Adriana Marcela Morales Guerrero

Eficiência dos métodos de codificação em análises de
endemismo: um exemplo do Oceano Atlântico Sul-
Occidental

Efficiency of coding methods in endemism analyses: an
example of the South-Western Atlantic Ocean

São Paulo

2015

Adriana Marcela Morales Guerrero

Eficiência dos métodos de codificação em análises de
endemismo: um exemplo do Oceano Atlântico Sul-
Occidental

Efficiency of coding methods in endemicity analyses: an
example of the South-Western Atlantic Ocean

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo, para a obtenção de
Título de Mestre em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Antonio C. Marques

São Paulo

2015

Morales-Guerrero, Adriana M.

Eficiência dos métodos de codificação em análises de
endemismo: um exemplo do Oceano Atlântico Sul-Occidental

72 + VI páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Biogeografia marinha; 2. Endemismo; 3.
Hydrozoa. I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a) Dr(a)

Prof(a) Dr(a)

Prof. Dr. Antonio C. Marques

Abstract

Areas of endemism or biotic elements comprise regions delimited by more than one taxon with coincident patterns of distribution. There is not an accepted universal protocol for delimitation of areas of endemism, and therefore, they are identified by several different methods. In this study, we propose an integrative comparison of different methods for identification of areas of endemism based on data of hypothetical and real distributions. Therefore, the general aims of this study are: (1) to compare the Parsimony Analysis of Endemicity (PAE), the Endemicity Analysis (EA) and a new coding method that we propose, the Three-Item Analysis of Distributions (3ID) to contrast their performance based on their ability to identify hypothetical predefined areas of endemism representing non-conflicting, nested and overlapping patterns; (2) to analyze the patterns of distribution of benthic, pelagic and benthopelagic non-siphonophore hydrozoans of the Southwestern Atlantic Ocean (SWAO), to test previous biogeographic hypotheses of regionalization for the area and to evaluate the performance of the endemism methods based on real datasets.

In chapter 2, entitled “Comparison of analysis of endemism procedures based on hypothetical distributions”, we compared the performance of PAE, EA and 3ID, and we found that 3ID has the greatest percentage of success in retrieving predefined areas of endemism. EA is the only method that recovers overlapping patterns, but it can also find spurious patterns. We recommend the use of 3ID together with EA as the best available option for hypothesizing areas of endemism.

In chapter 3, entitled “Biogeographic patterns of benthic and planktonic hydrozoans from the southwestern Atlantic Ocean”, we used the distribution 214 hydrozoan species from the SWAO (20°-60°S, 33°-75°W), which were organized in different data matrices (concatenated, benthic, pelagic, and benthopelagic) according to the different life cycle strategies in Hydrozoa. All matrices were analyzed through PAE, EA and 3ID. The resulting areas showed three broad biogeographic patterns: (1) Tropical, (2) Warm-Temperate and (3) Cold-Temperate. The output patterns varied according to the life cycle of hydrozoan species, demonstrating the importance in analyzing separately data of species

with different strategies of life cycle. Each method performed differently, and we concluded that the use of 3ID and EA together is the best approach to infer strong biogeographic patterns for the marine realm.

Resumo

Área de endemismo ou elemento biótico é uma região geográfica que apresenta congruência distribucional entre táxons. Não há um padrão aceito universalmente para delimitação de áreas de endemismo e, portanto, várias metodologias são usadas para sua identificação. Nesta dissertação, propomos uma comparação integrada de alguns métodos de análises de endemismo, com base em dados de distribuição hipotéticos e reais. Desta forma, este estudo tem como objetivos: (1) comparar a Análise de Parcimônia de endemidade (PAE), a Análise de endemidade (EA) e um novo método de codificação que propomos a Análise de Distribuições de Três-Itens (3ID), avaliando sua performance com base na capacidade de identificar padrões hipotéticos predefinidos de áreas de endemismo, representando áreas não conflitantes, aninhadas e sobrepostas; (2) analisar os padrões de distribuição de 214 espécies de hidrozoários bentônicos, pelágicos e benthopelágicos não-sifonóforos do Oceano Atlântico Sul Ocidental (OASO), usando três métodos biogeográficos para testar hipóteses anteriores de regionalização biogeográfica e avaliar o performance da PAE, a EA e a 3ID com conjuntos de dados reais.

