

História Biogeográfica da Mata Atlântica | Opiliões (Arachnida) como Modelo para sua Inferência

16

Marcio Bernardino DaSilva
Ricardo Pinto-da-Rocha
Adriano Medeiros de Souza

Introdução

Mata Atlântica e sua regionalização ecológica

Antes do início da devastação e conseqüente fragmentação da Mata Atlântica, iniciada há cinco séculos com a chegada dos colonizadores europeus, esse bioma cobria quase toda a costa leste do Brasil, desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul. Na porção meridional, alcança a bacia do Rio Paraná e, do centro ao norte, é limitada pelo Cerrado e Caatinga. Essa grande extensão determina ampla variação nas suas características, desde uma floresta muito úmida próxima ao litoral a uma mais seca no interior; de uma floresta sempre quente nas menores latitudes a uma com invernos rigorosos nos seus limites ao sul. Toda essa variação geográfica faz com que a Mata Atlântica apresente “muitas florestas”, ou seja, fisionomias muito diferentes entre porções desse bioma. Na porção leste, próxima ao litoral, está a floresta Ombrófila Densa, caracterizada pela ausência de estação seca, isto é, umidade alta durante o ano inteiro.

As encostas do Planalto Atlântico voltadas para o mar, conhecidas genericamente na parte sul como Serra do Mar, e a Serra da Mantiqueira, mais ao interior, retêm boa parte da umidade vinda do oceano e provocam as chuvas orográficas¹, além das chuvas de monções no verão, vindas do norte do continente²; estas são as principais mantenedoras das condições climáticas para essa floresta mais desenvolvida e exuberante. Adjacentes à Floresta Ombrófila, também existem ecossistemas mais relacionados com as característi-

cas físicas típicas de ambientes costeiros, como os manguezais e as restingas.

Em direção ao interior, observa-se a redução da umidade dos ecossistemas da Mata Atlântica, e existe um amplo gradiente fisionômico da floresta Estacional Semidecidual, que, aos poucos, torna-se a zona de contato com o domínio do Cerrado. Essa floresta é caracterizada pelo inverno bem mais seco e se apresenta como uma floresta sazonal e menos desenvolvida. Mais ao sul, principalmente no Paraná, a floresta do interior (conhecida como Floresta Mista) também exibe características distintas, pela presença marcante do pinheiro-do-Paraná, *Araucaria angustifolia*, espécie cujo gênero sempre ocorre em regiões mais frias ou temperadas na América do Sul. Essa formação, marcada pela ocorrência da *Araucaria*, também ocorre mais ao norte em grandes altitudes (acima de 1.200 m) até o sul de Minas Gerais, onde o frio do inverno determina as condições para o desenvolvimento dessa fisionomia diferenciada¹. Mesmo nas encostas voltadas para o mar, a zonação altitudinal das serras também se reflete em fisionomias distintas, desde as florestas de planícies, passando pela Submontana e a Montana; esta última está acima de 800 m de altitude e, em muitos pontos, transformam-se em vegetações abertas, como campos de altitudes. No caso das florestas de planície da Mata Atlântica, elas alcançam maior extensão no nordeste brasileiro, onde são conhecidas como Florestas de Tabuleiros, e apresentam características físicas diferenciadas pela sua origem e desenvolvimento sobre terreno sedimentar marinho em grande extensão na região¹.

Toda essa zonação ecológica reflete processos físicos atuantes cotidianamente ou, pelo menos, anualmente na flores-

ta. É evidente que esses processos determinam diferenças na composição das espécies entre uma e outra fisionomia. Por exemplo, ao traçar um transecto das florestas mais úmidas da costa em direção a uma floresta mais seca no interior, observa-se grande variação entre as espécies vegetais e animais (esta última menor) de um local a outro, em particular entre os extremos. O mesmo acontece ao comparar a diferença entre a composição de espécies de qualquer grupo taxonômico entre as matas de planície em direção às matas de altitude. Sobre o primeiro exemplo, Oliveira-Filho e Fontes³ demonstraram que existe um contínuo na substituição de espécies de árvores entre as duas fisionomias, do litoral ao interior, e que a floresta Semidecidual é formada majoritariamente por uma fração das espécies encontradas na floresta Ombrófila, as mais resistentes à estação seca. No caso da transição para a altitude, os padrões de substituição de espécies também são graduais, e, em geral, nas áreas mais altas ocorrem as espécies mais generalistas (também presentes nas partes baixas) a condições físicas diferentes, obedecendo aos padrões gerais de distribuição de espécies em gradientes climáticos⁴.

Entretanto, existem outros padrões de distribuição das espécies que vivem na Mata Atlântica. As espécies que se distribuem em todo o bioma ou em alguma das fisionomias já citadas apresentam limitações de distribuição provavelmente relacionadas com as condições físicas, que são facilmente observáveis nos dias de hoje – por exemplo, a alta umidade em contraste com a maior aridez da diagonal seca formada por caatinga e cerrado. Por outro lado, existem milhares de espécies endêmicas de áreas relativamente menores, limitadas por processos históricos, ainda não esclarecidos por completo.

A Mata Atlântica é um bioma complexo, e muitas questões sobre sua biodiversidade podem ser levantadas. Desde sua origem, quais teriam sido os grandes acontecimentos que resultaram nos endemismos e em sua diversidade? Por meio de distribuições não relacionadas apenas ao clima atual, é possível inferir outros processos que determinaram a distribuição das espécies, e podem-se propor hipóteses sobre a história do bioma. Este capítulo pretende contar o pouco do que se sabe dessa história. Primeiramente, será apresentada uma hipótese de sua origem e como ela se isolou de outros biomas florestais e tornou-se uma unidade biogeográfica. Em seguida, será sumarizado o conhecimento sobre seus endemismos, suas subáreas e as divisões históricas mais importantes. Serão discutidos, ainda, os principais processos que podem ter influenciado mais significativamente na alta diversificação de espécies e endemismos comuns em florestas tropicais. Por último, será demonstrado como estudos sobre opiliões estão ajudando a compreender o passado de um dos mais importantes *hot spots* para a conservação da biodiversidade do mundo, a Mata Atlântica.

Origens e relações históricas com outras áreas

Morley⁵ exibiu uma síntese de como teriam surgido e se desenvolvido as florestas tropicais, que está resumida a seguir,

com foco na Mata Atlântica. Até o fim do Cretáceo (aproximadamente 65 Maa), não havia condições para a existência de florestas tropicais como a Mata Atlântica em nenhum lugar do mundo. Isso porque, àquela época, o clima era bem mais seco do que o atual e do que se seguiu durante o Terciário (a partir de 65 Maa). Além disso, as angiospermas ainda não haviam se diversificado e dominado ecossistemas florestais tropicais. A partir de 80 Maa, houve rápida diversificação das angiospermas, com primeiro aparecimento no registro fóssil de famílias de árvores tropicais importantes, como *Palmae*, *Bombacaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Meliaceae* e *Rutaceae*, e de sementes relativamente grandes, com muito endosperma, próprias de florestas com dossel fechado. Essa diversificação coincidiu com o estabelecimento de um clima bastante úmido e zonação latitudinal. Naquela época, o continente sul-americano já se encontrava bastante distanciado da África, em sua deriva em direção oeste, e o Oceano Atlântico se alargava. Essas evidências indicam a provável existência de uma antiga floresta tropical na costa leste da América do Sul, como uma Mata Atlântica ancestral⁵. O Cretáceo terminou com grande evento de extinção da biota terrestre, provavelmente causado pelo choque de um meteorito no atual México há 65 Maa. Esse evento resultou na extinção da megafauna dos dinossauros e de cerca de 40% das espécies de plantas. Entretanto, no final do Paleoceno e início do Eoceno (pouco mais de 50 Maa), o clima predominantemente quente e úmido favoreceu a recuperação da diversidade das angiospermas. Muitas novas espécies de plantas surgiram, e, assim, foi garantida a manutenção de florestas úmidas na América do Sul⁵.

Provavelmente nessa época essas florestas eram contínuas do Pacífico ao Atlântico e ainda eram mais extensas que as atuais durante o Mioceno Médio (16 a 10 Maa)⁵. Contudo, a partir do Plioceno (aproximadamente 5 Maa), com o esfriamento e ressecamento global e os ciclos glaciais-interglaciais que permanecem até hoje, houve expansão de áreas abertas savânicas e secas, representadas majoritariamente na América do Sul pela “Diagonal de formações abertas”, formada pelos biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco (ver Capítulo 9). O aparecimento dessa diagonal seca separou definitivamente a Mata Atlântica das outras florestas sul-americanas e deu início à evolução isolada do bioma. Esse isolamento resultou em alto nível de endemismo, chegando a 54% das espécies de árvores⁶, 60% de anfíbios⁶ e 97,5% de opiliões⁷, o que demonstra a alta diversificação que ocorreu dentro de seus limites.

A biota da Mata Atlântica é composta de táxons de diferentes origens biogeográficas. Grande parte dos estudos que analisaram as relações históricas da Mata Atlântica aponta para uma relação biogeográfica mais próxima desta com a biota da Floresta Amazônica, em particular a porção sudeste desse bioma⁸⁻¹⁰. Alguns outros estudos mostram relação mais próxima com o componente florestal do cerrado, por meio de florestas de galeria¹¹⁻¹³, ou da parte meridional da Mata Atlântica com áreas dos Andes, em especial as áreas mais altas, relacionadas com a presença de *Araucaria angustifolia*, ou mesmo com o sudoeste da Amazônia¹. Essas

relações com a Floresta Amazônica e florestas residuais no Cerrado são explicadas pela possível ligação passada dos dois blocos de floresta em épocas mais úmidas, principalmente no Mioceno Médio (16 Maa). Além disso, após a separação dessas florestas e a expansão da vegetação aberta, provavelmente continuou acontecendo intercâmbio de espécies por dispersão pelas manchas e corredores florestais, principalmente as matas de galerias. No caso das florestas com araucária e na relação com os Andes, houve períodos de avanço dessa biota (originada nas áreas temperadas) para o norte em épocas mais frias, como durante as glaciações cíclicas ocorridas desde o final do Terciário (aproximadamente 10 Maa).

A partir desse contexto de isolamento da floresta e a diferenciação da sua biota, quais teriam sido os principais processos que resultaram na alta diversificação observada nos dias de hoje e onde eles teriam ocorrido na história do bioma?

Endemismos e relações internas

Uma das formas para se inferir a história biogeográfica da Mata Atlântica como um todo é procurar por padrões distribucionais atuais que se repetem em diversos táxons (ver Capítulo 3). Analisando as distribuições da maioria das espécies animais e vegetais da Mata Atlântica, observa-se que os táxons são restritos a alguma porção menor do bioma. Morrone¹⁴ buscou padronizar uma classificação biogeográfica fundamentada em padrões de endemismo criados pela análise conjunta de vários grupos biológicos. Nessa classificação, a Mata Atlântica está inserida no domínio Parana, dividida em três províncias¹⁴: Atlantic, que inclui as florestas de encosta e planície do Rio Grande do Norte a Santa Catarina; Parana Forest, que compreende as florestas de planalto e está relacionada com a Bacia do Rio Paraná; e *Araucaria* forest, formada pelas florestas mistas de planalto do Paraná e Santa Catarina. Essa classificação resgata as principais fisionomias do bioma, que se reproduz na distribuição de grupos taxonômicos diferentes¹⁴. Entretanto, existem padrões de endemismo para a Mata Atlântica diferentes dessa proposta, mais restritos e/ou discordantes, que serão discutidos a seguir.

