

Filogeografia

Phylogeography

Felipe de Mello Martins¹, Marcus Vinícius Domingues²

¹Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

²Universidade Federal do Pará, Campus Bragança Brasil

Resumo. A filogeografia é definida como o estudo dos princípios e processos que determinam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas. Neste artigo, revisamos brevemente a história e escopo da filogeografia, bem como apresentamos um panorama atual da filogeografia no Brasil, destacando áreas carentes em estudos e potenciais desafios.

Palavras-chave. *Filogeografia, biogeografia, árvores de genes.*

Abstract. Phylogeography is defined as the study of principles and processes governing the geographical distribution of genealogical lineages. In this manuscript, we briefly review the history and purview of phylogeography, and also overlook the current state of the art of phylogeography in Brazil, highlighting understudied areas and possible challenges.

Key words. *Phylogeography, biogeography, genetrees.*

Contatos dos autores:
felipemartins1305@gmail.com
mvdomingues71@gmail.com

Recebido 14ago10

Aceito 15mai11

Publicado 07nov11

Introdução

A filogeografia é definida como o estudo dos princípios e processos que determinam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas (Avise e col., 1987). Como o próprio nome indica, a filogeografia lida não somente com as relações filogenéticas entre os táxons estudados, mas com os componentes históricos responsáveis pela distribuição espacial das linhagens. A análise e interpretação da distribuição de linhagens requerem o processamento conjunto de informações de uma série de disciplinas, incluindo sistemática filogenética, genética de populações, etologia, demografia, paleontologia, geologia, entre outras. O caráter multidisciplinar da filogeografia, em particular das áreas do conhecimento envolvidas, faz com que esta disciplina crie uma ponte entre processos micro e macroevolutivos.

Apesar dos processos micro e macroevolutivos serem historicamente tratados de forma separada, estes processos sempre estiveram intimamente ligados, um como extrapolação do outro. Os ramos de uma árvore filogenética que considera linhagens em escala macroevolutiva possuem uma subestruturação hierárquica que consiste de ramos cada vez menores, resultando, em última análise, numa relação de parentesco de uma geração para outra (Fig. 1). Tanto a genética de populações quanto a sistemática filogenética lidam com relações de ancestrali-

dade, pois é através dessas genealogias que os genes são transmitidos, traçando o caminho de hereditariedade (conceito da genética de populações) que, por sua vez, estarão impressos na filogenia (conceito da sistemática) A filogeografia une micro e macroevolução justamente por utilizar ambas as abordagens e conceitos em uma só análise.

Em sua essência, a filogeografia lida com a distribuição espacial de alelos cuja relação filogenética pode ser inferida. Porém, ao contrário da percepção corrente, esta disciplina não precisa basear-se exclusivamente em dados moleculares. Pesquisas filogeográficas podem ser realizadas com dados morfológicos, comportamentais ou outros quaisquer desde que analisadas através de uma perspectiva filogenética ao longo de uma distribuição geográfica (Avise, 2000).

A história do desenvolvimento da filogeografia está intimamente ligada ao desenvolvimento de novas tecnologias e marcadores moleculares na década de 70. Na década anterior, o desenvolvimento da eletroforese de proteínas (alozimas) permitiu pela primeira vez que a diversidade genética das espécies fosse acessada de forma direta, mas manteve a descontinuidade entre estudos micro e macroevolutivos, uma vez que os alelos eram identificados por possuírem diferentes propriedades eletroforéticas, mas não era possível estimar relações de ance-

tralidade entre estes alelos. A descoberta das enzimas de restrição e subsequente surgimento de algoritmos capazes de estimar distância genética a partir de mapas de restrição foram fundamentais para o surgimento da disciplina. Estudos em DNA extracromossômico na primeira metade da década de 70 mostraram que o DNA mitocondrial (DNAmt) em animais possui uma alta taxa de evolução. Em 1975, um trabalho pioneiro utilizou mapas de restrição em DNAmt para estimar relações filogenéticas entre espécies de lagartos partenogenéticas (Brown e Wright, 1975). O primeiro estudo utilizando uma abordagem explicitamente filogeográfica foi de Avise e colaboradores em 1979, que estudaram roedores dos gêneros *Peromyscus* e *Geomys* na América do Norte. Tais estudos já apresentavam os elementos básicos da abordagem filogeográfica que permanecem até hoje. Após a publicação de outros trabalhos com a mesma abordagem, o termo filogeografia foi cunhado por Avise e colaboradores em um ensaio clássico de 1987.

