

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
ADRIANO MEDEIROS DE SOUZA

**AS ÁREAS DE ENDEMISMO DOS OPILIONES
(ARACHNIDA) DA FLORESTA ATLÂNTICA AO NORTE
DO RIO SÃO FRANCISCO, BRASIL.**

JOÃO PESSOA

2013

ADRIANO MEDEIROS DE SOUZA

**AS ÁREAS DE ENDEMISMO DOS OPILIONES
(ARACHNIDA) DA FLORESTA ATLÂNTICA AO NORTE
DO RIO SÃO FRANCISCO, BRASIL.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) na referida instituição.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Bernardino da Silva

**JOÃO PESSOA
2013**

A729a Souza, Adriano Medeiros de.
As áreas de endemismo dos opiliones (arachnida) da
floresta atlântica ao norte do rio São Francisco, Brasil / Adriano
Medeiros de Souza.- João Pessoa, 2013.
155f. : il.
Orientador: Marcio Bernardino da Silva
Dissertação (Mestrado) – UFPB/CCEN
1. Zoologia. 2. Biogeografia histórica. 3. Opiliões - Brasil.
4. Endemicidade - análise. 5. Parcimônia de endemicidade -
análise. 6. Elementos bióticos - análise.

UFPB/BC

CDU: 59(043)

ADRIANO MEDEIROS DE SOUZA

**AS ÁREAS DE ENDEMISMO DOS OPILIONES
(ARACHNIDA) DA FLORESTA ATLÂNTICA AO NORTE
DO RIO SÃO FRANCISCO, BRASIL.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) na referida instituição.

Data de Aprovação: ____/____/____

Nota: _____

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. MARCIO BERNARDINO DA SILVA (Orientador)
Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB

Prof. Dr. ALEXANDRE VASCONCELLOS (1º Titular)
Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB

Prof. Dr. RICARDO PINTO DA ROCHA (2º Titular)
Instituto de Biociências - USP

Profª. Drª. MARIA REGINA DE VASCONCELLOS BARBOSA (Suplente)
Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB

Prof. Dr. ULISSES DOS SANTOS PINHEIRO (Suplente)
Departamento de Zoologia - UFPE

JOÃO PESSOA
2013

“Gênio é apenas a produção de muitos vinculada aos nomes de poucos para facilitar a lembrança, uma injustiça para tantos cientistas.” (E. O. Wilson)

Agradecimentos:

Essa provavelmente é a parte do trabalho que mais me deu trabalho em redigir. Antes de qualquer coisa peço desculpas às pessoas que irei esquecer, pois a minha memória é péssima. Tentarei citar as pessoas por ordem cronológica de participação. Vamos lá: gostaria de agradecer primeiramente aos meus pais (José Domingos de Souza “Seu José” e Marinalva Maria de Medeiros) pelo apoio incondicional nesses dois anos de mestrado. Conteí muito também com o apoio de meus irmãos (Flávio e Flávia) e claro dos meus sobrinhos e afilhados, Bruno e Gustavo, que muito me fizeram rir nesses dois anos de mestrado.

Queria agradecer ao parceiro de trabalho, de coleta e de muitas cervejinhas, André Felipe. Se não fosse por esse cara pálido com sua emblemática frase: “A vida é feita de emoções!” talvez eu nunca tivesse me arriscado a sair da minha zona de conforto e me aventurado com os opiliões. Valeu Zé!

Outra pessoa importante nessa etapa inicial foi o Prof. Dr. Ricardo Pinto-da-Rocha. Não posso deixar de citar o nome dele. Obrigado por ter acreditado em mim e não me deixar desistir.

Entretanto há uma pessoa que eu nem consigo definir a sua importância nesse trabalho: o Prof. Dr. Marcio Bernardino da Silva, ou simplesmente, “MBS”! O que eu posso dizer de um cara que me ajudou em tudo o que podia? Foi muito mais do que um orientador durante esses dois anos, foi um amigo, um parceiro mesmo. Simplesmente meu sincero obrigado MBS! Devo essa dissertação a você!

Também gostaria de agradecer à Coordenação do Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) por sempre tentar me ajudar quando eu solicitei. Aproveito aqui para agradecer a todos os professores do referido programa que eu tive o prazer de assistir alguma aula. Todos vocês contribuíram muito com essa etapa da minha vida.

Agradeço também a Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao REUNI pela bolsa a mim concedida. Agradeço também ao auxílio concedido pela comissão do XVII International Congress of Arachnology para a participação no III Congresso Latinoamericano de Aracnología.