As propostas de divisão em áreas de endemismo convergem para a presença de quatro áreas, mas os limites não são os mesmos de estudo para estudo (Figura 16.1). Três delas são subdivisões da província Atlantic, de Morrone¹⁴: uma área tem centro em Pernambuco (p. ex., Amorim e Pires⁸, com primatas e dípteros; Müller¹⁵, com anfíbios, répteis, aves e mamíferos; Costa *et al.*¹⁶, com mamíferos), uma tem centro no sul da Bahia (p. ex., Prance¹⁷, com plantas lenhosas; Silva e Casteleti¹⁸, com aves, primatas e borboletas) e uma é relacionada com a Serra do Mar^{15,17,18}. A quarta área relaciona-se às florestas de araucária, podendo alcançar áreas a oeste do Rio Paraná^{8,14} (Figura 16.1).

Para entender as implicações históricas desses padrões de endemismo ou como foram criadas essas áreas de endemismo, é de suma importância analisar a história filogenética dos grupos biológicos que vivem na Mata Atlântica,

ou seja, caso se assuma que duas espécies têm um ancestral mais recente que aquele compartilhado com uma terceira espécie, pode-se inferir que as áreas em que as duas primeiras habitam poderiam ter uma história comum mais recente. Caso se observe repetição nesses padrões de distribuição e filogenia, podem-se inferir padrões gerais, que, em última instância, podem ajudar a reconstruir a história da floresta como um todo. Amorim e Pires⁸ fizeram uma análise biogeográfica usando distribuições e filogenias de primatas (Callitrichidae) e dípteros (Sciaridae e Ditomyiidae) e tiveram como resultado uma divisão principal do bioma, a mais antiga divisão detectada, no Vale do Rio Doce (Espírito Santo). Seis áreas de endemismo foram delimitadas⁸: três ao norte e três ao sul da divisão principal, congruentes em seus limites mais amplos com as delimitações citadas anteriormente (Figura 16.1). Outros trabalhos também têm apontado essa região do Espírito Santo como importante divisor de áreas biogeográficas^{15,17,19}, incluindo os trabalhos de filogeografia de Pellegrino *et al.*²⁰, Cabanne *et al.*²¹ e Thomé *et al.*²², por exemplo, que têm estimado entre 130 mil a 16 milhões de anos as disjunções de espécies de aves, lagartos e anuros. A porção média da Bahia, nas regiões do vale do Rio Jequitinhonha à Baía de Todos os Santos, também tem aparecido em alguns trabalhos como importante divisor de áreas^{9,15,17,19,20,23}.

A divisão de biotas norte-sul do bioma também é marcada pela presença de fisionomias xeromórficas chegando à costa, o que resulta na interrupção das florestas úmidas no litoral, no norte do Rio de Janeiro e na porção de baixa altitude do Espírito Santo, do Rio Paraíba do Sul ao Rio Doce¹. Além dos trabalhos citados^{8,9}, não se conhecem outras hipóteses biogeográficas gerais que abranjam toda a Mata Atlântica ou a maior parte dela. Cabe destacar que, apesar disso, os processos que teriam sido mais importantes para a especiação nessa floresta e em florestas tropicais como um todo têm sido muito debatidos²³⁻²⁵.

Processos de diversificação

Têm sido desenvolvidos diversos modelos de especiação e diversificação das florestas neotropicais que buscam explicar a notável diversidade desses ecossistemas e, com mais detalhes, os padrões de distribuição e endemismo de sua biota. O modelo dos refúgios florestais pleistocênicos foi muito popular e amplamente utilizado no final do século^{26,27}. De acordo com esse modelo, as oscilações climáticas e a redução das florestas durante as glaciações ocorridas principalmente durante o Pleistoceno (começou há 2 Maa) teriam criado refúgios onde as populações em isolamento poderiam especiar e, em períodos interglaciais, hibridizar ou se misturar a espécies provenientes de diferentes refúgios. Whitmore e Prance²⁷ utilizaram distribuições de aves, borboletas e plantas e empregaram esse modelo para propor que centros de endemismo encontrados na Região Neotropical teriam resultado de especiação nesses refúgios. A maioria dos estudos que aceitam e empregam o modelo dos refúgios na porção centro-leste da América do Sul, porém, concentrou-se na Região Amazônica. Em mui-

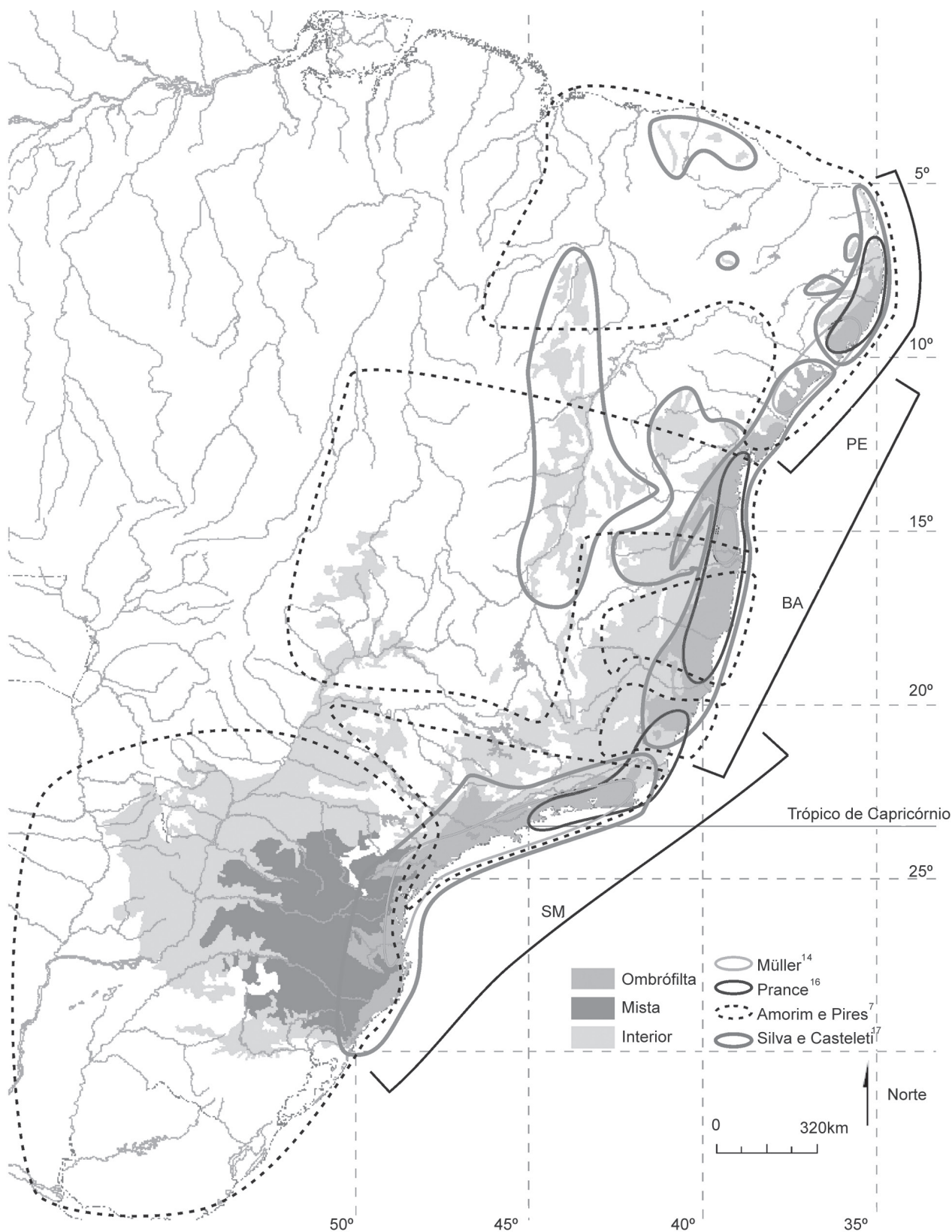


Figura 16.1 Quatro propostas de áreas de endemismo sobrepostas às principais fisionomias da Mata Atlântica (florestas ombrófilas, mistas e estacionais ou do interior). As propostas indicam, em geral, as áreas Pernambuco (PE), Bahia (BA) e Serra do Mar (SM), embora seus limites sejam pouco coincidentes. Os limites das áreas de Silva e Casteleti¹⁸ acompanham as linhas das fisionomias e manchas florestais. As propostas de Amorim e Pires⁸ e Müller¹⁵ e Prance¹⁷ são representadas de modo similar aos limites propostos originalmente.

tos desses trabalhos, o uso acrítico e monótono do modelo deu origem a explicações inconsistentes, como o pouco tempo para criar tantas especiações desde o Pleistoceno ou a existência de padrões biogeográficos diferentes daqueles apontados como resultado de especiação em refúgios.

Atualmente, há uma tendência de buscar a interação de diversos modelos que se complementam na formulação de hipóteses sobre a história dessas biotas, incluindo mudanças geológicas, climáticas e vegetacionais, que teriam criado relações bastante complexas entre as áreas²⁴. Lara *et al.*²⁵ sintetizaram as principais hipóteses ou modelos de diversificação propostos para as florestas tropicais. Além da Hipótese dos Refúgios, os autores discutiram o papel de mais dois modelos que também se baseiam em especiação alopátrica: a Hipótese de Isolamento em Montanhas, em que as florestas teriam seus centros de diversificação em áreas montanhosas e de altitude, e a Hipótese de Rios como Barreiras, em que o aparecimento ou a presença dos grandes rios serviriam como barreiras que favorecem as especiações. Uma quarta hipótese baseia-se em especiação parapátrica, a Hipótese dos Gradientes Ecológicos, na qual nos gradientes ambientais, como em ecótonos ou diferenças altitudinais ao longo do mesmo bioma, ocorreria seleção divergente e consequente especiação.

Carnaval *et al.*^{23,28} modelaram distribuições da Mata Atlântica com climas presentes e passados (6 e 21 mil anos atrás) para procurar por áreas de maior estabilidade do bioma e por importantes disjunções históricas e compararam o resultado com a filogeografia de anuros e padrões gerais da literatura. Eles demonstraram que a região sul da Floresta é mais instável (tendo reduzido muito em épocas mais secas), que grandes áreas da Bahia e Pernambuco teriam sido regiões mais estáveis e que barreiras encontradas em outros estudos podem ser relacionadas com redução das florestas úmidas. Além disso, as estimativas das histórias demográficas, desses e outros trabalhos^{29,30}, mostraram recentes expansões populacionais, o que corrobora a Hipótese dos Refúgios. Por outro lado, as datações têm sido, em geral, mais antigas que o Pleistoceno (chegando a 22 Maa²⁰).

Entretanto, a procura por padrões repetitivos, seja nas distribuições das espécies, delimitando áreas de endemismo, ou em hipóteses de relacionamento entre as áreas sobre uma base filogenética, é essencial para a proposição de modelos de diversificação para as florestas neotropicais como um todo. Na próxima parte do capítulo, será mostrado como o estudo desses aspectos da biogeografia de opiliões pode ajudar a evidenciar as principais áreas históricas da Mata Atlântica e propor processos que tenham sido importantes para a diversificação da biota nas florestas tropicais.

Biogeografia histórica dos opiliões

A ordem de aracnídeos Opiliones tem-se demonstrado como bom objeto para o estudo da biogeografia histórica, especialmente na Mata Atlântica, onde existe a maior diversidade de espécies do grupo no mundo. São mais de 600 espécies descritas para esse bioma, entre as 900 registradas

no Brasil⁶ e muitas novas que têm sido descobertas nos últimos anos. As espécies de opiliões, em geral, distribuem-se em áreas bastante restritas, normalmente limitadas a uma única cadeia de montanhas, e mostram um alto grau de endemismo, maior que o observado para a maioria dos grupos biológicos⁷.