No capítulo 2, intitulado “Comparison of analysis of endemism procedures based on hypothetical distributions”, nós comparamos a PAE, EA e 3ID e encontramos que a 3ID tem o maior percentual de sucesso na recuperação de áreas de endemismo predefinidas. Adicionalmente, a EA é o único método capaz de recuperar padrões sobrepostos, porém também encontra padrões espúrios. Nós sugerimos, portanto, que a melhor opção para identificação de áreas de endemismo é o uso de 3ID e EA em conjunto.

No capítulo 3, intitulado “Biogeographic patterns of benthic and planktonic hydrozoans from the southwestern Atlantic Ocean”, nós utilizamos dados distribucionais de

214 espécies de hidrozoários bentônicos, pelágicos e bentopelágicos não-sifonóforos do OASO (20°-60°S, 33°-75°W), os quais foram organizados em diferentes matrizes (concatenada, bentônica, pelágica, e bentopelágica) de acordo com as diferentes estratégias de ciclo de vida em Hydrozoa. Todas as matrizes foram analisadas por meio da PAE, EA e 3ID. Os resultados mostram três padrões biogeográficos gerais: (1) Tropical (2) Temperado-Quente, e (3) Temperado-Frio. Os padrões obtidos variam de acordo com o tipo de ciclo de vida em Hydrozoa, demonstrando a importância de analisar-se separadamente conjuntos de dados de espécies com diferentes estratégias de reprodução. Cada método teve um desempenho diferente e, portanto, concluímos que o uso de 3ID e EA em conjunto é a melhor opção para inferir padrões biogeográficos marinhos.

Capítulo 1

Introdução Geral

Áreas de endemismo: definição e delimitação

Uma área de endemismo ou elemento biótico é uma região geográfica que apresenta congruência distribucional entre táxons (Morrone, 2014), gerada por processos históricos ou ecológicos (Platnick, 1991; Harold & Mooi, 1994; Linder, 2001; Morrone, 2014; Szumik & Goloboff, 2004). Áreas de endemismo são as menores unidades de análise da biogeografia histórica e, como tal, são a base para construção de hipóteses sobre os processos responsáveis pela formação da biota de uma região (Morrone, 2001). Portanto, áreas de endemismo são hipóteses testáveis e modificáveis com a inclusão de novos dados de distribuição (Carvalho, 2011). Diversos métodos para o reconhecimento de áreas de endemismo têm sido empregados. Os métodos atualmente mais utilizados são a análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE, Morrone, 1994) e a Análise de Endemicidade (EA, Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff 2004), que calcula o valor de endemicidade mediante alguns critérios (Aagesen, *et al.*, 2009; Navarro, *et al.*, 2009; Szumik *et al.*, 2012; Casagrande *et al.*, 2012; Prado *et al.*, 2014; Martínez-Hernández *et al.*, 2015; Noguera-Urbano & Escalante, 2015).

