Nelson & Rosem, 1974; Briggs, 2007).

No Museu Americano de História Natural, Gareth Nelson e Donn Eric Rosen iniciaram debate acerca das ideias da panbiogeografia e da biogeografia de vicariância. O entusiasmo gerado foi tanto que a maior parte dos membros do museu concordou em conceder a Croizat a medalha de ouro da instituição (Briggs, 2007).

Ao saber da honraria que estava sendo concedida a Croizat, outros museus e universidades reagiram com incredulidade, devido à aparente figura controversa de Croizat. A fim de diminuir as divergências de opinião entre os membros do Museu e outros lugares, o diretor da época, T. D. Nicholson, aceitou realizar um simpósio onde vários biogeógrafos proeminentes seriam convidados. Porém, cientistas como P. J. Darlington, E. Mayr, G. G. Simpson, D. I. Axelrod, apesar de convidados, não compareceram (Briggs, 2007).

No momento da realização desse simpósio, a panbiogeografia já havia se associado à sistemática filogenética e levava em conta os processos de vicariância e dispersão para explicar a diversidade. O evento recebeu o nome de *Vicariance Biogeography: a Critique* (Biogeografia vicariante: uma crítica). Em 1981, os anais do simpósio foram publicados como um livro de mesmo nome. Nesse mesmo ano, Nelson & Platnick publicaram *Systematics and biogeography, cladistics and vicariance* (Sistemática e biogeografia, cladística e vicariância), uma importante fonte de informações para a biogeografia e para a sistemática filogenética e que contém os fundamentos da biogeografia cladís-

tica, uma das escolas que se originaram da bigeografia de vicariância (Nihei, 2011).

5 A BIOGEOGRAFIA DE VICARIÂNCIA

Os ictiólogos Gareth Nelson e Donn Rosen e o aracnólogo Norman Platnick conduziram a biogeografia histórica um passo à frente. Com a combinação da sistemática filogenética de Hennig e a análise dos padrões de endemismo de múltiplos táxons de Croizat, começou-se a se desenvolver métodos rigorosos de reconstrução da história biogeográfica das linhagens (Brown & Lomolino, 2006; Nelson & Platnick, 1981). No prefácio da obra de Nelson e Platnick, os autores assim se expressaram:

Os pontos de vista apresentados no presente volume se baseiam nos trabalhos de dois biólogos: o falecido Willi Hennig, autor de um livro de 1966, chamado *Phylogenetic Systematics*, e León Croizat, autor de um livro chamado *Space, time, form: The biological synthesis*. (Nelson & Platnick, 1981, p. ix)

Edward O. Wiley considera que a biogeografia de vicariância se desenvolveu devido a três eventos (Wiley, 1988, p. 513): 1) o surgimento da teoria da tectônica de placas como o grande paradigma geológico, que teve o efeito de minar as explicações dos biogeógrafos dispersialistas que se baseavam na posição fixa dos continentes; 2) a emergência da sistemática filogenética, que proporcionou uma racionalização e um programa de pesquisa para a reconstrução das relações evolutivas entre grupos; e 3) a “descoberta” dos trabalhos de Croizat (os princípios da panbiogeografia) pelos filogeneticistas.

A ideia da biogeografia de vicariância se baseia nas seguintes premissas: a terra se move carregando a vida; caso fosse possível reconstruir a sequência em que as espécies se separaram, poderíamos reconstruir a sequência em que as terras (continentes, habitats, etc.) se separaram, e isso seria uma ferramenta importante para entender as distribuições atuais dos organismos. Essas premissas constituem a base da biogeografia moderna (Ebach & Humphries, 2002).

Os traços generalizados encontrados por Croizat podem ser entendidos como conexões pretéritas entre partes atualmente disjuntas de uma antiga biota ancestral unida (Croizat *et al.*, 1974). Desse modo, Platnick considera que a grande semelhança da fauna de aranhas do

leste da América do Norte e da Europa não é o resultado da dispersão de várias espécies de aranhas através do oceano Atlântico por balonismo, mas o fato de que ambas as faunas são constituídas por descendentes da mesma fauna ancestral (Platnick, 1976).