Algumas características dos opiliões provavelmente favoreceram esse alto grau de isolamento e diversificação. Em geral, esses animais são, em especial, higrófilos, tendo dificuldades fisiológicas para evitar perda de água e apresentando comportamento críptico para compensá-la. Os opiliões têm uma capacidade de dispersão relativamente baixa em ambientes com vegetação aberta, onde a perda de água os impede de viver. Na Mata Atlântica, tais características restringem esses animais a *habitats* com alta umidade, de preferência a uma floresta mais madura e pouco alterada³¹. Alguns trabalhos também têm demonstrado alta filopatria de opiliões nesse bioma³². Portanto, qualquer processo que separe manchas florestais por tempo suficiente para especiação, como tectonismo, aparecimento de rios, aridez nas épocas das glaciações ou mudanças da fisionomia vegetal, afeta fortemente a fauna de opiliões. Mesmo após uma junção posterior desses isolados florestais, em muitos casos as áreas de distribuição se expandiriam relativamente pouco.

Gonyleptidae é a família mais importante de opiliões da Mata Atlântica, com oito subfamílias restritas a esse bioma e outras três predominantes na floresta. Essas 11 subfamílias somam mais de 200 espécies descritas. Outras famílias que ocorrem na Mata Atlântica, principalmente na porção norte, como Cosmetidae, Stygnidae e outras menores, têm sua maior diversidade em outros biomas e regiões biogeográficas neotropicais. Alguns desses táxons passaram por revisões sistemáticas recentes, o que é critério significativo para seu uso confiável em biogeografia, já que a taxonomia dos opiliões, em geral, permanece bastante confusa, e sua fauna pouco conhecida. Entretanto, tomou-se o cuidado de usar táxons em que houvesse boa confiabilidade quanto aos limites de suas espécies. Além disso, apenas os trabalhos recentes apresentam hipóteses de relações filogenéticas em nível de espécies. Foram incluídos neste capítulo os dados de distribuição de seis famílias, de subfamílias e gêneros recentemente revisados, todos com espécies restritas à Mata Atlântica (Quadro 16.1 e Figura 16.2).

A seguir serão apresentados novos dados com resultados inéditos. A presente análise apresenta um maior número de espécies de opiliões e maior abrangência na Mata Atlântica em relação às publicações anteriores⁷.

Áreas de endemismo

A primeira parte da análise utiliza as distribuições de cada uma das espécies para que se busque coincidência entre elas em seguida (ver Capítulo 3). Se duas ou mais espécies apresentam distribuições sobrepostas ou são extensivamente simpátricas, podem-se criar hipóteses de áreas de endemismo. Se existe essa congruência entre as distribuições das espécies, tem-se a evidência de que houve algum processo

Quadro 16.1 Táxons incluídos nas análises, com os respectivos trabalhos sistemáticos em que foi baseada a nomenclatura⁴¹⁻⁵⁶. Os que apresentam o sinal “*” foram aqueles táxons cujas filogenias foram usadas na Biogeografia Cladística; números entre parênteses indicam que o táxon correspondente tem espécies que ocorrem em outros biomas, e não na Mata Atlântica.

| Táxon | Número de espécies analisadas | Trabalhos que descreveram ou revisaram o táxon |
|---|-------------------------------|--|
| Cosmetidae | | |
| <i>Cynorta</i> | (1) | Kury ⁴¹ |
| <i>Metavononoides</i> Mello-Leitão, 1923 | 17 | Ferreira ⁴² |
| Escadabiidae | | Kury ⁴¹ |
| <i>Baculigerus</i> H. Soares, 1979 | 1 | |
| Escadabiidae sp. | 1 | |
| <i>Escadabius</i> Roewer, 1949 | 3 | |
| <i>Jim</i> H. Soares, 1979 | 1 | |
| <i>Recifesius</i> H. Soares, 1978 | 1 | |
| Gonyleptidae | | |
| Bourguyiinae* | | Yamaguti e Pinto-da-Rocha ⁴³ |
| <i>Asarcus</i> Kollar in Koch, 1839 | 2 | |
| <i>Bourguyia</i> Mello-Leitão, 1923 | 5 | |
| Caelopyginae* | | Pinto-da-Rocha ⁴⁴ |
| <i>Ampheres</i> Mello-Leitão, 1922 | 3 | |
| <i>Arthrodes</i> Kollar in Koch, 1839 | 1 | |
| <i>Caelopygus</i> Perty, 1833 | 2 | |
| <i>Garatiba</i> Pinto-da-Rocha, 2002 | 1 | |
| <i>Metampheres</i> Roewer, 1913 | 1 | |
| <i>Metarthrodes</i> Roewer, 1913 | 7 | |
| <i>Pristocnemis</i> Kollar in Koch, 1839 | (5) | |
| <i>Thereza</i> Roewer, 1913 | 3 | |
| Goniosomatinae* | | DaSilva e Gnaspini ⁴⁵ |
| <i>Acutisoma</i> Roewer, 1913 | 4 | |
| <i>Goniosoma</i> Perty, 1833 | 13 | |
| <i>Heteromitobates</i> Sørensen, 1884 | 6 | |
| <i>Mitogoniella</i> Perty, 1833 | 4 | |
| <i>Pyatan</i> DaSilva, Stefanini-Jim e Gnaspini, 2009 | 1 | |
| <i>Serracutisoma</i> Mello-Leitão, 1922 | 11 | |
| Gonyleptinae | | |
| <i>Mischonyx</i> Bertkau, 1880 | 10 | Vasconcelos ⁴⁶ |
| Hernandariinae* | | DaSilva e Pinto-da-Rocha ⁴⁷ |
| <i>Acrogonyleptes</i> Roewer, 1917 | 6 | |
| <i>Hernandaria</i> Sørensen, 1884 | 5 | |
| <i>Multumbo</i> Roewer, 1927 | 2 | |
| <i>Piassagera</i> Roewer, 1928 | 1 | |
| <i>Pseudotrogulus</i> Roewer, 1932 | 4 | |

(Continua)

Quadro 16.1 Táxons incluídos nas análises, com os respectivos trabalhos sistemáticos em que foi baseada a nomenclatura⁴¹⁻⁵⁶. Os que apresentam o sinal “*” foram aqueles táxons cujas filogenias foram usadas na Biogeografia Cladística; números entre parênteses indicam que o táxon correspondente tem espécies que ocorrem em outros biomas, e não na Mata Atlântica. (continuação)

| Táxon | Número de espécies analisadas | Trabalhos que descreveram ou revisaram o táxon |
|---|-------------------------------|---|
| Heteropachylinae* | | Mendes ⁴⁸ |
| <i>Heteropachylus</i> B. Soares e H. Soares, 1974 | 5 | |
| <i>Magnispina</i> Mendes, 2011 | 1 | |
| <i>Pseudopucroliia</i> (Roewer, 1943) | 4 | |
| Mitobatinae | | |
| <i>Discocyrtoides</i> Mello-Leitão, 1922 | 1 | Kury ⁴¹ |
| <i>Encheiridium</i> Mello-Leitão, 1941 | 3 | Kury ⁴¹ |
| <i>Ischnotherus</i> Kury, 1989 | 2 | Kury ⁴¹ |
| <i>Longiperna</i> Roewer, 1913 | 6 | Pinto-da-Rocha e Bragagnolo ⁴⁹ |
| Mitobatula | 1 | Kury ⁴¹ |
| <i>Promitobates</i> B. Soares, 1945 | 10 | Bragagnolo e Pinto-da-Rocha ⁵⁰ |
| <i>Ruschia</i> Mello-Leitão, 1940 | 2 | Kury ⁴¹ |
| Pachylinae | | |
| <i>Eusarcus</i> Sørensen, 1884 | 29 | Hara e Pinto-da-Rocha ⁵¹ |
| <i>Roeweria</i> Mello-Leitão, 1923 | 2 | Bragagnolo e Pinto-da-Rocha ⁵² |
| Progonyleptoidellinae* | | Kury ⁴¹ |
| <i>Cadeadoius</i> (Mello-Leitão, 1935) | 1 | |
| <i>Gonyleptoides</i> Bertkau, 1880 | 2 | |
| <i>Gonyleptoides</i> B. Soares, 1945 | 1 | |
| <i>Heliella</i> B. Soares, 1945 | 1 | |
| <i>Iguapeia</i> Mello-Leitão, 1935 | 1 | |
| <i>Iporangaia</i> Mello-Leitão, 1935 | 1 | |
| <i>Moreiranula</i> Mello-Leitão, 1922 | 2 | |
| <i>Progonyleptoidellus</i> Roewer, 1913 | 4 | |
| Sodreaninae* | | |
| <i>Sodreana</i> Mello-Leitão, 1922 | 7 | Pinto-da-Rocha e Bragagnolo ⁵³ |
| Kimulidae | | Kury ⁴¹ |
| <i>Tegipiolus</i> Roewer, 1949 | 1 | |
| Stygnidae | | Pinto-da-Rocha ⁵⁴ |
| <i>Gaibulus</i> Roewer, 1943 | 1 | |
| <i>Iguarassua</i> Roewer, 1943 | 2 | |
| <i>Pickeliana</i> Mello-Leitão, 1932 | 4 | |
| <i>Protimesius</i> | (5) | Pinto-da-Rocha e Villareal-Manzanilla ⁵⁵ |
| <i>Ricstygnus</i> Kury, 2009 | 1 | Kury ⁵⁶ |
| <i>Stygnus</i> (Mello-Leitão, 1923) | (1) | |
| Zalmoxidae | | Kury ⁴¹ |
| <i>Garanhunsa</i> Roewer, 1949 | 1 | |
| <i>Minuides</i> Roewer, 1949 | (1) | |
| <i>Pirassunungoleptes</i> (Roewer, 1949) | (1) | |

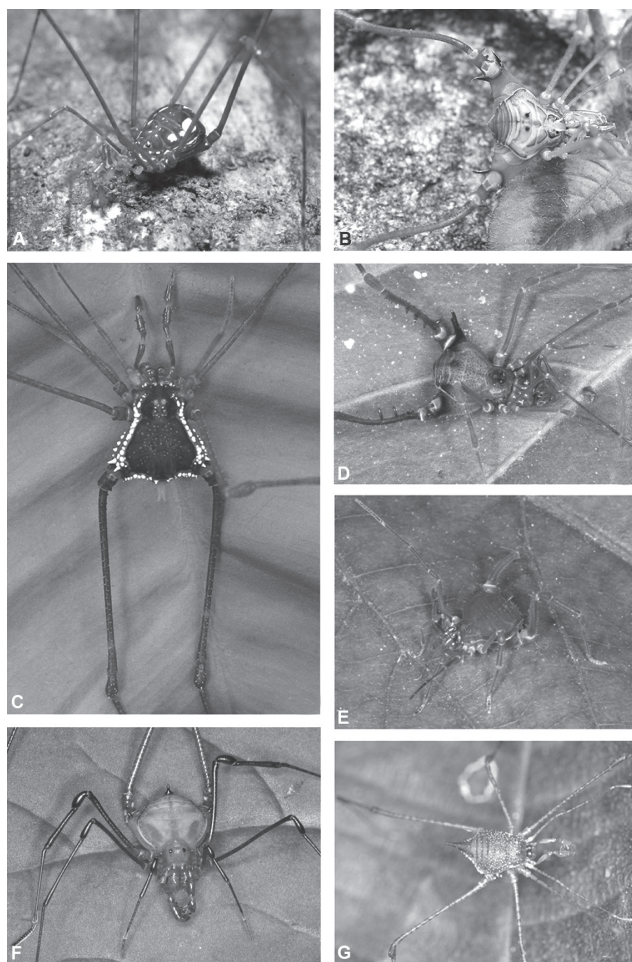


Figura 16.2 Espécies de opiliões dos táxons amostrados neste estudo. **A.** *Thereza poranga* (Caelopyginae). **B.** *Goniosoma carum* (Goniosomatinae). **C.** *Heliella singularis* (Progonyleptoidellinae). **D.** *Sodreana sodreana* (Sodreaninae). **E.** *Metavononoides* sp. (Cosmetidae). **F.** *Asarcus longipes* (Bourguyiinae). **G.** *Pickeliana* sp. (Stygnidae).

histórico, seja ele climático, geomorfológico ou ecológico, que teria influenciado e restringido essas espécies e que pode ter influenciado também boa parte da biota que vive ali, originando essas áreas. Buscaram-se, assim, padrões comuns de distribuição da fauna opiliológica, os quais podem indicar eventos históricos.