A análise de três-itens (3IA, Nelson & Platnick, 1991) é uma metodologia de inferência filogenética que utiliza a mínima expressão hierárquica possível (3is- enunciados de três-itens) para encontrar padrões relacionais (Williams & Siebert, 2000; Williams & Ebach, 2005). A análise de parcimônia padrão e a 3IA aplicam o mesmo critério de otimização, porém utilizam matrizes de dados diferentes: binária e de 3is, respectivamente, que resolvem diferentemente os caracteres conflitantes (Platnick, 1993; Nelson, 1996; Williams, 2002). A 3IA tem sido uma metodologia geralmente utilizada para inferir *relações* entre áreas de endemismo (Nelson & Platnick, 1991; Roig-Juñent *et al.*, 2006; Escalante *et al.*, 2007; Parenti & Ebach, 2009). Porém, sob uma perspectiva prática, e a despeito de ser uma opção que aparentemente incorpora a incerteza dos dados de distribuição nas entradas faltantes (Marques, 2005), enunciados de três-itens não foram

explorados para a análise de congruência distribucional entre táxons ou homologia biogeográfica primária (senso Morrone, 2001).

Abertura do Oceano Atlântico Sul-Occidental

Atualmente, a Biogeografia Marinha está frequentemente concentrada na caracterização de congruência distribucional entre táxons (e.g., Glasby & Alvarez, 1999; Moreno *et al.*, 2006; Marques & Peña Cantero, 2010; Miranda, *et al.*, 2015). Estudos comparando diferentes metodologias aplicadas na definição de áreas de endemismo marinhas são incipientes (Vargas *et al.*, 2008). Essa inexistência de estudos em biogeografia para a maioria dos grupos marinhos pode ser creditada ao fato de que a ideia de que “*Terra e vida evoluem juntas*”, cunhada por León Croizat (1964), não é tão evidente no meio marinho. Além disso, os ciclos de vida das espécies marinhas são pouco explorados, embora de suma importância para a compreensão da evolução no tempo e espaço (Miranda, *et al.*, 2011).

O Oceano Atlântico Sul-Occidental (OASO), uma extensa linha de costa que inclui diversos ecossistemas e domínios de paisagem, estende-se ao longo da costa sul do Brasil pelas costas do Uruguai e Argentina. A abertura e o surgimento do Oceano Atlântico Sul teve início após a separação da Pangeia, durante a fase de fragmentação da Gondwana, ao final do Triássico e início do Jurássico (Lavina & Fauth, 2011). Durante afastamento das placas de formação do Atlântico, produziu-se alguns regimes e frentes oceânicas (Piola *et al.*, 2000; Acha *et al.*, 2004; Lucas *et al.*, 2005; Miranda & Marques, 2011), como as ressurgências de Cabo Frio e do Cabo de Santa Marta Grande, os estuários da Lagoa dos Patos, do Rio de la Plata, de Rincón (na Península Verde, um acidente geográfico do litoral Argentino), as frentes de marés da Península de Valdés e do Talude Argentino, e a frente frio do estuário da Patagônia. Hoje compreende-se que esses regimes e frentes podem agir como barreiras biogeográficas no OASO por possuírem forte influência sobre a estrutura populacional de suas espécies (Galarza, *et al.*, 2009). Outras barreiras biogeográficas podem ser diferenças de temperatura, salinidade, profundidade, densidade, composição de fundo e a interface de água com o ar (Acha *et al.*, 2015).

Segundo alguns padrões de congruência distribucional entre táxons (especialmente em peixes), o OASO inclui quatro regiões biogeográficas: Antártida, Temperado-Quente,

Temperado-Frio, Tropical (Briggs, 1995; Bailey, 1998; Briggs & Bowen, 2012, 2013; Servais *et al.*, 2013). De maneira similar, Spalding *et al.* (2007) dividiram o OASO em duas províncias (Atlântico Sudoeste Temperado-Quente e Magalhânica) e oito ecorregiões, Sudeste do Brasil, Rio Grande, Rio de la Plata, Plataforma Uruguai-Buenos Aires, Golfo do Patagônia, Plataforma da Patagônia, Falklands/Malvinas e canais e fiordes do sul do Chile, suportadas por diferentes eventos históricos ou ecológicos.