Apesar de não se poder provar a existência da seqüência de ramificação cladística de um grupo, é possível notar o valor preditivo da biogeografia de vicariância, como observado no trabalho de Platnick (1976). Fazendo a revisão de *Eilica* (aranhas pertencentes à família Gnaphosidae), o autor registrou a ocorrência de espécies do gênero na América do Sul, na África e na Austrália. Sabe-se que por volta de 180 milhões de anos atrás existiam duas grandes massas continentais, a Laurasia (contendo o que hoje se conhece como América do Norte, Europa e Ásia com exceção do subcontinente Índia), e a Gondwana (contendo o que hoje compreende a América do Sul, África, Índia, Austrália e Antártica) (Dietz & Holden, 1970, *apud* Platnick, 1976). Com isso, pode-se prever a possível ocorrência do gênero de aranha na Índia, uma vez que num tempo pretérito, este subcontinente foi ligado aos outros três continentes austrais onde o táxon é encontrado. Enviou-se, portanto, cópias de ilustrações de caracteres somáticos e genitais da aranha a um especialista indiano, com a sugestão de procurar indivíduos do mesmo gênero entre os gnafosídeos disponíveis. Como previsto, a procura foi um sucesso, e duas novas fêmeas de uma nova espécie de *Eilica* foram descobertas (Platnick, 1976). Esse raciocínio pode ser facilmente reproduzido e foi empregado em diversos estudos sobre a evolução da vida. Eventos vicariantes se tornaram a chave para o entendimento da evolução de diversos táxons como anfíbios (Crawford & Smith, 2005; Vallinoto *et al.*, 2009; Bell *et al.*, 2012), roedores (Weksler, Lanier & Olsen, 2010; Percequillo, Weksler & Costa, 2011), primatas (Heads, 2009), lagartos (Austin, Arnold & Jones, 2004) e até de dinossauros (Benton *et al.*, 2010).

Como um dos processos de vicariância, tem-se a especiação alopátrica. Nesse modelo de especiação qualquer espécie irmã, a partir do momento do início da separação, deve ser confinada a duas áreas distintas separadas por algum tipo de barreira. Nesse caso, a especiação é um processo de vicariância, pois ocorre a divisão de uma população ancestral pelo aparecimento de uma barreira geográfica. A alopatría ou parapatria de qualquer dos dois táxons é uma indicação de

que ocorreu vicariância ao invés de dispersão, e somente simpatria de formas relacionadas indica a ocorrência de dispersão (Turelli, Barton & Coyne, 2001).

Contudo, diferentes críticas a esse método já foram tecidas. Craw, por exemplo, afirma que caso padrões incongruentes sobre áreas inter-relacionadas sejam descobertos, pelo menos um deles seria atribuído à chance de dispersão, e ainda mais, que o método de vicariância cladística parece ser insensível a problemas onde mais de um padrão é hipotetizado como verdadeiro (Craw, 1982, 1983). Porém, Platnick e Nelson desenvolvem um longo argumento rebatendo a afirmação de Craw, apontando cada incongruência em seu discurso e mencionando que esse problema já havia sido previsto por Platnick e Nelson em 1978 (Platnick & Nelson, 1984). Para exemplificar e fundamentar suas afirmações, os autores utilizaram um estudo realizado por Croizat em sua *Panbiogeography* de 1958. Analisando a distribuição de duas famílias de peixes na África, Croizat concluiu que poderia refletir sob a luz desses dados e observações, mas que perderia seu tempo se tentasse discutir os méritos desses diferentes mapas de distribuição. Ele considerou os dois mapas como parcialmente certos, reconhecendo, no entanto, que ninguém poderia os avaliar propriamente sem ter conhecimento do principal motivo da dispersão na África e no mundo (Croizat, 1958).

Descrevendo a disciplina da biogeografia por vicariância, Wiley (1980) enumerou algumas regras adotadas durante a sua aplicação:

- 1) A primeira etapa das análises é a coleta de dados de presença; a distribuição de vários táxons deve ser plotada em mapas na busca por traços generalizados;
- 2) A partir da análise dos traços, áreas de endemismo são identificadas; tais áreas de endemismo podem então ser analisadas no que diz respeito às suas interações filogenéticas, tanto da fauna quanto da flora. Neste ponto, duas perguntas são feitas: qual a interrelação entre os organismos que habitam tais áreas? Como isso relaciona a história geográfica e geológica dessas áreas?
- 3) Para responder essas questões são necessárias hipóteses de relacionamento filogenético dos organismos que habitam tais áreas.