Os táxons citados (Quadro 16.1) somaram 224 espécies em 1.581 registros na Mata Atlântica. Para a análise, foram excluídas todas as espécies com um único registro (total de 31 espécies, além das 224), o que superestimaria o padrão de endemismo.

Para procurar por coincidências nas distribuições das espécies, dois métodos numéricos foram usados: a análise parcimoniosa de endemidade⁴⁹ (PAE, *parsimony analysis of endemicity*) e o NDM (eNDeMismo)⁵⁰. Os dois utilizam a ocorrência das espécies em células de uma grade, como mostrado na Figura 16.3, tendo sido realizados a partir de quatro tamanhos de células, $2 \times 2^\circ$, 1×1 grau, $1/2 \times 1/2$ de grau e $1/4 \times 1/4$ de grau, de menos e mais detalhada, respec-

tivamente (Figura 16.3). A PAE encontra as áreas apenas se pelo menos duas espécies ocorrem no mesmo grupo de células e apenas nelas, enquanto o NDM tem critérios mais flexíveis, podendo indicar endemismos mesmo se alguma dessas espécies esteja presente em mais ou menos células que as outras, desde que em células consideradas próximas (ver Capítulo 3). A PAE encontrou 28 grupos de células nas análises com os quatro tamanhos de células. O NDM resultou em 50 grupos de células (consensos) nas quatro análises. A maior parte desses grupos resultantes representa os mesmos locais de endemismos, sendo possível unir os resultados coincidentes. Além disso, alguns desses grupos representam somatórias de mais de um deles, mais frequentemente nos resultados com células maiores, já que o programa procura por todas as coincidências de distribuições, inclusive de espécies amplilocadas*, ou seja, espécies que não estão restritas, mas que podem mostrar distribuições similares (Quadro 16.2).

Os dois métodos numéricos utilizados necessitam de avaliação qualitativa, pois seus resultados brutos apresentam coincidências de distribuição a partir de motivos diferentes, muitas vezes não comparáveis. Esses métodos também são muito influenciados por artefatos relacionados com o uso da grade para representar as distribuições das espécies. Por exemplo, uma célula pode incorporar ocorrências em dois lados de uma possível barreira, transformando em um dado único de presença. Por outro lado, a grade pode dividir ocorrências próximas em duas ou mais células, escondendo importantes evidências de restrição de distribuição. Assim, foram compilados da literatura e apresentados originalmente alguns critérios importantes para uma avaliação qualitativa das distribuições dos opiliões. São chamados Critérios Combinados (Quadro 16.2), pois devem ser utilizados juntos, de forma dinâmica, e confrontados com os resultados dos métodos numéricos.

Apresenta-se a seguir um protocolo para delimitação objetiva das áreas, partindo-se dos resultados dos métodos numéricos. Empregando os métodos numéricos e a avaliação qualitativa por meio dos Critérios Combinados com as 224 espécies de opiliões, foram encontradas 13 áreas de endemismo para a Mata Atlântica (Quadro 16.3 e Figura 16.4), que estão descritas no Quadro 16.4.

Como esperado, os opiliões forneceram evidências de endemismo em áreas muito menores que as apresentadas por outros grupos. As áreas Pernambuco (PE) e Bahia (BA) são as mais corroboradas pelos dados da literatura, tendo sido citadas seis e quatro vezes, respectivamente, nos trabalhos reunidos por nós, conforme indicações derivadas de estudos de outros organismos (ver seção Endemismos e Relações Internas, anteriormente). Espírito Santo (ES) e Brejos Cearenses (BCE) foram citadas uma vez cada^{8,18} – a segunda com limites diferentes –, enquanto as outras não haviam sido propostas para outros táxons. Grande parte das áreas concentra-se na porção sul da Mata Atlântica, e

* Propõe-se o termo *amplilocada* com o significado de amplamente distribuída, ou *widespread*, do inglês.

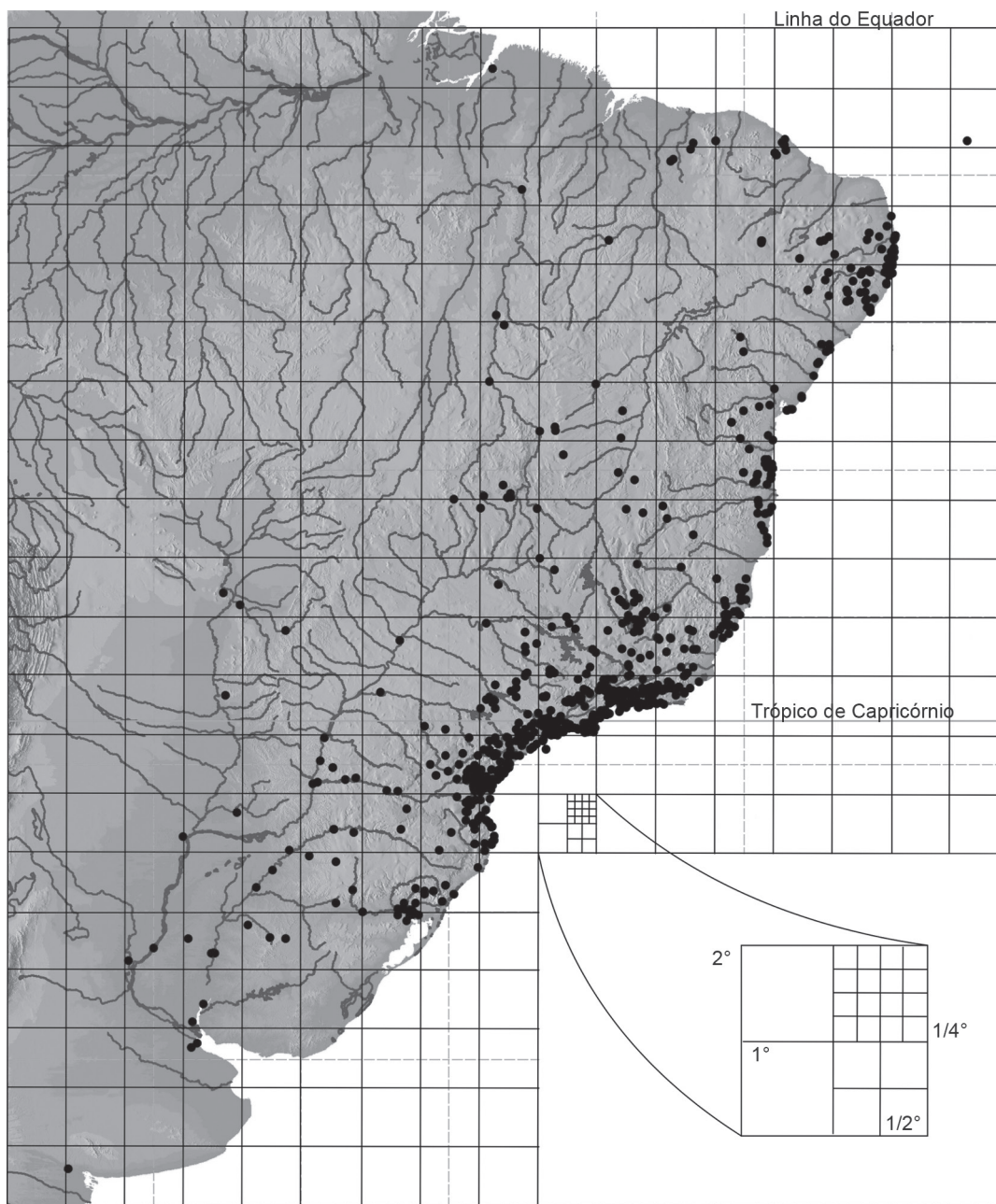


Figura 16.3 Distribuição das 224 espécies usadas no presente estudo e a grade de $2^\circ \times 2^\circ$ usada nos métodos numéricos PAE e NDM. No detalhe, mostram-se as grades mais detalhadas, de $1^\circ \times 1^\circ$, $1/2^\circ \times 1/2^\circ$ e $1/4^\circ \times 1/4^\circ$.

algumas delas haviam sido citadas unidas à grande área Serra do Mar por três trabalhos (Quadro 16.1).

As áreas mais ao norte (BCE, PE, BA e SEsp) foram encontradas apenas nas grades com células maiores pelos métodos numéricos porque são as menos representadas em número de ocorrências e são muito extensas, deixando os registros muito esparsos (Figura 16.4). Serra da Bocaina (Boc) e litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ) foram encontrados apenas na grade de células com $1/4$ de grau, assim como a maioria das áreas das regiões sudeste e sul, por causa de suas pequenas extensões.

As áreas Serra da Mantiqueira (Mnt) e Sul de São Paulo (SSP) foram as menos corroboradas pelos dados de ocor-

rência, pois não foram encontradas no PAE e NDM, apesar de haver evidências para as suas delimitações como áreas de endemismo (Quadro 16.3), como a ocorrência de espécies endêmicas e por formarem unidades geográficas limitadas por barreiras. Por outro lado, algumas áreas são hipóteses bastante robustas, como Serra dos Órgãos (Org), Serra do Mar de São Paulo (SMSP) e Paraná (PR).

As áreas de endemismo definidas na Figura 16.4 foram delimitadas com um Núcleo de Congruência, ou a área propriamente dita, e uma região máxima de endemismo (RME), conforme discutido nos Critérios Combinados (Quadro 16.2). A RME pode ser interpretada de duas formas: pode significar uma região de transição entre áreas de endemismo,

Quadro 16.2 Critérios combinados de avaliação dos endemismos.

1. *Coincidência na distribuição de pelo menos duas espécies:* critério básico para a procura por áreas de endemismo, como indicado por análise parcimoniosa de endemicidade (PAE) e endemismo (NDM).
2. *As espécies devem ser classificadas em três níveis de endemismo:* avaliando as distribuições das espécies, percebe-se que existem aquelas cujas distribuições são restritas e congruentes com as de outras espécies, como encontrado pelos métodos numéricos. Chama-se essa pequena área de Núcleo de Congruência (NC). Além dessas, existem várias espécies que ocorrem apenas em um NC, ou seja, são endêmicas, mas têm sua distribuição maior que essa restrição: chama-se essa área maior de Região Máxima de Endemismo. Ainda há outro grupo de espécies, aquelas distribuídas em mais de um NC, ou espécies amplilocadas, que não podem servir de evidência de áreas de endemismo.
3. *A congruência geral de distribuições é diferente dos endemismos específicos:* é comum ocorrer congruência entre espécies amplilocadas também, o que não pode ser usado para delimitar áreas de endemismo. Assim, é importante diferenciar os dois padrões. Como exemplo, temos alguns grupos de células encontrados pelo NDM que devem ser descartados, por representarem esse tipo de congruência geral e somarem mais de um núcleo de congruência.
4. *Áreas de endemismo devem ser exclusivas:* como hipóteses de isolamento e restrição histórica de um grupo de espécies, as áreas devem ser exclusivas. Alguns resultados do NDM também devem ser avaliados, por apresentarem áreas contraditórias.
5. *Espécies distribuídas fora de qualquer NC podem representar outras áreas de endemismo:* essas espécies podem se sobrepor a outras, mas não podem coincidir espacialmente para estabelecer um NC. Apesar disso, elas podem indicar um possível endemismo, o que pode ser evidenciado posteriormente quando de posse de dados de ocorrência adicionais.
6. *Evidências geográficas:* possíveis barreiras ou unidades geográficas podem indicar áreas de endemismo, como grandes rios, altos de serras, interrupções de floresta, vales etc. Essas evidências, em geral, são muito mais precisas do que os limites impostos pelas células das grades.