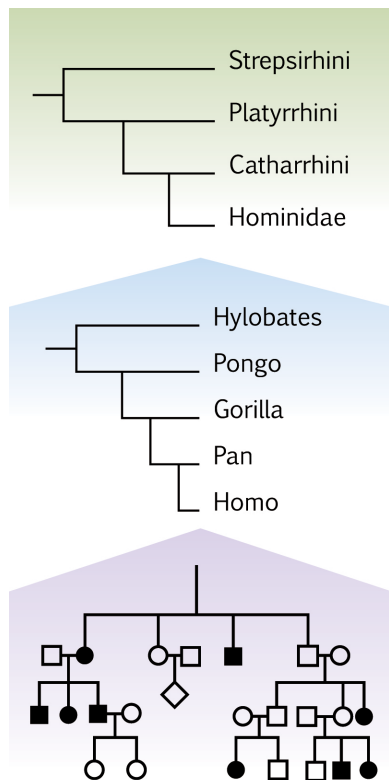


Figura 1. Processos micro e macro evolutivos estão intimamente ligados, um como extrapolação do outro. Ao submeter uma árvore filogenética (e.g. filogenia da Ordem Primata) a um aumento de resolução em última análise chega-se a uma relação de *pedigree* (heredograma). Adaptado de Avise e colaboradores (1987).

Publicado originalmente em: 137-150 / Figura 8.1 / Carvalho CJB, Almeida EAB: Biogeografia da América do Sul 1 Edição, publicado por Editora Roca, Copyright © (2011).

Estes trabalhos pioneiros e o surgimento da filogeografia como disciplina trouxeram o aspecto revolucionário de utilizar conceitos filogenéticos ao nível intraespecífico, introduzindo a noção não ortodoxa de considerar os indivíduos de uma espécie como unidades taxonômicas operacionais (*Operational Taxonomic Units*—OTUs) em análises de genética de populações. Os trabalhos pioneiros de genética de populações utilizavam-se principalmente alozimas como marcadores de fluxo gênico (marcadores com baixa resolução e sem informação filogenética). As unidades para análise (OTUs, que nesse caso eram chamados de demes ou populações) eram sempre definidas *a priori*, geralmente por sua localidade geográfica. Após a análise dos dados coletados, tais unidades poderiam ou não ser confirmadas através da comparação de frequências alélicas utilizando abordagens estatísticas, extremamente sensíveis a erros de amostragem. A partir do momento que é possível recuperar a história evolutiva de determinados marcadores em indivíduos amostrados, não há necessidade de elaboração de premissas sobre a história das populações - que passam a ser definidas *a posteriori*, depois da reconstrução filogenética. Além disso, o alto grau de resolução apresentado por sequências de DNA torna possível descartar preocupações exageradas quanto aos erros de amostragem, tão frequentes em estudos anteriores.

Abordagem filogeográfica

A abordagem filogeográfica clássica consiste em sobrepor uma genealogia ao mapa de distribuição das amostras analisadas a fim de encontrar (ou não) concordância entre as linhagens e sua distribuição no espaço. Avise e colaboradores (1987) utilizavam as seguintes premissas na formulação de estudos filogeográficos: (1) a maior parte das espécies é composta de populações geograficamente estruturadas cujos membros ocupam ramos distintos em uma genealogia; (2) espécies que possuem pouca ou nenhuma estrutura filogeográfica possuem hábitos que incluem dispersão de indivíduos ou grupos e ocupam áreas onde não existem barreiras físicas conspícuas que impeçam o fluxo gênico; e (3) grupos intraespecíficos monofiléticos separados por grandes distâncias genéticas surgem de persistentes barreiras ao fluxo gênico.

Avise e colaboradores (1987), com base nos estudos publicados até então, resumiram os

possíveis padrões filogeográficos que podem ser encontrados ao se estudar organismos. São basicamente cinco padrões resultantes da combinação de dois fatores: a magnitude da divergência genética encontrada entre as linhagens e o grau de localização (ou circunscrição) geográfica das mesmas. Os diferentes padrões estão representados na Figura 2.