- 4) Do conjunto de hipóteses filogenéticas, procura-se por padrões de congruência em relação às áreas. Para realizar isso, o nome taxonômico das espécies na hipótese filogenética é substituído pelo nome da área que o organismo habita, produzindo assim um cladograma de áreas.
- 5) A frequência com que as congruências completas são observadas reflete como os fatores gerais em comum afetaram a evolução e a distribuição de dois ou mais grupos de organismos.

Atualmente, os métodos utilizados para se estudar biogeografia vicariante estão bem definidos e novos modelos metodológicos são frequentemente desenvolvidos para lidar com as dificuldades de estudos em biogeografia (Almeida & Santos, 2011, p. 62).

6 RETROSPECTO & PERSPECTIVAS

A ideia de se associar padrões geográficos a padrões evolutivos (isto é, verificar a congruência entre um cladograma de táxons e um cladograma de áreas) revolucionou a forma de estudar a origem da diversidade biológica. O pensamento vicariante introduzido por Rosen, Nelson e Platnick forneceu os alicerces para uma grande variedade de métodos para estudar a biogeografia histórica (Van Veller & Zandee, 2002; Crisci, 2001; Morrone & Crisci, 1995; Avise, 2009). Esses métodos estão exemplificados no Quadro 2.

Atualmente, embora o dispersionismo também seja evocado e reconhecido como um dos fatores que explicam a distribuição das biotas, a biogeografia de vicariância fornece o arcabouço teórico para os chamados “métodos cladísticos”. Os primeiros métodos propostos repousam sobre o poder explicativo da parcimônia (Kluge & Grant, 2006; Farris, 2008). Apesar de os mesmos não terem sido amplamente explorados, novos métodos baseados em princípios probabilísticos de verossimilhança e de inferência Bayesiana têm sido propostos (Ronquist & Sanmartín, 2011). Tal mutabilidade em termos de métodos e conceitos evidencia o amadurecimento da biogeografia como ciência.

Métodos	Proponentes e aplicações
Pré-cladismo	
Centros de Origem e Dispersão	Matthew, 1915; Mayr, 1946; Simpson, 1965; Raven & Axelrod, 1974.
Panbiogeografia	Croizat, 1958, 1964; Page, 1987; Craw, 1988; Lopez-Ruf, Morrone & Hernández, 2006; Morrone, 2006; Cavalcanti & Gallo, 2008.
Biogeografia filogenética	Brundin, 1966.
Pós-cladismo	
<i>Métodos baseados em eventos</i>	
"Dispersal–vicariance analysis" (DIVA)	Ronquist, 1997
"Coevolutionary 2-dimensional cost matrix"	Ronquist & Nylin (1990)
"Reconciled trees (Maximum cospeciation)"	Page (1994a, b)
"Jungles"	Charleston (1998)
Método combinado	Posadas & Morrone (2001)
<i>Métodos baseados em padrão</i>	
Biogeografia cladística (Cladograma reduzido de áreas, Análise de componentes)	Rosen, 1978, 1979; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1988; Morrone, 1993.
Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE)	Rosen, 1988; Cracraft, 1991; Craw, 1989; Vázquez-Miranda, Navarro-Sigüenza & Morrone, 2007.
Filogeografia	Avise <i>et al.</i> , 1987; Grazziotin <i>et al.</i> , 2006; Carnaval <i>et al.</i> , 2009; Nuñez <i>et al.</i> , 2011.
Áreas ancestrais	Bremer, 1992; Ronquist, 1994; Hausdorf, 1998.
Biogeografia experimental	Haydon, Radtkey & Pianka., 1994.

Quadro 2. Métodos utilizados em Biogeografia Histórica pré e pós-conceito cladístico.