Hidrozoários na biogeografia marinha

Cnidários caracterizam-se pela presença de cnidas (Marques & Collins 2004), organelas urticantes usadas na alimentação, defesa, locomoção e fixação. Suas espécies são encontradas em ambientes pelágicos e bentônicos, com limites de distribuição relacionados a condições abióticas (*e.g.*, limites de salinidade, temperatura) e bióticas (*e.g.*, ecológicas). Cnidários podem possuir ciclo de vida complexo, envolvendo duas fases, pólipos (geralmente fixos) e medusa (geralmente livre natante), com variações sobre este ciclo básico. Apresentam particularidades importantes para estudos evolutivos, relacionadas à sua biologia e história de vida complexa e por possuírem uma posição basal na evolução animal (Marques *et al.*, 2003; Marques & Collins 2004; Collins *et al.*, 2006, 2008; Cartwright *et al.*, 2008). Em Medusozoa (linhagem cujo ancestral tinha a fase de medusa em seu ciclo de vida), a classe Hydrozoa é a mais rica e diversa (~3.800 espécies, Schuchert, 2015). Hydrozoa têm grande importância no bentos e plâncton marinhos devido ao seu crescimento rápido (reprodução assexuada), seu pioneirismo na colonização de substratos naturais e artificiais, e sua enorme diversidade de estratégias em seu ciclo de vida (*cf.* Boero & Bouillon *et al.*, 1993; Migotto *et al.*, 2001; Genzano *et al.*, 2003; Bouillon *et al.*, 2006).

Estudos de biogeografia marinha no OASO com Hydrozoa são escassos. Recentemente foi publicado um estudo sobre a distribuição de 130 espécies de hidroides bentônicos da região entre 22°-55°S, em que foram encontrados três padrões principais de áreas de endemismo: Tropical, Subtropical e padrões disjuntos entre estes dois (Miranda *et al.*, 2015). Outros estudos biogeográficos com a distribuição de hidroides bentônicos no Oceano Atlântico (OA) e áreas adjacências são Medel & López-González (1998), Marques & Peña Cantero (2010) e Miranda *et al.* (2013). Finalmente, Gibbons *et al.* (2010), usando

diferentes estratégias do ciclo de vida em Hydrozoa, demonstraram que espécies holoplanctônicas têm menor estrutura biogeográfica que espécies meroplanctônicas, as quais têm menor estrutura que espécies bentônicas (Gibbons *et al.*, 2010).

Objetivos gerais do estudo

Nesta dissertação, propomos uma comparação integrada de alguns dos métodos mais utilizados em análises de endemismo, *viz.*, PAE (Morrone, 1994) e EA (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), comparando-os com a Análise de Distribuições de três-itens (3ID). No **Capítulo 2** avaliamos 43 conjuntos de dados hipotéticos buscando fornecer uma ampla compreensão do desempenho dos algoritmos e as consequências da sua aplicação em conjuntos de dados de configurações diferentes. No **Capítulo 3**, foram compiladas 214 espécies de Hydrozoa incluindo as três principais estratégias de ciclo de vida, visando esclarecer a história biogeográfica da diversificação do táxon e analisar os padrões de distribuição no ambiente bentônico, pelágico e bentopelágico do OASO. Outros objetivos do estudo foram testar hipóteses anteriores de regionalização do OASO (*viz.*, Spalding *et al.*, 2007; Briggs & Bowen, 2012, 2013; Miranda *et al.*, 2015) e analisar o desempenho dos métodos com conjuntos de dados reais.

Organização da dissertação

A dissertação é apresentada em quatro capítulos. O **Capítulo 1** contém a introdução geral, a qual expõe as características principais do estudo, seus objetivos e sua forma de organização. Os **Capítulos 2 e 3** são apresentados na forma de artigos científicos com introdução, objetivos, resultados e discussões específicos e independentes de cada um, porém relacionados em um contexto maior.