Esses dois anos de dissertação também não teriam sido tão divertidos se não fosse a convivência com o pessoal do grupo de aracnídeos, alcunhado de

“AracnoJampa”: Luiz Paulo (Buchechea), Everton (Arroz), Arthur, Paulo (Pessimista), Nathália, Simara, Diva, Karla, Gêssica, Aurora e Lu. Vocês tornaram as minhas coletas super divertidas, sem contar os dias no laboratório. Cabe aqui mencionar também o pessoal do Laboratório de entomologia: Carol, Aline, Matilde, Renato, Jean, Renata, Daniel, Layla, Ana Cláudia e Wellington. Valeu pelos dias de risada galera!

Também gostaria de agradecer aos meus amigos de graduação José Renato e Walter Dennis. Vocês tornaram as minhas quintas mais divertidas com o #BeerDay.

Gostaria de agradecer também ao Programa em Biodiversidade do Semiárido, especialmente ao Prof. Leonardo de Sousa Carvalho (UFPI) por permitir que eu participasse do projeto.

Aos meus colegas de turma de pós também fica aqui o meu obrigado. Aline, Laís, Cristiano, Alvino e principalmente Rafael e Emerson (pela convivência diária), agradeço pelos momentos de descontração.

Esse trabalho também não seria possível sem a colaboração de diversas pessoas que estão ligadas as diversas unidades de conservação nas quais tive a oportunidade de trabalhar. Ficam aqui os meus agradecimentos aos chefes das seguintes UCs: Damásio (Reserva Biológica da Serra Negra), Aronílson (Reserva Municipal Mata do Mucuri) e, sobretudo a Luiz Aleixo, vulgo “Lula do Mel” (Parque Natural Municipal João Vasconcelos Sobrinho) por todo o suporte fornecido.

Agradeço também à Banca Avaliadora por aceitar o convite. Sei que todos têm suas obrigações, mas mesmo assim fizeram esse esforço a fim de contribuir com o presente trabalho.

Fica aqui registrado também a minha gratidão ao Prof. Dr. Adriano Brilhante Kury, curador da Coleção de Aracnídeos no Museu Nacional (RJ), por me receber na referida Coleção e permitir o meu trabalho.

Não poderia deixar de agradecer a senhorita Cassia Maria Rodrigues, por aguentar toda a minha chatice e mau humor. Além do que, se não fosse pelo convite que ela me fez no fim de 2006, talvez eu nunca tivesse começado a trabalhar com aracnídeos. Eu te amo princesa, nunca se esqueça disso!

Seria uma ingratidão de minha parte não agradecer a essa cidade tão linda que é João Pessoa, que me acolheu tão bem. A todo o povo paraibano, meu sincero muito obrigado.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Táxons incluídos nas análises, com os respectivos trabalhos sistemáticos em que foi baseada a nomenclatura. Os que apresentam o sinal “*” foram aqueles incluídos na discussão do presente trabalho. **mudanças taxonômicas ainda não publicadas.....	63
Tabela 2. Lista com as espécies de cada uma das áreas discutidas no presente trabalho encontradas nos métodos numéricos (NDM, PAE e BEA). As áreas da NDM estão com as variações da pontuação gerada pelo programa.....	71
Tabela 3. Lista com as espécies discutidas no presente trabalho, classificadas segundo o respectivo grau de endemismo. BA: Área de Endemismo Bahia; BCE: Área de Endemismo Brejos Cearenses; PE: Área de Endemismo Pernambuco. NC: espécie restrita ao Núcleo de Congruência; RME: espécie que, além do NC, ocupa a Região Máxima de Endemismo.....	79

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa com as distribuições utilizadas nas análises numéricas.....	81
Figura 2-7 Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 2° X 2°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho ou rosa são as que formam áreas de endemismo.	82
Figura 8-12. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 2° X 2°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho ou rosa são as que formam áreas de endemismo.....	83
Figura 13-18. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 1° X 1°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.....	84
Figura 19-22. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 1° X 1°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.....	85
Figura 23-28. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 0,5° X 0,5°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.....	86
Figura 29-34. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 0,5° X 0,5°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.....	87
Figura 35-39. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 0,5° X 0,5°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.....	88
Figura 40. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 2° (L=397). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja	