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer ao professor Carlos Augusto Figueiredo pelos ensinamentos em sua disciplina de Biogeografia na Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), que foi moti-

vadora desse trabalho. Agradecemos também às agências de fomento, CNPq e CAPES, que concedem bolsa aos dois autores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, Eduardo A. B.; SANTOS, Charles Morphy. *Lógica da Biogeografia de vicariância*. Vol. 1, Pp. 53-62, in: CARVALHO Cláudio J. B.; ALMEIDA, Eduardo A. B. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Rocca, 2011.
- AUSTIN, Jeremy J.; ARNOLD, Edwin N.; JONES, Carl G. Reconstructing an island radiation using ancient and recent DNA: the extinct and living day geckos (*Plesiuma*) of the Mascarene island. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**: 109-122, 2004.
- AVISE, John C. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, **36**: 3-15, 2009.
- AVISE, John C.; ARNOLD, Jonathan; BALL, R. Mantin; BERMINGHAM, Eldredge; LAMB, Trip; NEIGEL, Joseph E.; REEB, Carol A.; SAUNDERS, Nancy C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 489-522, 1987.
- BELL, Rayna C.; BRASILEIRO, Cinthia A.; HADDAD, Celio F. B.; ZAMUDIO, Kelly R. Evolutionary history of *Scinax* treefrogs on land-bridge island in south-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, **2708**: 1-10, 2012.
- BENTON, Michael J.; CSIKI, Zoltan; GRIGORESCU, Dan; REDELSTORF, Ragna; SANDER, P. Martin; STEIN, Koen; WEISHAMPEL, David B. Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hateg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **293**(3-4): 2010.
- BREMER, Kare. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, **14**: 436-445, 1992.
- BRIGGS, John C. Panbiogeography: its origin, metamorphosis and decline. *Russian Journal of Marine Biology*, **33**(5): 273-77, 2007.
- BROWN, James H.; LOMOLINO, Mark V. *Biogeografia*. Trad. Iulo Feliciano Afonso. 2ªed. rev. e ampl. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006.

- BRUNDIN, Lars. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Hep- tagyiae. *Kongliga Svenska Vetenskaps Academiens nya Handlingar*, **11**(4): 1-472, 1966.
- DE CANDOLLE, Augustin Pyramus. *Géographie botanique*. Vol. 18, Pp. 359-422, in: CUVIER, Frédéric (ed.). *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. Paris: Levrault, 1820.
- CARNAVAL, Ana Carolina; HICKERSON, Michael J.; HADDAD, Célio F. B.; RODRIGUES, Miguel T.; MORITZ, Craig. Stability predicts genetic diversity in the brazilian atlantic forest hotspot. *Science*, **323**(6): 785-789, 2009.
- CAVALCANTI, Muro J.; GALLO, Valeria. Panbiogeographical analysis of distribution patterns in hagfishes (Craniata: Myxiniidae). *Journal of Biogeography* **35**: 1258-1268, 2008.
- CHARLESTON, M. A. Jungles: A new solution to the host/parasite phylogeny reconciliation problem. *Mathematical Bioscience*, **149**: 191-223, 1998.
- CRACRAFT, John. Patterns of diversification within continental biotas: hierarquical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*, **4**: 211-227, 1991.
- CRAW, Robin. C. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Systematic Zoology*, **31**: 304-316, 1982.
- . Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Systematic Zoology*, **32**: 431-438, 1983.
- . Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. Pp. 405-435, in: MYERS, A.; GILLER, P. (ed.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London: Chapman & Hall, 1988.
- . New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology*, **16**: 527-547, 1989.
- CRAWFORD, Andrew J.; SMITH, Eric N. Cenozoic biogeography and evolution in direct-developing frogs of Central America (Lep- todactylidae: *Eleutherodactylus*) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **35**: 536-555, 2005.