Quadro 16.3 Número de espécies endêmicas (End) e amplilocadas (Ampl), resultado dos métodos numéricos PAE e NDM, Critérios Combinados (CC) e citações em literatura (Liter.) das áreas de endemismo delimitadas com as 224 espécies de opiliões na Mata Atlântica. NC é o número de espécies restritas ao Núcleo de Congruência das áreas, e RME é o número de espécies endêmicas que ocorrem na Região Máxima de Endemismo. Os resultados da PAE e NDM mostram em quantas análises (diferentes tamanhos de células) a área foi encontrada (total de quatro); * houve três citações dessas áreas, que, em conjunto, foram denominadas como Serra do Mar.

| AE | NC | RME | End | Ampl | PAE | NDM | CC | Liter. |
|-------|----|-----|-----|------|-----|-----|----|--------|
| BCE | 3 | 2 | 5 | 2 | – | 1 | X | 1 |
| PE | 8 | 3 | 11 | 5 | 1 | 3 | X | 6 |
| BA | 4 | 9 | 13 | 8 | 2 | 2 | X | 4 |
| ES | 5 | 5 | 10 | 8 | 3 | 2 | X | 1 |
| SEsp | 6 | 9 | 15 | 5 | 2 | 1 | X | 0 |
| Mnt | 0 | 5 | 5 | 6 | – | – | X | |
| Org | 23 | 0 | 23 | 17 | 3 | 3 | X | |
| Boc | 3 | 0 | 3 | 13 | 1 | 1 | X | 3* |
| LSRJ | 4 | 4 | 8 | 15 | – | 1 | X | |
| SMSP | 9 | 9 | 18 | 10 | 3 | 3 | X | |
| SSP | 0 | 3 | 3 | 8 | – | – | X | |
| PR | 6 | 8 | 14 | 14 | 3 | 3 | X | 0 |
| SC | 3 | 6 | 9 | 6 | – | 1 | X | 0 |
| Total | 74 | 63 | 137 | 87 | | | | |

Quadro 16.4 Áreas de endemismo.

As áreas apresentadas a seguir resultam da presente análise. Algumas delas corroboram trabalhos anteriores, ilustrados nas Figuras 16.1 e 16.4

- **Brejos Cearenses (BCE).** Manchas disjuntas de Floresta Sazonal Semidecídua de altitude e de encostas de serras encravadas no domínio da Caatinga, no Ceará e oeste de Pernambuco e Paraíba. São encontrados sobre formações de rochas sedimentares e serras residuais cristalinas, com altitudes que variam de 500 a 1.200 m. Os níveis de precipitação podem passar de 1.400 mm/ano, garantidos pelas chuvas orográficas, bem mais que o entorno de vegetação de caatinga, com, no máximo, 900 mm anuais. As temperaturas têm médias anuais de 24 a 27°C, dependendo da altitude. Os solos dessas regiões são ricos em matéria orgânica, o que garante a permanência de uma vegetação florestal, em uma ação conjunta com a localização geográfica (NC é próximo do litoral), altitude e relevo
- **Pernambuco (PE).** Estreita faixa na costa da Paraíba a Sergipe, formada por planaltos sedimentares baixos e planície costeira, ampla na foz dos rios, ou substituída por falésias e Tabuleiros Costeiros baixos (até 100 m de altura), formando um relevo ondulado cortado pelo Rio São Francisco e encosta leste e alguns Brejos de Altitude orientais do Planalto da Borborema, de formação cristalina. Clima dominado por

- ventos alísios de sudeste, o que proporciona estabilidade à região costeira: chove muito durante todo o ano (até 2.200 mm anuais), e a média anual é de 25°C. Ao sul, a norte e a oeste da área, a floresta é considerada Sazonal Semidecidual, e, a leste, Ombrófila Densa e Aberta
- **Bahia (BA).** Estreita faixa litorânea formada pela Planície Costeira irregular, ampla nos deltas, principalmente no Rio Doce, ou com falésias e Tabuleiros Costeiros (até 100 m de altitude e 120 km de largura), planaltos sedimentares baixos e encostas orientais dos maciços cristalinos, mais altos e acidentados, a oeste. Apresenta alta umidade; ao norte do NC a pluviosidade média é superior a 1.500 mm anuais (concentrada no outono), enquanto, na porção S, próxima do vale do Rio Doce, de cerca de 1.200 mm anuais (concentrada na primavera). A temperatura varia pouco, e a média fica em torno de 25°C. Formada pelas Florestas dos Tabuleiros, dominada pela Floresta Ombrófila Densa, sendo substituída por formações pioneiras nas planícies costeiras
- **Espírito Santo (ES).** Abrange serras próximas à costa com patamares/degraus delimitados por frentes escarpadas com caimento topográfico para SE. Essas serras atingem de 800 a 1.000 m de altitude, formando pontões rochosos no alto e vales profundos que drenam a porção sul da bacia do Rio Doce. A pluviosidade varia de 1.400 a 1.800 mm anuais: apresenta

(Continua)

Quadro 16.4 Áreas de endemismo (*continuação*).

- estação mais seca no inverno. A temperatura média anual varia de 20 a 22°C, no planalto e litoral, respectivamente. A vegetação dominante é a Floresta Ombrófila Densa, de Terras Baixas, Submontana e Montana e Floresta Ombrófila Aberta ao sul do NC. O NC está no centro do estado de Espírito Santo, limitado ao norte pelo vale do Rio Doce
- **Serra do Espinhaço (SEsp).** Composta de três unidades de relevo: ao noroeste o Quadrilátero Ferrífero, início sul da Serra do Espinhaço, marcado por cristas escarpadas e grandes paredões das serras de Ouro Branco e do Caraça; altitude média de 1.000 m; a SE as serras com cristas e alongadas, como a Serra do Brigadeiro (altitude superior a 1.000 m); e entre as duas a Depressão Interplanática do Médio Rio Doce com formas colinosas alongadas de topos convexados (altitude média de 550 m). Pluviosidade anual na porção norte superior a 1.700 mm e na depressão cerca de 1.100 mm, com uma estação mais seca com 4 meses no inverno. Temperatura média da porção mais baixa é de cerca de 20°C. É coberta pela Floresta Sazonal Semidecidual Montana, sendo substituída por campos de altitude acima de 1.500 m. O NC é limitado ao sul e ao oeste pelo final nordeste da Serra da Mantiqueira, ao leste pela Serra do Caparaó e ao norte pela Serra do Espinhaço em Minas Gerais
 - **Serra dos Órgãos (Org).** Constituída pela Baixada Fluminense e seus Maciços Costeiros, com pães-de-açúcar e serras isoladas, e pela Serra dos Órgãos nas suas escarpas íngremes e estonadas voltadas para o mar. Caracterizada por inúmeros vales sulcados dividindo-a em espigões, que descem até a baixada, e elevações rochosas de 2.000 m de altitude. Ao leste perde a forma de paredão e reduz de tamanho, influenciada pelo amplo vale do Rio Macaé. A pluviosidade na Serra dos Órgãos tem média de 2.100 mm anuais, reduzindo na planície para 1.300 mm, sem estação seca. Temperatura média anual de 18°C no alto da serra e 23°C na baixada. Coberta por Floresta Ombrófila Densa, com domínio de floresta Submontana. Delimitada ao norte pelo alto da Serra dos Órgãos, ao leste pela interrupção da mata no vale do Rio Paraíba do Sul e ao sul pelo fim dos maciços da Baixada Fluminense
 - **Serra da Mantiqueira (Mnt).** Abrange o Maciço de Itatiaia e sua encosta até o vale do Rio Paraíba do Sul, fazendo parte da porção sul da Serra da Mantiqueira. O Maciço é caracterizado por relevo montanhoso de altitude superior a 2.000 m e íngreme, com vales profundos. Os topos das montanhas são desnivelados e estreitos, formando cristas e picos, muitas vezes rochosos. A precipitação média anual é de 1.500 mm no reverso da serra, para o interior, e de 2.300 mm no alto da escarpa sul, com 2 meses secos no ano; a temperatura média geral é de 22°C, e a do alto do planalto é de 11°C. A vegetação é a Floresta Ombrófila Densa Montana e Alto-montana, com manchas de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii* na última, e Campos de Altitude (acima de 1.600 m). O NC é pequeno, apenas nas matas do Parque Nacional de Itatiaia
 - **Serra da Bocaina (Boc).** Está no planalto da Serra da Bocaina, bloco montanhoso da Serra do Mar, com altitudes de cerca de 1.000 a 2.132 m, entre o vale do Rio Paraíba do Sul e o litoral. O planalto apresenta topos convexos e cristas aguçadas, com relevo dissecado em formas alongadas, apresentando vales de até 192 m de profundidade. A precipitação média anual é de 1.700 mm, com 2 a 3 meses secos, e a temperatura média é de 14°C. A vegetação é dominada pela Floresta Ombrófila Densa Alto-montana e Floresta Ombrófila Mista (com *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*), com uma mancha de campos de altitude
 - **Litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro (LSRJ).** Formada pelas encostas e litoral adjacente da Serra da Bocaina e do Planalto Paraitinga-Paraibuna da Serra do Mar. As escarpas são vertentes íngremes e festonadas com cerca de 1.000 m de altitude, com vales curtos e profundos, sendo mais irregular, com grandes reentrâncias próximo à Serra da Bocaina. A planície litorânea é bastante estreita, com muitas enseadas e baías decorrentes das saliências da escarpa, e seus esporões muitas vezes chegam ao mar. A precipitação é superior a 2.000 mm mensais, sem período seco, com temperaturas médias anuais de 21 a 23°C. É coberta pela Floresta Ombrófila Densa e varia entre Terras Baixas, Submontana e Montana. O NC se estende do nível do mar a 1.300 m de altitude na divisa entre Rio de Janeiro e São Paulo, de Angra dos Reis à Ubatuba
 - **Serra do Mar de São Paulo (SMSP).** Porção da Serra do Mar no Planalto Paulistano e litoral. As escarpas formam cristas e espigões (de 1.200 m em média) subparalelos à linha da costa na porção nordeste, reduzindo a menos de 1.000 m, com vertentes íngremes na porção sudoeste. Na primeira porção, o litoral é estreito, e os rios que descem da escarpa são curtos e torrenciais; na segunda, a serra é separada do mar por extensas planícies fluvio-marinhas. A precipitação e a temperatura anual médias são de 2.000 mm e 17°C no planalto a mais de 3.000 mm na escarpa e litoral, com cerca de 22°C de temperatura, sem estação seca. É dominada pela Floresta Ombrófila Densa e varia entre Floresta de Terras Baixas, Submontana e Montana, com campos de altitude e cerrado no planalto. No planalto, o NC é limitado ao norte pelo vale do Rio Tietê e situa-se em volta da bacia de São Paulo nas colinas cristalinas. No litoral e escarpa da Serra do Mar, ele se estende da Ilha Bela ao norte à Baixada Santista ao sul
 - **Sul de São Paulo (SSP).** Situa-se nas escarpas da Serra de Paranapiacaba, entre o planalto e o vale do Rio Ribeira do Iguape, que é contínuo à planície litorânea. O relevo é montanhoso, com serras alongadas, vales profundos, escarpas festonadas e espigões digitados. A base da escarpa na planície está a aproximadamente 100 m de altitude, e o seu topo passa dos 1.000 m. O clima é subtropical úmido, sem estação seca, com precipitação anual de cerca de 1.500 mm e temperatura média de 18 a 19°C. É coberta pela Floresta Ombrófila Densa Submontana e Montana. O NC está restrito aos Parques Estaduais Turístico do Alto do Ribeira (PETAR) e Intervales, em São Paulo
 - **Paraná (PR).** Formada pela Serra do Mar do Paraná e pelo Primeiro Planalto Paranaense. A serra é dividida em diversos maciços e eleva-se de 500 a 1.000 m acima do planalto, e alcançando quase 2.000 m (a noroeste). A serra é bastante irregular; apresenta escarpas íngremes, montanhas isoladas, cones regulares, cumes rochosos e vales profundos. Ao sudoeste, a escarpa forma apenas um degrau íngreme do planalto, e ocorrem serras isoladas mais próximo da costa. O primeiro planalto é uniforme, de paisagem ondulada e altitude de cerca de 900 m. O clima é temperado úmido, e as médias anuais de precipitação e temperatura variam do planalto (1.400 mm e cerca de 16°C) para o litoral (3.000 mm e 21°C). É dominada pela Floresta Ombrófila Densa Submontana, Montana e Alto-montana, com *Araucaria angustifolia* acima de 500 m. O NC ocupa a porção central e sudoeste da Serra do Mar e o início do Planalto de Curitiba. O limite da área ao sul coincide com o fim da Serra do Mar como escarpa próxima à costa, que se direciona a sudoeste até o Vale do Itajaí e o início da Serra Geral
 - **Santa Catarina (SC).** Situa-se no entorno do vale do Rio Itajaí, na sua parte baixa e porções montanhosas ao norte e sul. Ao norte está um relevo acidentado com encostas íngremes, culminando em largos chapadões, e vales profundos e estreitos. Ao sul o vale é interrompido pelo Grupo Brusque, complexo rochoso com falhas intensas que formam os vales do Rio Itajaí-Mirim e Rio Tijucas. Mais ao sudeste, na costa, estão as Serras do Tabuleiro e a Ilha de Santa Catarina, onde se formam cristas montanhosas, com altitudes superiores a 1.000 m na primeira e 500 m na segunda. Clima influenciado pelas massas de ar oceânicas, precipitação de 1.400 a 1.600 mm anuais, sem estação seca, e temperatura média de 21°C, podendo cair para abaixo de zero no inverno. A vegetação é dominada pela Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Submontana e Montana, com *Araucaria angustifolia*. O NC inclui as encostas do fim da Serra do Mar e das serras do leste catarinense, as planícies costeiras e fluviais das bacias do Itajaí e do Tijucas e a Ilha de Santa Catarina.