O **Capítulo 2**, intitulado “Comparison of analysis of endemism procedures based on hypothetical distributions” apresenta uma avaliação do desempenho dos métodos de análise de endemismo (*viz.*, PAE, EA e 3ID) com base na capacidade dos métodos para identificar padrões de endemismo em cenários predefinidos. Os resultados deste estudo mostram que 3ID tem o maior percentual de sucesso na recuperação de padrões predefinidos. Igualmente, EA é o único método que resolve completamente padrões de áreas de

endemismo sobrepostas. Neste capítulo, portanto, sugerimos que a melhor opção em uma análise de endemismo, é o uso de 3ID e EA em conjunto.

No **Capítulo 3**, intitulado “Biogeographic patterns of benthic and planktonic hydrozoans from the southwestern Atlantic Ocean”, dados de 214 espécies de Hydrozoa do Oceano Atlântico Sul-Occidental foram analisados por meio da PAE, EA e 3ID, considerando as diferentes estratégias dos ciclos de vida em Hydrozoa. Os resultados deste estudo mostram três padrões gerais de endemismo: (1) Tropical (2) Temperado-Quente, e (3) Temperado-Frio, todos concordantes com hipóteses biogeográficas anteriores para a região de estudo. Igualmente, os padrões obtidos variam de acordo com o tipo de ciclo de vida em Hydrozoa, demonstrando a importância de analisar-se separadamente conjuntos de dados de espécies com diferentes estratégias de reprodução.

Por fim, o **Capítulo 4** traz as considerações finais desse estudo, destacando e concatenando os principais resultados obtidos nos capítulos anteriores.

Referências:

- Aagesen, L., C. Szumik, F. O. Zuloaga, & O. Morrone, 2009. Quantitative biogeography in the South America highlands - Recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics* 25: 295–310.
- Acha, E. M., A. Piola, O. Iribarne, & H. Mianzan, 2015. Comparisons of Fronts with Other Boundaries at Sea. In: Acha, E. M., A. Piola, O. Iribarne, & H. Mianzan, (ed.), *Ecological processes at Marine Fronts*. Springer International Publishing, Switzerland. 47–51.
- Acha, E. M., H. W. Mianzan, R. A. Guerrero, M. Favero, & J. Bava, 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83–105.
- Bailey, R.G., 1998. *Ecoregions: The ecosystem Geography of the Oceans and Continents*. Springer, New York.
- Briggs, J.C., 1995. *Global Biogeography*. Elsevier, Amsterdam.
- Briggs, J.C., & B.W. Bowen, 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12–30.
- Briggs, J.C., & B.W. Bowen, 2013. Marine shelf habitat: Biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 40: 1023–1035.

- Boero, F., & J. Bouillon, 1993. Zoogeography and life cycle patterns of Mediterranean hydromedusae (Cnidaria). *Biological Journal of the Linnean Society* 48:239–266.
- Bouillon, J., C. Gravili, F. Pagès, J. -M. Gili, & F. Boero, 2006. An introduction to Hydrozoa. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 194: 1–591.
- Cartwright, P., N. M. Evans, C. W. Dunn, A. C. Marques, M. P. Miglietta, P. Schuchert, & A. G. Collins, 2008. Phylogenetics of Hydroidolina (Hydrozoa: Cnidaria). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88: 1663–1672.
- Carvalho C. B., 2011. Áreas de Endemismo. In: Carvalho C. J. B., & E. A. B. Almeida, (ed.), *Biogeografia da América do Sul*. Editora ROCA LTDA, *São Paulo*. 42–51.
- Casagrande, M. D., L. Taher, & C. A. Szumik, 2012. Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: A formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics* 28: 645–654.
- Collins, A. G., P. Schuchert, A. C. Marques, T. Jankowski, M. Medina, & B. Schierwater, 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology* 55 (1): 97–115.
- Collins, A. G., B. Bentsley, A. Linder, D. Lindsay, S. H. D. Haddock, G. Jarms, J. L. Norenburg, T. Jankowski, & P. Cartwright, 2008. Phylogenetics of Trachylina (Cnidaria: Hydrozoa) with new insights on the evolution of some problematical taxa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(8): 1673–1685.
- Croizat, L., 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Escalante, T., G. Rodríguez, N. Cao, M. C. Ebach, & J. J. Morrone, 2007. Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94:561–565.
- Galarza J. A., J. Carreras-Carbonell, E. Macpherson, M. Pascual, S. Roques, G. F. Turner, & C. Rico, 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits in connectivity among littoral fish species. *PNAS* 106(5): 1473–1478.
- Genzano G. N., A. C. Excoffon, F. H. Acuña, & M. O. Zamponi, 2003. Hydroid colonies as primary substrata for recruits of the mussel *Mytilus adulis platensis* front off Mar de la Plata, Argentina. *Ophelia* 57(2): 53–61.
- Gibbons, M. J., L. A. Janson, A. Ismail, & T. Samaai, 2010. Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography* 37: 441–448.