- CRISCI, Jorge V. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**: 157-168, 2001.
- CROIZAT, Léon. *Panbiogeography*. Caracas: [Publicado pelo autor], 1958.
- . *Space, time, form: The biological synthesis*. Caracas: [Publicado pelo autor], 1964.
- CROIZAT, Léon; NELSON, Gareth. J.; ROSEN, Donn. E. Centers of Origin and Related Concepts. *Systematic Zoology*, **23**: 265-87, 1974.
- DARWIN, Charles R. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859.
- DIETZ, Robert. S.; HOLDEN, John. C. The breakup of Pangea. *Scientific American*, **223**: 30-41, 1970.
- EBACH, Malte C.; HUMPHRIES, Christopher J. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, **29**: 427-444, 2002.
- FARRIS, Jame S. Parsimony and explanatory power. *Cladistics*, **24**: 825-847, 2008.
- FERNANDEZ, Fernando. *O poema imperfeito: crônicas de biologia, conservação da natureza e seus heróis*. 2ª Ed. Curitiba: Editora da UFPR, 2004.
- GRAZZIOTIN, Felipe G.; MONZEL, Markus; ECHEVERRIGARAUY, Sergio; BONATO, Sandro L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, **15**: 3969-3982, 2006.
- HAUSDORF, Bernhard. Weighted ancestral area analysis and a solution of the redundant distribution problem. *Systematic Biology*, **47**: 445-456, 1998.
- HAYDON, Daniel T., RADTKEY, Ray R.; PIANKA, Eric R. Experimental biogeography: interactions between stochastic, historical, and ecological processes in a model archipelago. Pp. 117-130, in: RICKLEFS, Robert E.; SCHLUTER, Dolph (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago: University Chicago Press, 1994.

- HEADS, Michael. Evolution and biogeography of primates: a new model based on molecular phylogenetics, vicariance and plate tectonics. *Zoologica Scripta*, **39**(2): 107-121, 2009.
- HENNIG, Willi. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutcher Centralverlag, 1950.
- . *Phylogenetic systematics*. Urbana: The University of Illinois Press, 1966.
- KLUGE, Arnold G.; GRANT, Taran. From conviction to anti-superfluity: old and new justifications of parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics*, **22**: 276-288, 2006.
- LÓPEZ-RUF, Mónica; MORRONE Juan, J.; HERNÁNDEZ, E. P. Patrones de distribución de las Naucoridae argentinas (Insecta: Hemiptera). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **65**(1-2): 111-121, 2006.
- MATTHEW, William D. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Science*, **24**: 171-318, 1915.
- MAYR, Ernst. History of the North American bird fauna. *Wilson Bulletin*, **58**: 3-41, 1946.
- MORRONE, Juan J. Beyond binary oppositions. *Cladistics*, **9**: 437-438, 1993.
- . El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista da Sociedad Entomológica Argentina*, **61**: 1-14, 2002.
- . Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, **48**(2): 149-162, 2004.
- . Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**: 467-494, 2006.
- MORRONE, Juan J.; CRISCI, Jorge V. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 37-401, 1995.
- NELSON, Gareth J. Historical Biogeography: an alternative formalization. *Systematic Zoology*, **23**: 555-558, 1974.
- . From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of Historical Biology*, **11**(2), 269-305, 1978.
- NELSON, Gareth J.; PLATNICK, Norman I. A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, **30**(5): 339-343, 1980.

- . *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.
- . *Biogeography*. Burlington, N.C.: Scientific Publications Department/Carolina Biological Supply Co., 1984.
- NIHEI, Sívio S. *Biogeografia cladística*. Vol. 1, in: CARVALHO, Cláudio J. B.; ALMEIDA, Eduardo A. B. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Rocca, 2011.
- NUÑEZ, José J.; WOOD, Nicole K.; RABANAL, Felipe E.; FONTANELLA, Frank M.; SITES, Jack W. Jr. Amphibian phylogeography in the Antipodes: refugia and postglacial colonization explain mitochondrial haplotype distribution in the Patagonian frog *Eupsophus calcaratus* (Cycloramphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**: 343-352, 2011.
- PAGE, Roderic D. M. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology*, **36**: 1-17, 1987.
- . Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, **10**: 155-173, 1994 (a).
- . Maps between trees and cladistic of historical associations among genes, organisms and areas. *Systematic Zoology*, **10**: 155-173, 1994 (b).
- PERCEQUILLO, Alexandre R.; WEKSLER, Marcelo; COSTA, Leonora P. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **161**: 357-390, 2011.
- PLATNICK, Norman I. Drifting Spiders or Continents? Vicariance Biogeography of the Spider Subfamily Laroniinae (Araneae: Gnaphosidae). *Systematic Zoology*, **25**(2): 101-109, 1976.
- PLATNICK, Norman I.; NELSON Gareth J. A Method of Analysis for Historical Biogeography. *Systematic Zoology*, **27**: 1-16, 1978.
- . Composite areas in vicariance biogeography. *Systematic zoology*, **33**: 328-335, 1984.
- POSADAS, Paula; CRISCI, Jorge V.; KATINAS Liliana. Historical Biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, **66**: 389-403, 2006.
- POSADAS, Paula; MORRONE, Juan J. Biogeografía cladística de la subregión subantártica: un análisis basado en taxones de la familia