presença é exclusiva àquelas células.	89
Figuras 41-47. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 2° X 2°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.....	90
Figura 48. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 1° (L=503). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja presença é exclusiva àquelas células.....	91
Figuras 49-55. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 1° X 1°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.....	92
Figura 56. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 0,5° (L=648). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja presença é exclusiva àquelas células.....	93
Figura 57-63. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 0,5° X 0,5°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.....	94
Figura 64-72. Resultados da <i>Biotic Element Analysis</i> (BEA) para a grade de 2° X 2°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.....	95
Figura 73-81. Resultados da <i>Biotic Element Analysis</i> (BEA) para a grade de 1° X 1°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.....	96
Figura 82-88. Resultados da <i>Biotic Element Analysis</i> (BEA) para a grade de 0,5° X 0,5°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.....	97
Figura 89. Áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina delimitadas com base no protocolo de delimitação aqui mostrado. Linhas completas: representam os Núcleos de Congruência (NC); linhas tracejadas: representam as Regiões Máximas de Endemismo (RME). BA = Bahia; BCE = Brejos Cearenses; PE = Pernambuco..	98

SUMÁRIO

Resumo.....	11
Abstract.....	12
Apresentação.....	14
1. INTRODUÇÃO.....	15
1.1 ÁREAS DE ENDEMISMO: A UNIDADE BÁSICA DA BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA.....	15
1.2 AS PROPOSTAS DE REGIONALIZAÇÃO BIOGEOGRÁFICA DA MATA ATLÂNTICA BRASILEIRA.....	17
1.3 A MATA ATLÂNTICA NORDESTINA.....	19
1.4 OS BREJOS DE ALTITUDE.....	20
1.5 OS OPILÕES DA MATA ATLÂNTICA.....	22
2. JUSTIFICATIVA.....	24
3. OBJETIVOS.....	25
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	26
4.1 TÁXONS UTILIZADOS.....	26
4.2 COMPILAÇÃO DAS OCORRÊNCIAS.....	26
4.2.1 Coletas.....	27
4.2.2 Compilação dos dados da literatura.....	28
4.2.3 Visita aos Museus.....	28
4.2.4 Georreferenciamento.....	28
4.3 ANÁLISES.....	29
4.3.1. Análise de Endemicidade (NDM).....	29
4.3.2. Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE).....	30
4.3.3. Análise de Elementos Bióticos (BEA).....	31
4.3.4. Critérios combinados.....	32
4.4 PROTOCOLO PARA DELIMITAÇÃO DAS ÁREAS DE ENDEMISMO.....	33
5. RESULTADOS.....	36
5.1 NDM.....	36
5.2 PAE.....	37
5.3 BEA.....	37

5.4 ASSOCIANDO OS MÉTODOS NUMÉRICOS AOS CRITÉRIOS COMBINADOS.....	39
6. DISCUSSÃO.....	42
6.1 AVALIAÇÃO DOS MÉTODOS: NDMD, PAE E BEA.....	42
6.1.1 O tamanho da grade.....	42
6.1.2. Avaliando o desempenho dos métodos numéricos.....	43
6.2 AS ÁREAS DE ENDEMISMO DO NORDESTE: ORIGENS E RELAÇÕES HISTÓRICAS.....	45
7. CONCLUSÃO.....	51
8. REFERÊNCIAS.....	52
ANEXO: ARTIGO SUBMETIDO PARA A JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY.....	99