Figura 16.4 Áreas de endemismo baseadas na congruência nas distribuições das 224 espécies de seis famílias de opiliões. As linhas completas são os Núcleos de Congruência das áreas (NC), e as linhas tracejadas as Regiões Máximas de Endemismo (RME). Ver texto e os Quadros 16.2 e 16.4.

como de recente colonização por espécies de maior dispersão, por exemplo; a RME também pode ser interpretada do ponto de vista metodológico, sendo pensada como uma região com carência de estudos que possam complementar as ocorrências, o que serviria como fonte de falseabilidade da hipótese de delimitação.

A partir da delimitação de áreas de endemismo, tem-se uma hipótese inicial sobre a divisão da Mata Atlântica em unidades históricas. Porém, para além de uma proposta de regionalização biogeográfica, essa hipótese só tem significado histórico se analisarmos o vetor temporal, pelo emprego

das filogenias dos opiliões e, assim, inferimos a relação entre as áreas, como descrito a seguir.

Biogeografia cladística

Ao comparar filogenias de organismos que vivem em um mesmo conjunto de áreas, buscam-se padrões gerais de repetição de uma mesma história. Se existe repetição entre essas filogenias, pode-se concluir que resultam de eventos comuns que teriam afetado grande parte da biota. Apesar do padrão geral, porém, cada táxon também tem o seu

grau de história individualizada, pois as espécies podem se dispersar, extinguir ou se especiar por motivos únicos. Por isso, essa comparação não é trivial e exige aprofundamento metodológico dentro da disciplina da Biogeografia Cladística (ver Capítulo 4).

No presente estudo de caso, utilizaram-se sete hipóteses filogenéticas de grupos monofiléticos da família Gonyleptidae (Quadro 16.1), a maior com 36 espécies terminais (Goniosomatinae), e a menor com apenas seis (Sodreaninae). Essas espécies estão distribuídas em 12 áreas de endemismo das descritas anteriormente. Noventa e quatro espécies ocorrem em apenas uma área de endemismo, enquanto as outras 34 acontecem em mais de uma, ou seja, são amplilocaladas.

Nem todas essas filogenias apresentam espécies presentes nas 12 áreas de endemismo. Heteropachylinae, por exemplo, está presente em apenas três delas. Ao observar as relações entre as espécies e as áreas em que elas vivem, nota-se que relacionar as áreas é muito difícil, pois existem muitas redundâncias. Para procurar um padrão geral, um cladograma de área generalizado, utilizaram-se análises de parcimônia, considerando as áreas de endemismo como terminais e os nós e terminais das hipóteses filogenéticas dos opiliões como caracteres.

Foram feitas quatro análises: (1) com todos os nós e terminais (ou análise de parcimônia de Brooks [BPA, *Brooks parsimony analysis* – ver o Capítulo 4]); (2) apenas com os nós; (3) utilizando os nós que não apresentavam redundância; (4) apenas com os terminais. Empregando esse protocolo, podem-se representar camadas temporais diferentes nas análises, ilustradas pelos vários níveis de inclusão das filogenias, desde os nós mais antigos das histórias dos grupos até as especiações mais recentes, representadas pela análise apenas com os terminais.

Essas quatro análises resultaram em dez hipóteses diferentes relacionando as 12 áreas de endemismo. Esses dez cladogramas de áreas são sumarizados na Figura 16.5, que apresenta o padrão geral das relações entre as áreas. Observam-se as áreas de endemismo reunidas em três blocos principais: norte (formado por PE e BA), central (formado por Mnt, Org, Boc, LSRJ e SMSP) e sul (formado por SSP, PR e SC). As áreas ES e SEsp apresentam relações conflitantes; cada uma delas pode estar mais relacionada com blocos diferentes. Dentro de cada bloco, as relações não estão claramente resolvidas, representadas pelas politomias. Na área dos Brejos Cearenses (BCE), há espécies ainda não descritas e que, portanto, não estão em nenhuma hipótese filogenética. Entretanto, pode-se levantar a questão de que essa área tem relação histórica com PE e BA, mas também com táxons amazônicos (*Protimesius* sp. têm congêneros em PE, BA, ES e Amazônia; *Pickeliana*, em PE e BA; *Metavononoides*, em BA e ao sul; e não se conhece o parentesco de *Ricstygnus quineti*, monotípica).

No atual estado do conhecimento, acredita-se que relações entre áreas continentais, sem barreiras muito marcantes, sejam mais difíceis de serem detectadas. O resultado aqui apresentado representa com maior realidade uma

história bastante complexa dessas áreas, com reticulações e trocas bióticas entre elas. Mas que tipo de inferências pode ser tirado de um resultado como esse? Quais foram os eventos e/ou processos mais importantes para a diversificação dos opiliões e como se podem extrapolar esses resultados para toda a biota?

Principais processos históricos inferidos da Biogeografia dos Opiliões

A principal conclusão dos resultados aqui apresentados é a importância dos vales dos grandes rios que deságuam no Oceano Atlântico como divisores principais da floresta. Isso quer dizer que essas separações representadas no padrão geral foram significantes nos momentos iniciais da evolução dos opiliões na Mata Atlântica e podem ter interferido da mesma maneira em grande parte da biota. O Vale do Rio Doce aparece como a principal disjunção, separando os componentes norte dos blocos localizados no centro e sul, como também apontado por trabalhos anteriores^{8,15,17,20,21}. Pela sua relativa antiguidade, pode-se inferir que os processos tectônicos responsáveis pelo surgimento do vale e a origem do rio podem já ter sido de grande importância para essa disjunção. Infelizmente, existe pouco conhecimento geológico sobre esse processo, em especial datações desses eventos. Outros eventos que podem ter separado essa biota ancestral relacionam-se às transgressões marinhas ocorridas nos períodos interglaciais, desde o Pleistoceno pelo menos⁵¹, ou mais antigas, como as transgressões do Mioceno⁵². Atualmente, podem-se observar nesse grande vale sistemas lacustres e de sedimentação marinha a até 50 km para dentro do continente, o que indica que tais transgressões teriam afetado bastante a distribuição de populações de espécies florestais. Outro fator a ser considerado é a diferenciação geomorfológica entre as porções norte e sul da Mata Atlântica, que ocorre em volta dessa região do Rio Doce. Grande parte das áreas de endemismo situa-se nas encostas do planalto atlântico ao sul, as quais estão bastante próximas do litoral, do Rio de Janeiro a Santa Catarina, enquanto no Espírito Santo e Serra do Espinhaço situam-se em serras afastadas da costa e na Bahia e em Pernambuco, em extensas planícies litorâneas e planaltos baixos.

Os Brejos de Altitude, aqui representados pelas áreas de endemismo BCE e parte ocidental de PE, são manchas de floresta úmida em alto de serras, a mais de 500 metros de altitude, no domínio da Caatinga⁵³. Eles parecem ter se isolado da mancha contínua de Mata Atlântica com o início do esfriamento global no Plioceno e formação da diagonal seca da América do Sul. Os Brejos do Ceará e oeste de Pernambuco e Paraíba apresentam quatro espécies endêmicas, enquanto os Brejos de Alagoas e orientais da Paraíba e Pernambuco fazem parte da mesma área de endemismo da floresta costeira desses estados (área PE), de acordo com os resultados aqui apresentados. Ainda não temos dados para inferir a relação histórica entre os brejos, principalmente filogenias para essas espécies endêmicas. Têm-se discutido na literatura a sua característica composta de biotas amazô-