- curculionidae (Insecta: Coleoptera). Pp. 267-271, *in*: LLORENTE-BOUSQUETS, Jorge.; MORRONE, Juan J. (eds.). *Introducción a la biogeografía en latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México, D. C.: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Unam, 2001.
- RAVEN, Peter H.; AXELROD, Daniel I. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **61**: 539-673, 1974.
- RONQUIST, Fredrick. Ancestral areas and parsimony. *Systematic Biology*, **43**: 267-274, 1994.
- . Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46**: 195-203, 1997.
- RONQUIST, Fredrick; NYLIN, Sören. Process and pattern in the Evolution of species associations. *Systematic Zoology*, **39**: 323-344, 1990.
- RONQUIST, Fredrick; SANMARTÍN, Isabel. Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**: 441-64, 2011.
- ROSEN, Brian R. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. Pp 437-481, *in*: MYERS, A.; GILLER, P. (eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. London: Chapman and Hall, 1988.
- ROSEN, Donn E. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **162**: 267-376, 1979.
- . Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic zoology*, **27**: 159-88, 1978.
- SANTOS, Charles Morphy Dias dos; AMORIM, Dalton de Souza. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **47**(4): 63-73, 2007.
- SIMPSON, Gaylord G. History of the fauna of Latin America. Pp 167–208, *in*: SIMPSON, G. *The Geography of Evolution*. Philadelphia: Chilton Books, 1965.
- TURELLI, Michael; BARTON, Nicholas H.; COYNE, Jerry A. Theory and speciation. *Trends in ecology and evolution*, **16**(7): 330-343, 2001.

- VALLINOTO, Marcelo; SEQUEIRA, Fernando ; SODRÉ, Davidson; BERNARDI, José A.R.; SAMPAIO, Iracilda; SCHNEIDER, Horácio. Phylogeny and biogeography of the *Rhinella marina* species complex (Amphibia, Bufonidae) revisited : implications for Neotropical diversification hypotheses. *Zoologica Scripta*, **39**(2): 128-140, 2009.
- Van VELLER, Marco G. P. ; ZANDEE, Rino. Mise en évidence de méthodologies vicariantes en biogéographie de la vicariance. *Biosystema, Systematique et biogéographie*, **20**: 7-14, 2002.
- VÁZQUEZ-MIRANDA, Hernán; NAVARRO-SIGÜENZA, Adolfo G.; MORRONE, Juan J. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean basin islands: a parsimony perspective. *Cladistics*, **23**: 180-200, 2007.
- WALLACE, Alfred Russel. *Island Life, or the Phenomena and Causes of the Insular Faunas and Floras*. 2nd edition. London: Macmillan, 1892.
- WEGENER, Alfred. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig: Vieweg & Sohn, 1915.
- WEKSLER, Marcelo; LANIER, Hayley C; OLSEN, Link E. Eastern Beringian biogeography: historical and spatial genetic structure of singing voles in Alaska. *Journal of Biogeography*, **37**: 1414-1431, 2010.
- WIENS, John J. Estimating rates and patterns of morphological evolution from phylogenies: lessons in limb lability from Australian *Lerista* Lizards. *Journal of Biology*, **8**(19): 1-4, 2009.
- WILEY, Edward O. Phylogenetic Systematics and Vicariance Biogeography. *Systematic Botany*, **5**(2): 194-220, 1980.
- . Vicariance Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 513-542, 1988.

Data de submissão: 02/11/2012.

Aprovado para publicação: 05/12/2012.