- Glasby, S., & B. Alvarez, 1999. Distribution patterns and biogeography analysis of austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* 35: 893–902.
- Harold, A. S., & R. D. Mooi, 1994. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. *Systematic Biology* 43: 261–266.
- Lavina E. L., & F. Gerson, 2011. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. In: Carvalho C. J. B., & E. A. B. Almeida, (ed.), *Biogeografia da América do Sul*. Editora ROCA LTDA, *São Paulo*. 3–11.
- Linder, H. P., 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology* 50: 892–912.
- Lucas, A. J., R. A. Guerrero, H. W. Mianzan, E. M. Acha, & C. A. Lasta, 2005. Coastal oceanographic regimes of the northern Argentine continental shelf (34–43 S). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 65: 405–420.
- Marques, A. C., A. C. Morandini, & E. A. Migotto, 2003. Synopsis of knowledge on Cnidaria Medusozoa from Brazil. *Biota Neotropical* 3(2): 1–18.
- Marques, A. C., & A. G. Collins, 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123: 23–42.
- Marques, A. C., 2005. Three-taxon statement analysis and its relation with primary data: Implications for cladistics and biogeography. In: Bousquets, J. L., & J. J., Morrone (ed.), *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 171–180.
- Marques, A. C., & A. L. Peña Cantero, 2010. Areas of endemism in the Antarctic - a case study of the benthic hydrozoan genus *Oswaldella* (Cnidaria, Kirchenpaueriidae). *Journal of Biogeography* 37: 617–623.
- Martínez-Hernández, F., A. J. Mendoza-Fernández, F. J. Pérez-García, M. I. Martínez-Nieto, J. A. Garrido-Becerra, E. Salmerón-Sánchez, M. E. Merlo, C. Gil, & J. F. Mota, 2015. Areas of endemism as a conservation criterion for Iberian gypsophilous flora: a multi-scale test using the NDM/VNDM program. *Plant Biosystems* 149(3): 483–493.
- Medel, M. D. & P. J. López-González, 1998. Distribution patterns in Atlantic hydroids. *Zoologische Verhandelingen* 323: 155–168.
- Migotto A. E., A. C. Marques, & M. N. Flynn, 2001. Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 68(2):287–298.
- Miranda, T. P. & A. C. Marques, 2011. Abordagens atuais em biogeografia marinha. *Revista da Biologia* 7: 41–48.