Resumo

A Mata Atlântica é uma das regiões mais ricas do mundo, tanto em diversidade de espécies quanto em endemismo. Devido a isso e ao grau de devastação desse bioma, há alguns anos ela foi enquadrada como um dos 25 “hotspots” mundiais de biodiversidade. Entretanto, as relações históricas entre os diferentes setores da Mata Atlântica são pouco conhecido. Uma etapa fundamental é a delimitação das áreas de endemismo, que são unidades básicas para análises biogeográficas. Os estudos nessa área avançaram bastante na Mata Atlântica do sul e sudeste com o uso das distribuições dos opiliões que ocorrem nessa região, entretanto, permanece uma lacuna com relação à Mata Atlântica nordestina. Diante disso, o objetivo do presente estudo foi delimitar as áreas de endemismo da Mata Atlântica localizada ao norte do rio São Francisco, utilizando as distribuições de espécies de Opiliones, além de comparar os resultados obtidos pelas diferentes metodologias utilizadas e avaliar a influência do tamanho das células sobre os resultados. Ao todo, foram utilizadas 1581 ocorrências de 224 espécies, sendo que, dessas, 18 ainda não estão descritas. As ocorrências foram obtidas por coletas, revisão de literatura e visita a museus. Foram utilizados três métodos numéricos para busca de áreas de endemismo que trabalham usando a ocorrência das espécies num conjunto de células de uma grade: a Análise de Endemicidade (NDM), a Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE) e a Análise de Elementos Bióticos (BEA). Para os três métodos foram aplicados três grades: uma grade menos detalhada ($2^\circ \times 2^\circ$), uma grade intermediária ($1^\circ \times 1^\circ$) e uma grade mais detalhada (com células de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$). Em seguida, as áreas de endemismo foram delimitadas aplicando, sobre os resultados das análises numéricas, um protocolo baseado numa série de critérios combinados que, por sua vez, derivam de conceitos de áreas de endemismo descritos na literatura. Ao todo, foram delimitadas treze áreas de endemismo para a Mata Atlântica, sendo que, dessas, três correspondem à Mata Atlântica nordestina: a Área de Endemismo Bahia (BA), a Área de Endemismo Brejos Cearenses (BCE) e a Área de Endemismo Pernambuco (PE). Os resultados obtidos pela NDM e pela PAE foram similares, enquanto que a BEA apresentou resultados completamente diferentes e arbitrários. O tamanho das células utilizadas teve influência nas análises, tanto na quantidade de áreas encontradas, quanto na quantidade de células incluída em cada área. A maior quantidade de dados utilizada tornou áreas delimitadas mais robustas, sobretudo aquelas da Mata Atlântica nordestina, quando comparada a trabalhos anteriores. Essas áreas, assim como aquelas da Mata Atlântica sul e sudeste, provavelmente correspondem às áreas de refúgios florestais pleistocênicos, quando a Mata Atlântica inteira experimentou ciclos de expansão e retração. Essas oscilações estão associadas aos ciclos de glaciação e aquecimento que ocorreram durante o Quaternário, sendo que, na Mata Atlântica nordestina, a expansão de seus limites provavelmente ocasionou um contato com a Floresta Amazônica. Outras causas prováveis foram às transgressões marinhas ou tectonismo, no caso, aplicados a região da Baía de Todos os Santos.

Palavras-chave: Biogeografia Histórica, Opiliões, Brasil, Análise de Endemicidade, Análise de Parcimônia de Endemicidade, Análise de Elementos Bióticos.

Abstract

The Atlantic Forest is one of the richest regions of the world, both in species diversity, as in endemism. Due to this and to the degree of devastation, a few years ago, this biome was considered one of the 25 worldwide biodiversity hotspots. However, the historical relationships between different sectors of the Atlantic Forest are poorly understood. A critical step in that knowledge is the delimitation of the areas of endemism, which are basic units for biogeographic analyzes. Studies performed in this subject have advanced enough, both south and southeastern Atlantic Forest, by using the distribution patterns of harvestmen which occur into this region, nevertheless, a gap remains regarding to the northeastern Atlantic Forest. Therefore, this study aims to delimit the areas of endemism in Atlantic Forest north São Francisco river, by using Opiliones species distributions, also comparing the obtained results by different methodologies and finally evaluating the influence of the size of the cells on the results. In total, we used 1581 occurrences of 224 species, and of these, 18 are not yet described. The occurrences were obtained of field collecting, literature and museums. We used three numeric methods to search for areas of endemism that work using the occurrence of species in a set of cells on a grid: Endemicity Analysis (NDM), Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) and Biotic Element Analysis (BEA). For the three methods were applied three grids: a less detailed grid ($2^{\circ} \times 2^{\circ}$), a intermediated grid ($1^{\circ} \times 1^{\circ}$) and one more detailed grid (with $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ cells). Afterwards, the areas of endemism were delimited by applying on the results of the numeric analyzes a protocol based on a number of combined criteria derived from areas of endemic concepts described in the literature. Altogether, thirteen endemism areas were delimited for Atlantic Forest, and, three of these correspond to the northeastern Atlantic Forest: Area of Endemism Bahia (BA), Area of Endemism Brejos Cearenses (BCE) and Area of Endemism Pernambuco (PE). The results from NDM and PAE were similar, whereas BEA results were entirely different and arbitrary. The size of cells had influences in the analysis, both on the number of areas found, as the number of cells included in each area. The largest amount of data used, turned limited areas into more robust, especially those of the northeastern Atlantic Forest, if compared to previous work. These areas, as well as those from south and southeastern Atlantic Forest probably correspond to areas of Pleistocene forest refuge, when the entire Atlantic Forest experienced cycles of expansion and contraction. These oscillations are associated with the cycles of glaciation and warming that occurred during the Quaternary, where, the expansion of northeastern Atlantic Forest boundaries probably led it to a contact with the Amazon Rainforest. Other likely causes were marine transgressions or tectonism, in this case, applied to the region of Baía de Todos os Santos.

Keywords: Historical Biogeography, Harvestmen, Brazil, Endemicity Analysis, Parsimony Analysis of Endemicity, Biotic Element Analysis.