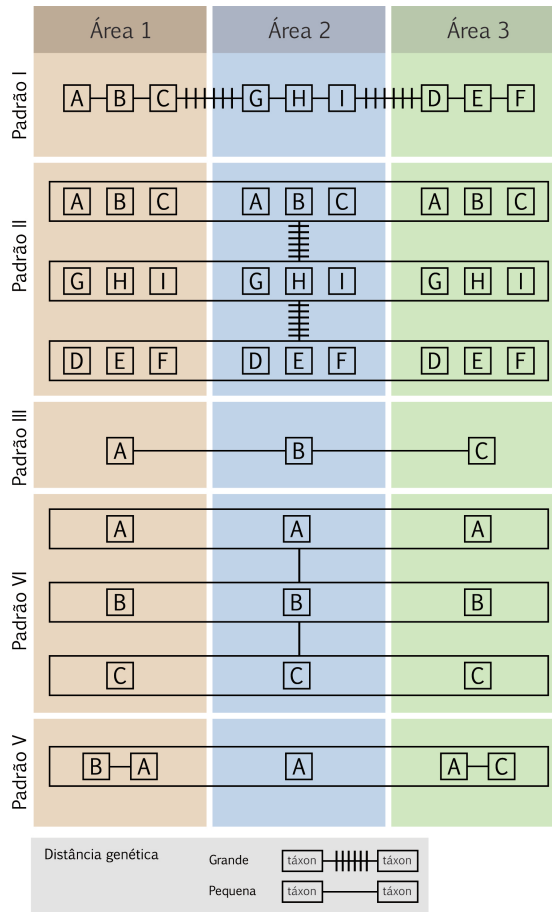


Figura 2. Representação dos cinco padrões filogeográficos descritos por Avise (2000) demonstrando a relação entre distância genética e distribuição geográfica das linhagens genéticas. Adaptado de Avise (2000).

Publicado originalmente em: 137-150 / Figura 8.5 / Carvalho CJB, Almeida EAB: *Biogeografia da América do Sul* 1 Edição, publicado por Editora Roca, Copyright © (2011)

As premissas utilizadas para definir os cinco padrões filogeográficos básicos são bastante simples. A vicariância e isolamento geográfico geram diferenciação genética entre populações ou espécies em marcadores genéticos, seja por ação de seleção ou por deriva genética, mutação e sorteio de linhagens. Se o tempo de isolamento for longo suficiente, as demes (populações) apresentarão monofiletismo recíproco. Se o tempo de separação for longo, os clados identificados estarão separados por uma alta divergência genética (padrão tipo I); se for re-

lativamente recente, a divergência genética será baixa (padrão tipo III). Quando ocorre contato secundário entre duas populações que permaneceram isoladas no passado, é possível encontrar linhagens divergentes ocupando a mesma área geográfica (padrão tipo II). Quando não existem barreiras para o fluxo gênico, que ocorre indiscriminadamente ao longo da área de ocorrência da espécie, este possui um efeito homogeneizante que impede o surgimento de linhagens divergentes geograficamente estruturadas (padrão tipo IV). Em alguns casos do padrão IV, existem linhagens que possuem ocorrência restrita como consequência de baixo fluxo gênico contemporâneo entre populações historicamente ligadas (padrão tipo V) (ver Avise, 2000 para exemplos).

Os estudos pioneiros em filogeografia demonstraram que as premissas levantadas na publicação original de 1987 eram uma aproximação válida: organismos de baixa vagilidade, como roedores, invariavelmente eram formados por populações altamente divergentes e geograficamente distintas, enquanto espécies com alto potencial de dispersão (como aves e organismos marinhos) comumente apresentavam ausência de estruturação geográfica (padrão IV).

No Brasil, muitos estudos foram realizados na década de 90 na Amazônia, com intuito de avaliar as diferentes hipóteses históricas criadas para explicar a grande diversidade encontrada neste bioma, como as hipóteses de rios como barreiras, refúgios e gradientes ecológicos. Durante esses anos, que surgiu a necessidade de refinar e incrementar as análises filogeográficas, uma vez que sobrepor árvores de genes em mapas não era uma abordagem capaz de discriminar entre os diferentes processos históricos que podem gerar o mesmo padrão filogenético observado (ver Patton e da Silva, 1998). A partir do final dos anos 90, os estudos filogeográficos passaram a empregar múltiplos marcadores com diferentes características (DNAmt, DNA nuclear e dados morfológicos). Estudos como estes foram capazes de demonstrar filopatria (permanência durante toda a vida na localidade de nascimento) de fêmeas e dispersão de machos (Castella e col., 2001), correlação entre clados filogeográficos e morfologia associada a história natural (Miller-Butterworth e col., 2003) e diferenças em introgressão entre diferentes marcadores moleculares (Melo-Ferreira e col., 2005). A partir dos anos 2000, finalmente pas-

sou a ocorrer a integração entre a filogeografia comparativa e a teoria da coalescência, mais uma vez impulsionadas por avanços tecnológicos que permitiram a implementação de análises coalescentes em computadores com alta capacidade de processamento. O coalescente (ou teoria da coalescência) engloba uma coleção de tratamentos matemáticos formais às relações de ancestralidade e descendência a partir de uma amostragem e é considerado o maior avanço em genética de populações dos últimos 20 anos (Nordborg, 2001). A partir da integração entre a filogeografia e o coalescente os trabalhos empíricos desta última disciplina tornaram-se mais complexos e capazes de discriminar estatisticamente diferentes cenários históricos capazes de gerar estrutura geográfica em atributos genéticos.