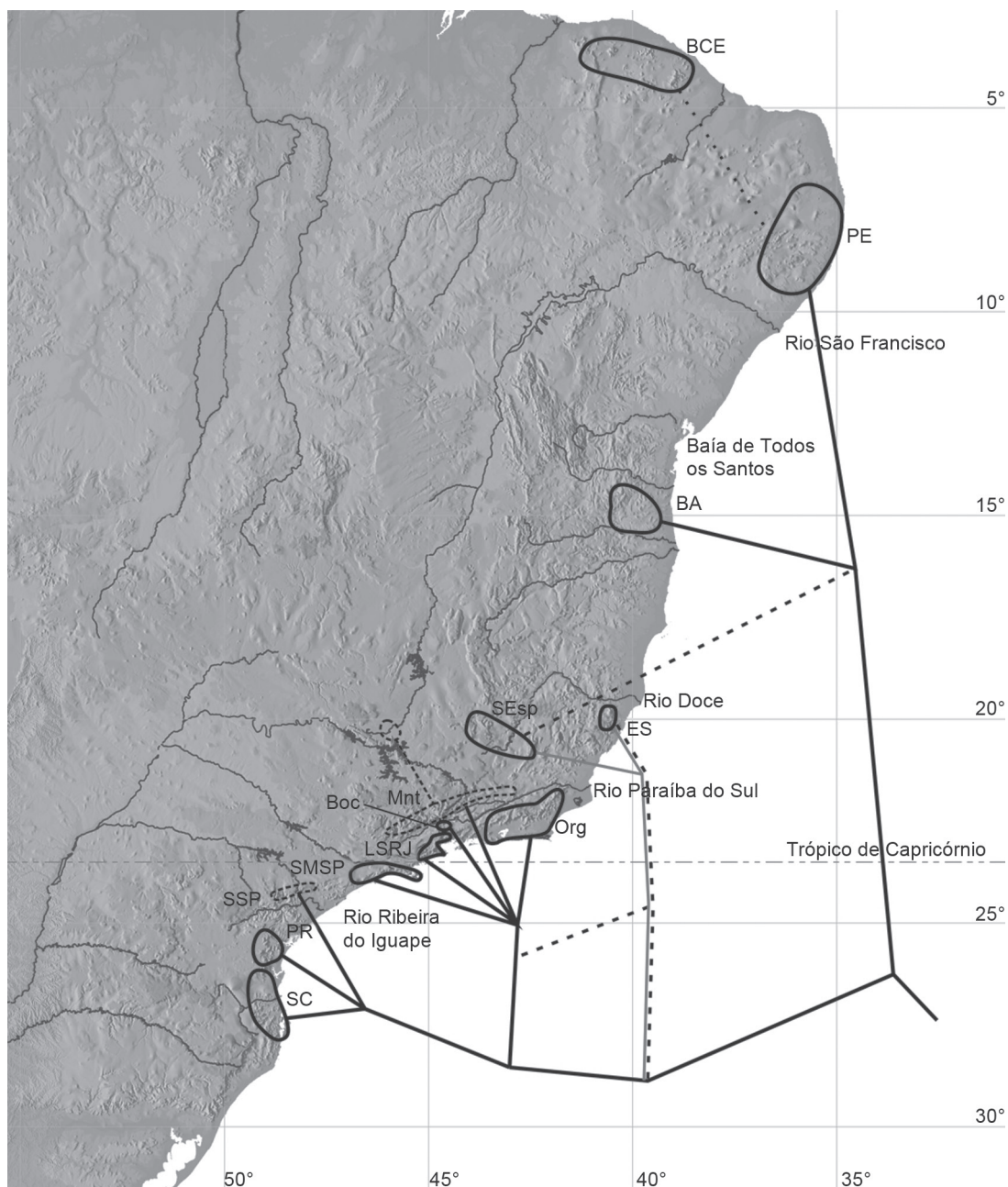


Figura 16.5 Padrão geral proposto para a relação histórica entre as áreas de endemismo da Mata Atlântica. Ele representa os 10 cladogramas encontrados nas análises de parcimônia da informação filogenética de sete subfamílias de opiliões Gonyleptidae. Os ramos tracejados e vermelhos representam relações alternativas para as áreas SEsp e ES. O ramo pontilhado representa a possível relação histórica mais recente entre BCE e PE.

nicas e da Mata Atlântica e que muitas espécies se diferenciaram nos Brejos, formando endemismos⁵³.

De acordo com o padrão geral, a divisão subsequente da floresta estaria relacionada com o vale do Rio Paraíba do Sul, esse sim com boa documentação do seu passado. Esse vale acompanha a principal falha do sudeste brasileiro, a qual se abriu desde o Oligoceno, a partir de pulsos tectônicos ocorridos desde o começo do Cenozoico, causados pela deriva do continente sul-americano para oeste⁵⁴. Além do seu surgimento, as transgressões marinhas, como no caso

do Rio Doce, também parecem ter sido importantes para a configuração atual; ademais observam-se ainda hoje nesse vale a interrupção natural das florestas e a existência de vegetação xeromórfica.

Outra vicariância importante parece ter ocorrido na região da Serra de Paranapiacaba, onde a Serra do Mar de São Paulo se afasta da costa e forma o vale do Rio Ribeira do Iguape, separando o bloco central do bloco sul, encontrado também em trabalhos de filogeografia^{29,30,54}. O surgimento do vale do Rio Ribeira teve consequências significativas na

morfologia da Serra do Mar, fazendo com que a escarpa do planalto se situe mais ao interior, formando a Serra de Paranaíacaba. Existem evidências de eventos tectônicos causadores da abertura do vale desde o início do Terciário, o que modificou bastante a estrutura escarpada da Serra do Mar que chega ao sul até a Serra de Itatins⁵¹. Os grandes eventos já citados podem ter determinado essa separação mais antiga, apesar de não ser o próprio vale o principal fator de disjunção nesse caso, pois a área SSP, mais relacionada com o bloco sul, encontra-se ao norte do rio. As disjunções dentro de cada um dos três blocos, apesar de não apresentarem resolução quando observado o padrão geral da Figura 16.5, são inferidas pelo alto grau de endemismo das espécies de opiliões e pela delimitação das áreas pela congruência de suas distribuições. Assim, pode-se inferir que cada uma delas se manteve isolada por grande período depois das principais vicariâncias que separaram os três blocos já citadas. Os processos que isolaram essas áreas podem não ter afetado, do mesmo modo, grande parte da biota, e parece ter havido muitas trocas entre elas por meio de dispersão, o que explica a falta de congruência nas suas relações.

No bloco norte, a principal disjunção parece ter ocorrido na região da Baía de Todos os Santos, como também mostrado em outros trabalhos^{9,15,17,20}, além da disjunção atual dos Brejos de Altitude com a mata contínua original. Nos casos dos blocos central e sul, observam-se a importância das serras e suas escarpas na formação desses endemismos, como a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira. Pode-se relacioná-las à própria formação dessas serras e seus vales, de origem nos pulsos tectônicos ocorridos principalmente no Terciário⁵¹. Entretanto, eventos mais recentes podem ter influenciado mais nas últimas especiações, na parte final das filogenias. As reduções das florestas durante os períodos glaciais podem explicar esse alto endemismo, posto que, nessa época, elas estariam concentradas nas escarpas das serras voltadas para o mar, locais onde as áreas de endemismo estão delimitadas e ocorrem as maiores precipitações do leste brasileiro, causadas pelas chuvas orográficas. Mesmo com o aumento na extensão das florestas nos períodos interglaciais, como hoje, muitos opiliões mantiveram restrição nas suas distribuições pela sua baixa vagilidade. Pode-se verificar esse fenômeno entre áreas como SMSP e LSRJ, onde se encontra continuidade entre as matas, mas grandes diferenças entre as faunas de opiliões. Em outros casos, como entre Boc e LSRJ ou Mnt e Org, ainda ocorre interrupção da floresta, seja pela altitude das serras, como no primeiro caso, seja pela sombra de chuva nos reversos dessas serras, como no segundo caso. O vale do Rio Paraíba do Sul, localizado em um desses reversos em grande parte da sua extensão, ainda divide as áreas Org, Boc e LSRJ de um lado e SEsp e Mnt de outro.

Outra inferência que se deriva dos padrões filogenéticos dos opiliões é que várias dessas barreiras, em particular as mais novas, teriam que ser cíclicas, isto é, apareceriam, dando tempo à especiação, e desapareceriam ou reduziriam sua importância, dando tempo para que muitas dessas espécies se expandissem suas áreas de distribuição, voltando a aparecer em locais onde haviam sido extintas localmente, e

assim por diante. Como exemplo, pode-se observar a filogenia do gênero *Heteromitobates*, com seis espécies que vivem nas áreas de endemismo Boc, LSRJ e SMSP (Figura 16.6). As redundâncias nas relações entre as áreas podem ser explicadas nesse modelo por dois ciclos, admitindo-se que as espécies teriam ampliado suas distribuições para as três áreas nos ciclos de ampliação da floresta e, posteriormente, sofreriam três especiações em cada período vicariante, com duas extinções ou manchas em Boc e LSRJ. Claro que, nesse caso, admite-se também que não houve extinções de linhagens mais antigas dentro do gênero e que os processos são simétricos, mas é justamente o caráter dinâmico desses processos cíclicos – agindo em unidades isoladas, que são as espécies, e possibilitando dispersões, isolamentos e extinções desiguais – que cria um padrão politômico no padrão biogeográfico geral e alto endemismo e diversidade na floresta. Esses tipos de processos, que Dalton S. Amorim (comunicação pessoal) chamou de “barreiras reiterativas”, podem ser relacionados aos refúgios de florestas em épocas secas, às transgressões marinhas em épocas úmidas e até mesmo à destruição ambiental causada pelos pulsos tectônicos e movimentos geológicos de massa, ocorridos na constituição do relevo acidentado da costa oriental brasileira.

Considerações finais

A Mata Atlântica é caracterizada por grandes variações em sua biota, acompanhando as fisionomias diferentes, atualmente marcadas por regimes climáticos diferentes, e endemismos mesmo dentro de uma mesma fisionomia, causados por processos históricos variados. Os opiliões têm características relevantes para o estudo de biogeografia histórica, como o seu alto grau de endemismo, principalmente em florestas tropicais, como a Mata Atlântica. Seus padrões biogeográficos refletem a história da porção mais úmida desse grande domínio formado pelas diversas fisionomias. Espera-se que os seus padrões possam se repetir em muitos organismos que tenham as restrições climáticas e ecológicas semelhantes às dos opiliões, como grilos e pererecas. Mesmo em organismos com gerações mais longas ou menores restrições, como vertebrados, os mesmos eventos podem ter causado diferenciação em nível populacional^{20,22,28,30,55}.

Após o isolamento e a formação da Floresta Atlântica como unidade biogeográfica, as principais disjunções da floresta estariam relacionadas aos vales do Rio Doce e Rio Paraíba do Sul, seja pelo tectonismo responsável pelos seu surgimento ou pelo fato de os próprios rios servirem como barreiras, principalmente em períodos de transgressão marinha. Os vales do Rio Ribeira do Iguape, a Baía de Todos os Santos e o surgimento da Caatinga podem ter sido disjunções secundárias e teriam contribuído para a delimitação das 13 áreas de endemismo encontradas. O soergimento das serras também teria influenciado, mais recentemente, o desenvolvimento do padrão de endemismo encontrado, sendo mais importante na formação das escarpas onde ocorrem as chuvas orográficas e reversos com sombra de chuva e ambientes altos, onde se dá a interrupção da floresta.