- Miranda, T. P., A. L. Peña Cantero, & A. C. Marques, 2013. Southern Ocean areas of endemism: a reanalysis using benthic hydroids (Cnidaria, Hydrozoa). *Latin American Journal of Aquatic Research* 41: 1003–1009.
- Miranda, T. P., G. N. Genzano, & A. C. Marques, 2015. Areas of endemism in the Southwestern Atlantic Ocean based on the distribution of benthic hydroids (Cnidaria: Hydrozoa). *Zootaxa* 4033(4): 484–506.
- Moreno, R. A., C. E. Hernández, M. M. Rivadeneira, M. A. Vidal, & N. Rozbaczylo, 2006. Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33: 750–759.
- Morrone, J. J., 1994. On the identifications of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438–441.
- Morrone, J. J., 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7:297–300.
- Morrone, J. J., 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41: 842–854.
- Navarro, F. R., F. Cuezco, P. Goloboff, C. Szumik, M. L. De Grosso, & M. G. Quintana, 2009. Can insect data be used to infer areas of endemism? An example from the Yungas of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 507–522.
- Nelson, G., & N. I. Platnick, 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony?. *Cladistics* 7: 351–366.
- Nelson, G., 1996. Nullius in verba. *Journal of Comparative Biology* 1: 141–152.
- Noguera-Urbano, E. A., & T. Escalante, 2015. Áreas de endemismo de los mamíferos (Mammalia) Neotropicales. *Acta Biologica Colombiana* 20(3): 47–65.
- Parenti, L. R., & M. C. Ebach, 2009. *Comparative biogeography: Discovering and Classifying Biogeographical Patterns of a Dynamic Earth*. Berkeley: University of California Press. 170–186.
- Piola, A. R., E. J. D. Campos, O. Osmar, Jr. Möller, M. Charo, & C. Martinez, 2000. Subtropical Shelf Front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research* 105: 6565–6578.
- Platnick, N. I., 1991. On Areas of Endemism. *Australian Systematic Botany* 4: 11–12.
- Platnick, N. I., 1993. Character optimization and weighting: Differences between the standard and three-taxon approaches to phylogenetic inference. *Cladistics* 9: 267–272.

- Prado, J. R., P. G. G. Brennand, L. P. Godoy, G. S. Libardi, E. F. De Abreu-Júnior, P. R. D. O. Roth, E. D. A. Chiquito, & A. R. Percequillo, 2014. Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an NDM/VNDM approach. *Journal of Biogeography* 42(3): 540–551.
- Roig-Juñent, S., M. C. Domínguez, G. E. Flores, & C. Mattoni, 2006. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66:404–420.
- Schuchert, P. 2015. World Hydrozoa database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/hydrozoa> on 2015-09-08.
- Servais, T., F. Cecca, D. A. T. Harper, Y. Isozaki, & C. M. Niocaill, 2013. Palaeozoic palaeogeographical and palaeobiogeographical nomenclature. In: Harper, D.A.T., & T., Servais (ed.), *Early Palaeozoic biogeography and palaeogeography*. The Geological Society, London. 25–35.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia, & J. Robertson, 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573–583.
- Szumik, C., F. Cuezco, P. Goloboff, & A. E. Chalup, 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806–816.
- Szumik, C., & P. Goloboff, 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968–977.
- Szumik, C., L. Aagesen, D. Casagrande, V. Arzamendia, D. Giacomo, A. Giraudo, P. Goloboff, C. Gramajo, C. Kopuchian, S. Kretzschmar, M. Lizaralde, & A. Molina, 2012. Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics* 28: 317–329.
- Vargas, S., H. M. Guzman, & O. Breedy, 2008. Distribution patterns of the genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae): track compatibility analysis and parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 35: 241–247.
- Williams, D. M., & D. J. Siebert, 2000. Characters, homology and three-item analysis. In: Scotland, R., & T. Pennington, (ed.), *Homology and Systematics: coding characters for phylogenetic analysis*. Taylor and Francis, London. 183–208.
- Williams, D. M., 2002. Precision and Parsimony. *TAXON* 51: 143–149.
- Williams, D. M., & M. C. Ebach, 2005. Drowning by Numbers: Rereading Nelson's "Nullius in Verba". *The Botanical Review* 71: 415–430.