A filogeografia é um campo que não para de crescer e ampliar sua característica multidisciplinar. Como na época do surgimento da disciplina, seu desenvolvimento está intimamente ligado aos avanços tecnológicos e metodológicos da ciência com um todo, que permitem a formação de conjuntos de dados cada vez mais complexos, passando de estudos que se utilizavam somente de DNAm há 10 anos atrás para a era da genômica. Estudos filogeográficos realizados hoje contam não só com as abordagens filogenéticas e de genética de populações clássicas, mas também com sofisticados métodos de inferência em demografia histórica baseados e abordagens matemáticas e estatísticas da teoria da coalescência, simulações de complexos cenários demográficos históricos associados a modelagem de nichos paleoclimáticos e ferramentas computacionais cada vez mais eficientes.

Estudos filogeográficos no Brasil: Estado da arte, desafios e perspectivas

Logo após o termo filogeografia ser cunhado através da publicação clássica de 1987, rapidamente um grande número de pesquisadores adotaram a disciplina, que cresceu exponencialmente na comunidade científica, merecendo um número especial e exclusivo da revista *Molecular Ecology* em 1998 (número 7, volume 4). De 1987 a 2009, conforme dados disponíveis no *ISI Web of Science*SM, 4.376 artigos que apresentam a palavra "filogeografia" (ou sua derivação, "filogeográfico") em seu título, resumo ou palavras-chaves foram publicados (Figura 3). Os estudos publicados abrangem represen-

tantes dos cinco reinos conhecidos, incluindo também os vírus. Constatou-se também que houve um aumento muito grande de publicações na última década, saltando de 97 em 1999 para 1126 em 2008 e primeiro semestre de 2009. Este recente progresso na área é fruto não só do aumento do interesse da comunidade científica mas também de uma melhor compreensão de processos e padrões de distribuição dos organismos aliada a novos métodos, técnicas, genomas disponíveis e computadores mais potentes (revisado em Beheregaray, 2008 e Avise, 2009).

Todavia, o número de publicações abordando a filogeografia de organismos Neotropicais quando comparados com os dados acima citados é pouco expressivo (Figura 3). Paradoxalmente, a região Neotropical é conhecida por sua megadiversidade, uma vez que estima-se que 14% da biota mundial é encontrada apenas no Brasil (Lewinsohn e Prado, 2005). Somente em 1996, quase dez anos depois do artigo clássico de Avise e colaboradores, foi publicado o primeiro estudo filogeográfico em organismos sul americanos (revisão em Patton e da Silva, 1998). Desde então (1996-2009), apenas outros 236 artigos foram publicados. Uma das possíveis explicações para este fato é que muitos táxons Neotropicais permanecem pouco definidos do ponto de vista taxonômico, filogenético, geográfico e em muitos casos dos aspectos mais básicos de sua história natural. Associado a este fato, têm-se o problema do baixo número de sistemas, em vários grupos de organismos, limitando assim um refinamento melhor dos modelos a serem estudados.

Ao decompor a produção científica no país no nível de grupos taxonômicos, os metazoários tem o maior número de trabalhos publicados (185), com destaque para a produção em vertebrados terrestres (58%), seguida dos invertebrados terrestres, vertebrados aquáticos, invertebrados aquáticos e invertebrados parasitas, com 18%, 14%, 7% e 3%, respectivamente. Observa-se que os vertebrados terrestres representam o grupo taxonômico com maior número de publicações. Esta desigualdade pode ser explicada em parte pelo fato de que os primeiros modelos estudados em filogeografia foram vertebrados terrestres, onde grande parte dos padrões, processos e protocolos foram fundamentados. Justifica-se, então, a replicação de trabalhos filogeográficos utilizando-se estes organismos como modelo para a fauna Neotropical; além disso, os estudos realizados nos Neo-

tropicais eram realizados pelos mesmos grupos pioneiros nos EUA.