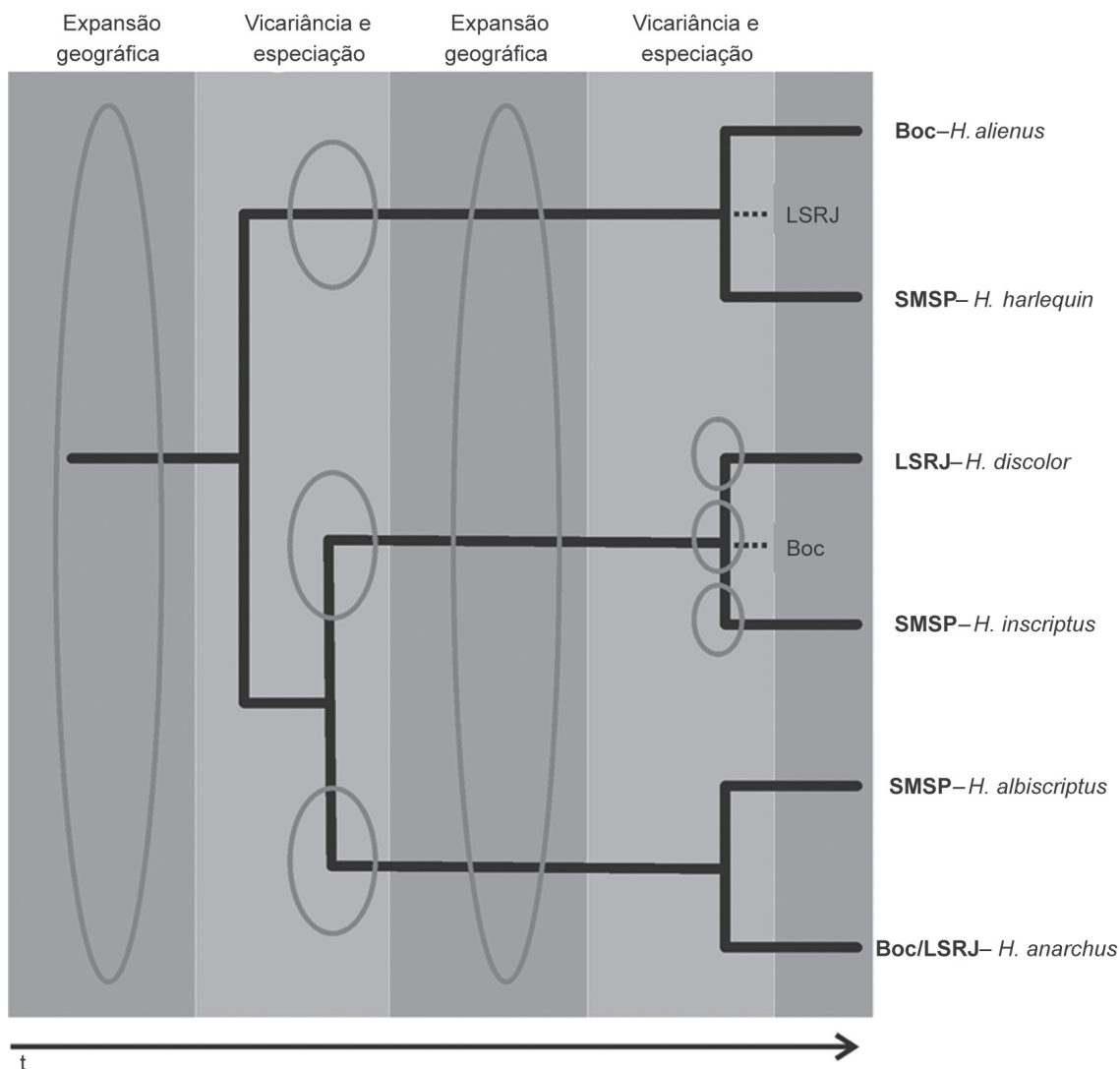


Figura 16.6 Modelo que explica o padrão redundante da filogenia das espécies do gênero *Heteromitobates* (Goniosomatinae) em relação às áreas em que elas ocorrem. A partir de uma espécie ancestral que vive originalmente em uma única área ancestral, diversificam-se seis espécies atuais que vivem nas áreas de endemismo Boc, LSRJ e SMSP. A redundância nas relações entre essas áreas pode ser explicada por dois ciclos em que barreiras reiterativas agem separando as áreas (elipses cinzas) e causando especiação (parte bege), alternando com épocas sem barreiras, quando ocorre a expansão das espécies sobre as três áreas (parte verde). Para completar o quadro, é preciso hipotetizar duas extinções recentes (ramos pontilhados) e a falha na especiação da espécie *H. anarchus*, mesmo após a separação das áreas Boc e LSRJ. Exemplos de processos que coincidem com esse modelo são os provocados pelas flutuações climáticas, criando refúgios ou manchas florestais separadas em épocas secas (*área bege*) e florestas contínuas entre as áreas em épocas mais úmidas (*área verde*).

Os refúgios florestais em períodos glaciais, que aconteceram pelo menos desde o Plioceno, também parecem ter influenciado bastante na alta diversidade e endemismo, além de terem criado um padrão biogeográfico bastante reticulado. A diversificação na floresta, pelo menos para opiliões, parece ser impulsionada por processos cíclicos de restrição e vicariância, alternados com simpatria e dispersão, com barreiras reiterativas, como áreas não florestadas entre refúgios e transgressões marinhas. Entretanto, deve-se levar em conta que processos descritos por modelos diferentes se complementam para explicar especiação e diversidade, ainda mais em áreas continentais.

Assim, o tectonismo que abre o vale e forma a serra teria influenciado a formação de refúgios florestais em momentos diferentes e alternados, que, por sua vez, teriam sido influenciados por escarpas e vales, alternados por transgressões marinhas e influência sedimentar-marinha. Esses processos funcionam de forma dinâmica e conjunta e não impedem a formação de um padrão geral que possa ser revelado, como o dos opiliões, aqui apresentado. O entendimento detalhado das relações biogeográficas entre as áreas da Mata Atlântica e de seu próprio passado depende da compreensão de uma história geomorfológica e climática bastante complexa.

Referências bibliográficas

- POR, F. D. *Sooretama: the Atlantic rain forest of Brazil*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1992. 130 p.
- LEDRU, M.; MOURGUIART, P.; RICCOMINI, C. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*, v. 271, p. 140-152, 2009.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, v. 32, p. 793-810, 2000.
- ALMEIDA-NETO, M. *et al.* Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *J. Biogeogr.*, v. 33, p. 361-375, 2006.
- MORLEY, R. J. *Origin and evolution of tropical rain forests*. Manhattan: John Wiley & Sons, 2000. 378 p.
- FONSECA, G. A. B. *et al.* Atlantic forest. In: MITTERMEIER, R. A. *et al.* *Hotspots revisited*. Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Mexico: CEMEX & Agrupación Sierra Madre, 2004. p. 84-91.
- PINTO-DA-ROCHA, R.; DASILVA, M. B.; BRAGAGNOLO, C. Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. *J. Arachnol.*, v. 33, p. 290-299, 2005.
- AMORIM, D. S.; PIRES, M. R. S. Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation. In: BICUDO, C. E. M.; MENEZES, N. A. *Biodiversity in Brazil – A first approach*. São Paulo: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, 1996. p. 183-219.
- BATES, J. M.; HACKETT, S. J.; CRACRAFT, J. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *J. Biogeogr.*, v. 25, p. 783-793, 1998.
- EBERHARD, J. R.; BERMINGHAM, E. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 36, p. 288-304, 2005.
- ROIG-JUÑENT, S. R.; COSCARÓN, S. Biogeographical history of the Neotropical and Neantarctic Simuliidae (Diptera). *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, v. 3, p. 119-134, 2001.
- COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.*, v. 30, p. 71-86, 2003.
- PORZECANSKI, A. L.; CRACRAFT, J. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.*, v. 32, p. 261-275, 2005.
- MORRONE, J. J. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, v. 3782, p. 1-110, 2014.
- MÜLLER, P. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm*. The Hague: Dr. W. Junk B. V. Publishers, 1973.
- COSTA, L. P.; FONSECA, G. A. B.; FONSECA, M. T. Biogeography of South America forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, v. 32, p. 872-881, 2000.
- PRANCE, G. T. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 1982. p. 137-158.
- SILVA, J. M. C.; CASTELETTI, C. H. M. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica; Belo Horizonte: Conservação Internacional, 2005. p. 43-59.
- SILVA, S. M. *et al.* Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 107, p. 39-55, 2012.
- PELEGRINO, K. C. M. *et al.* Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 85, p. 13-26, 2005.
- CABANNE, G. S.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 91, p. 73-84, 2007.
- THOMÉ, M. T. C. *et al.* Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 55, p. 1018-1031, 2010.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *J. Biogeogr.*, v. 35, p. 1187-1201, 2008.
- TUOMISTO, H. Interpreting the biogeography of South America. *J. Biogeogr.*, v. 34, p. 1294-1295, 2007.
- LARA, M. C.; GEISE, L.; SCHNEIDER, C. J. Diversification of small mammals in the Atlantic forest of Brazil: testing the alternatives. In: LACEY, E. A.; MYERS, P. *Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography* (a celebration of the career of James L. Patton). Berkeley, Los Angeles, and London: University of California Press, 2005. p. 311-333.
- HAFNER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, v. 165, p. 131-137, 1969.
- WHITMORE, T. C.; PRANCE, G. T. *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Oxford: Clarendon Press, 1987. 214 p.
- CARNAVAL, A. C. *et al.* Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, v. 323, p. 785-789, 2009.
- BATALHA-FILHO, H. *et al.* Phylogeography and historical demography of the neotropical stingless bee *Melipona quadri-fasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, v. 41, p. 534-547, 2010.
- MARTINS, F. M.; Templeton, A. R.; Pavan, A. C. O.; Kohlbach, B. C.; Morgante, J. S. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evol. Biol.*, v. 9, n. 294, 2009.
- BRAGAGNOLO, C. *et al.* Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: Evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. *Biol. Conserv.*, v. 139, p. 389-400, 2007.
- WILLEMART, R. H.; GNASPINI, P. Spatial distribution, mobility, gregariousness and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Anim. Biol.*, v. 54, p. 221-235, 2004.
- KURY, A. B. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Rev. Ibérica Aracnol.*, v. 1, p. 5-337, 2003.
- FERREIRA, C. P. *Revisão sistemática e análise filogenética do gênero Metavononoides Roewer, 1927 (Arachnida, Opiliones, Cosmetidae)*. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2006.
- YAMAGUTI, H. Y.; PINTO-DA-ROCHA, R. Taxonomic review of Bourguiiinae, cladistic analysis, and a new hypothesis of biogeographic relationships of the Brazilian Atlantic Rainforest (Arachnida: Opiliones, Gonyleptidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 166, p. 319-362, 2009.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arq. Zool. S. Paulo*, v. 36, p. 357-464, 2002.
- DaSilva, M. B.; GNASPINI, P. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. *Invertebr. Syst.*, v. 23, p. 530-624, 2009.

38. VASCONCELOS, E. G. *Revisão taxonômica de Mischonyx Bertkau, 1880 (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae)*. Rio de Janeiro: UFRJ, 2003. Dissertação (Mestrado) – Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2003.
39. DaSILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review and cladistic analysis of the Hernandariinae (Opiliones: Gonyleptidae). *Zoologia*, v. 27, p. 577-642, 2010.
40. MENDES, A. C. Phylogeny and taxonomic revision of Heteropachylinae (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 163, p. 437-483, 2011.
41. PINTO-DA-ROCHA, R.; BRAGAGNOLO, C. Review of Brazilian Atlantic Rainforest harvestman *Longiperna* (Opiliones: Gonyleptidae: Mitobatinae). *Zoologia*, v. 27, p. 993-1007, 2010.
42. BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic reviews of *Promitobates* Roewer, 1913 and cladistics analysis of *Mitobatinae* Simon, 1879 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Zootaxa*, v. 3308, p. 1-48, 2012.
43. HARA, M. R.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review and cladistic analysis of the genus *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Zootaxa*, v. 2698, p. 1-136, 2010.
44. BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R. Review of the Brazilian harvestman genus *Roeweria* Mello-Leitão, 1923 (Opiliones: Gonyleptidae). *Zootaxa*, v. 2270, p. 39-52, 2009.
45. PINTO-DA-ROCHA, R.; BRAGAGNOLO, C. Systematic revision and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Sodreaniinae (Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebr. Syst.*, v. 24, p. 509-538, 2010.
46. PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review of the neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). *Arquiv. Zool. S. Paulo*, v. 33, p. 163-342, 1997.
47. PINTO-DA-ROCHA, R.; VILLAREAL-MANZANILLA, O. Cladistic analysis of the Stygninae and description of a new species of *Protimesius* Roewer, 1913 (Opiliones: Stygnidae). *Zootaxa*, v. 2176, p. 48-56, 2009.
48. KURY, A. B. A new genus of Stygninae from a relictual rainforest in Ceará, northeastern Brazil (Opiliones, Laniatores, Stygnidae). *Zootaxa*, v. 2057, p. 63-68, 2009.
49. MORRONE, J. J. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, v. 43, p. 438-441, 1994.
50. SZUMIK, C. A.; GOLOBOFF, P. Areas of endemism: improved optimality criteria. *Syst. Biol.*, v. 53, p. 968-977, 2004.
51. SUGUIO, K. *et al.* Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. In: SOUZA, C. R. G. *et al.* *Quaternário do Brasil*. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Ribeirão Preto: Holos, 2005. p. 114-129.
52. ROSSETI, D. F.; GÓES, A. M. Marine influence in the Barreiras formation, state of Alagoas, northeastern Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.*, v. 81, p. 741-755, 2009.
53. TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. Uma breve descrição sobre a história natural dos Brejos Nordestinos. In: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*. Série Biodiversidade, 9. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. p. 17-24.
54. SAADI, A. *et al.* Neotectônica da plataforma brasileira. In: SOUZA, C. R. G. *et al.* *Quaternário do Brasil*. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. Ribeirão Preto: Holos, 2005. p. 211-234.
55. GRAZZIOTIN, F. G.; MONZEL, M.; ECHEVERRIGARAY, S.; BONATTO, S. L. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Mol. Ecol.*, v. 15, p. 3969-3982, 2006.