Capítulo 4

Considerações finais

As pesquisas em biogeografia buscam utilizar o maior número possível de dados de distribuição dos táxons para gerar a melhor hipótese de áreas de endemismo. Porém, em uma comparação de métodos de análises de endemismo, conjuntos de dados reais apresentam uma avaliação limitada das diferenças metodológicas, ignorando-se como podem ser afetados por idiosincrasias da distribuição e propriedades intrínsecas dos métodos (Casagrande, 2012). Desta forma, a avaliação de uma metodologia de interesse deve incluir tanto conjuntos de dados hipotéticos como reais. Neste estudo, comparamos uma nova metodologia para encontrar áreas de endemismo, a Análise de Distribuições de Três-Itens (3ID) com os métodos mais utilizados em análises dessa natureza, *viz.*, a Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE, Morrone, 1994) e a Análise de Endemicidade (EA, Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), com base em dados hipotéticos e reais. Os resultados em geral revelam que 3ID é uma metodologia eficiente para diferentes casos de incongruência para dados hipotéticos e conjunto de dados reais de Hydrozoa do Oceano Atlântico Sul-Occidental (OASO).

A análise dos 43 padrões de distribuição hipotéticos revelou que a EA é o único método confiável para recuperar um par de áreas sobrepostas, porém tem o pior desempenho para encontrar padrões aninhados. A PAE é o método com o pior desempenho em casos de sobreposição e um desempenho intermediário em casos de áreas aninhadas. Finalmente, a 3ID teve o melhor desempenho para recuperar áreas aninhadas e um desempenho intermediário em casos de áreas sobrepostas. Portanto, a melhor opção disponível para uma análise de endemismo é usar a 3ID e a EA de maneira complementar, aumentando assim a possibilidade de resolver os dois tipos de incongruência (sobreposição ou áreas aninhadas).

As análises com a distribuição real de 214 espécies de Hydrozoa do Oceano Atlântico Sul-Occidental (OASO) revelaram três padrões principais no OASO: (1) Tropical, (2) Temperado-Quente e (3) Temperado-Frio, todos congruentes com propostas biogeográficas

anteriores (i.e, Briggs & Bowen, 2012; Spalding et al., 2007). Nossos dados também corroboram que a delimitação de elementos bióticos em habitats marinhos varia de acordo com as diferentes estratégias de ciclos de vida de hidrozoários (Gibbons, 2010), assim como pode acontecer na biogeografia de qualquer outro táxon com ciclo de vida complexo. Igualmente, observamos que a EA e a 3ID obtiveram resultados mais consistentes e completos, corroborando o observado em com cenários predefinidos, e portanto recomendamos a utilização dessas duas metodologias em conjunto.

Análises semelhantes às nossas, explorando outras propriedades dos dados, como vieses amostrais, podem gerar uma compreensão mais profunda do comportamento do algoritmo proposto quando comparado a outras metodologias. Dado o aumento da informação sobre a distribuição das espécies marinhas, e a dificuldade das análises neste ambiente devido ao fato de não apresentarem barreiras evidentes, aperfeiçoamentos metodológicos para descrições mais realistas e robustas dos padrões biogeográficos marinhos permitirão um melhor embasamento para compreensão de cenários biogeográficos marinhos.

Referências:

- Briggs, J.C., & B.W. Bowen, 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12–30.
- Casagrande, M. D., L. Taher, & C. A. Szumik, 2012. Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: A formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics* 28: 645–654.
- Gibbons, M. J., L. A. Janson, A. Ismail, & T. Samaai, 2010. Life cycle strategy, species richness and distribution in marine Hydrozoa (Cnidaria: Medusozoa). *Journal of Biogeography* 37: 441–448.
- Morrone, J. J., 1994. On the identifications of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438–441.
- Szumik, C., F. Cuezco, P. Goloboff, & A. E. Chalup, 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806–816.
- Szumik, C., & P. Goloboff, 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968–977.

Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia, & J. Robertson, 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573–583.