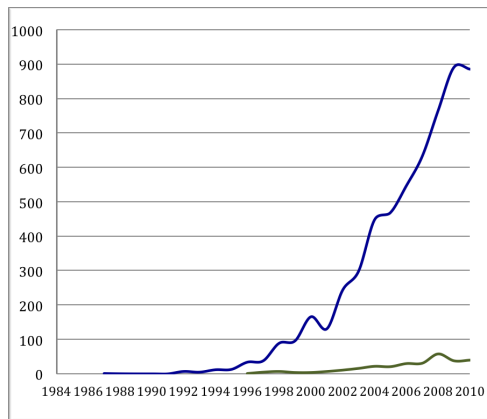


Figura 3. Gráfico representando número de publicações em filogeografia para região Neotropical (linha verde) e para o mundo (linha azul). Adaptado de Martins e Domingues (2011).

Publicado originalmente em: 137-150 / Figura 8.7 / Carvalho CJB, Almeida EAB: Biogeografia da América do Sul 1 Edição, publicado por Editora Roca, Copyright © (2011)

O singelo aumento de publicações nos últimos dez anos (um salto de quatro para 39 publicações de 1998 a 2008) também pode ser justificado, a partir da informação de que somente na última década, pesquisadores brasileiros dedicados a estudos filogeográficos, oriundos de laboratórios no exterior onde obtiveram seu doutorado, estão formando a primeira geração de pesquisadores em instituições brasileiras focados em estudar a fauna Sul Americana. As possibilidades para estudos filogeográficos no Brasil são muitas: além do desequilíbrio já citado (que se traduz em uma carência de estudo filogeográficos em invertebrados), os estudos de filogeografia no Brasil também são enviesados quando o assunto é a área estudada. Os primeiros estudos publicados com a fauna brasileira focaram-se no bioma Amazônia, e muitos dos estudos publicados até hoje tratam da fauna deste bioma. Nos últimos anos, a maior parte das publicações tem sido realizada com a fauna da Mata Atlântica, um dos biomas mais ameaçados do planeta. Outras formações vegetais brasileiras como o Cerrado, a Caatinga, o Pantanal e os campos sulinos permanecem virtualmente sem estudos filogeográficos e, numa escala maior, carentes de estudos biogeográficos.

Espera-se que o número de artigos publicados venha a aumentar nos próximos anos, a partir da contribuição das novas gerações de pesquisadores interessados pela compreensão da evolução espacial das biotas pela realização de estudos filogeográficos.

Agradecimentos

Agradecemos ao Professor Silvio Nihei pelo convite feito a nós pra escrever este texto, e a Leon Franciatto e Mariana V. Siqueira pelas figuras. Agradecemos também a dois revisores anônimos pelas sugestões

Bibliografia

- Avise, J. C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Avise, J.C. (2009). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36, 3–15.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. (1987). Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between Population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489-522.
- Avise, J. C., Giblin-Davidson, C., Laerm, J., Patton J.C., Lansman R.A. (1979). Mitochondrial DNA evolution clones and matriarchal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher, *Geomys pinetis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 76, 6694–6698.
- Beharar, L.B. (2008). Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology* 17, 3754–3774.
- Brown, W.M., e Wright, J.M. (1975). Mitochondrial DNA and the origin of parthenogenesis in whiptail lizards (*Cnemidophorus*). *Herpetological review* 6, 70-71.
- Castella, V., Ruedi M., Excoffier, L. (2001). Contrasted patterns of mitochondrial and nuclear structure among nursery colonies of the bat *Myotis myotis*. *Journal of Evolutionary Biology* 14, 708-720.
- Lewinsohn, T. M. e Prado, P. I. (2005). Quantas espécies há no Brasil? Belo Horizonte: *Megadiversidade* 1, 36–42.
- Martins, F.M., e Domingues, M.V. Filogeografia. Em Carvalho, C.J.B., Almeida E.A.B. (Eds). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. São Paulo: Editora Roca.
- Miller-Butterworth, C.M., Jacobs, D.S., Harley, E.H. (2003). *Technol.* 34, 4294–4300 (2000). Strong population substructure is correlated with morphology and ecology in a migratory bat. *Nature* 424, 187-191
- Melo-Ferreira, J., Boursot, P., Suchentrunk, F., Ferrand, N., Alves, P.C. (2005). Invasion from the cold past: extensive introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into three other hare species in northern Iberia. *Molecular Ecology* 14, 2459-2464.
- Nordborg, M. (2001). Coalecent theory. In Balding, D., Cannings, C., Bishop, M. (Eds). *Handbook of Statistical Genetics*. West Sussex, England: John Wiley & Sons.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F. (1998). Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. In Berlocher, S., Howard, D. (Eds) *Endless forms: Species and speciation*. New York: Oxford University Press, 202–213.