**AS ÁREAS DE ENDEMISMO DOS OPILIONES (ARACHNIDA) DA
FLORESTA ATLÂNTICA AO NORTE DO RIO SÃO FRANCISCO,
BRASIL.**

Apresentação

A Mata Atlântica, que constitui um dos 25 *hotspots* mundiais de biodiversidade, é uma das áreas mais ricas em número de espécies, sendo que uma grande parte dessa biota não existe em mais nenhum lugar do globo. Entretanto, as causas de tamanho grau de diversidade e endemismo ainda são pouco compreendidas.

Os métodos da Biogeografia Histórica são uma poderosa ferramenta no auxílio da elucidação e compreensão de tais processos. Uma das primeiras etapas em estudos de cunho biogeográfico é a delimitação de áreas de endemismo. Entretanto, os métodos numéricos para essa delimitação foram pouco usados, carecendo de bancos de dados abrangentes e detalhados, o que não era possível no passado. Mas com o desenvolvimento das grandes coleções de organismos disponíveis nos museus, formadas por diversas gerações de pesquisadores, uma grande quantidade de dados de ocorrência mais detalhados encontram-se a disposição para a realização de tais análises, o que assegura resultados mais robustos. Diversos táxons já foram estudados usando essa abordagem, dentre eles os opiliões. As primeiras pesquisas com o grupo nesse âmbito iniciaram no início dos anos 2000 e mostram resultados cada vez mais promissores. Entretanto, um setor da Mata Atlântica permanece como uma lacuna nos trabalhos anteriores: a Mata Atlântica ao norte do Rio São Francisco.

Esse setor da Mata Atlântica é de extrema importância por ser uma das regiões mais devastadas desse bioma. Além disso, essa região apresenta uma série de encraves localizados no meio da vegetação de Caatinga: os Brejos de Altitude. Esses encraves são pouco compreendidos acerca de suas origens e relações com a Mata Atlântica costeira, o que só reforça a necessidade de mais pesquisas nessa região.

A presente dissertação nasceu com intuito de investigar os padrões de endemismo da fauna de opiliões da Mata Atlântica ao norte do Rio São Francisco, abordando tanto a Mata Atlântica localizada na costa quanto os Brejos de Altitude, sob a luz dos métodos numéricos da Biogeografia Histórica. É feita uma contextualização sobre a importância de se delimitar áreas de endemismo, as divisões já proposta para a Mata Atlântica brasileira e, a seguir, é traçado um breve comentário acerca da situação de estudos no âmbito biogeográfico e de conservação da Mata Atlântica nordestina e dos Brejos de Altitude, inserindo, na temática, os opiliões, que foram o grupo de estudo.

1. INTRODUÇÃO

1.1. ÁREAS DE ENDEMISMO: A UNIDADE BÁSICA DA BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA.

Dentre as diversas áreas da Biologia, a Biogeografia é aquela que tem como interesse o estudo dos padrões distribucionais dos seres vivos, no âmbito ecológico e histórico (Brown & Lomolino, 1998). É uma ciência que tem por essência a interação com outras áreas de conhecimento, como a paleontologia, genética, ecologia, etc. Os estudos em biogeografia basicamente resumem-se em tentar explicar porque as espécies estão onde estão, o que na prática é a síntese do processo evolutivo, levando em conta o tempo, forma e espaço (Crisci *et al.*, 2003).

Os padrões de distribuição dos organismos pelo globo são motivo de interesse de diversos pesquisadores desde o século XVIII (Brown & Lomolino, 1998). O botânico sueco e pai da taxonomia Carl Von Linné (1707-1776) já se preocupava em tentar explicar a distribuição dos organismos, a partir da ideia criacionista de que Deus criou as espécies em um determinado local e ali seria o seu centro de origem. Outros pesquisadores posteriores a Linné também se debruçaram sobre o tema, como o também botânico suíço Augustin Pyrame de Candolle (1778-1841). A este último, é atribuída a autoria dos termos “endemismo” e “regiões biogeográficas”, que é hoje em dia o foco de diversas pesquisas em biogeografia histórica (um dos ramos da Biogeografia). A partir dos padrões de distribuição de plantas, de Candolle desenvolveu, em 1840 uma proposta de divisão do globo em regiões biogeográficas (Nelson & Platnick, 1981).

Tão importante quanto a contribuição feita por de Candolle, foram as pesquisas do naturalista britânico Alfred Russel Wallace (1823-1913). Seguindo a divisão proposta por Sclater em 1858, com base na distribuição de aves, Wallace formalizou, em 1876, uma divisão biogeográfica do globo em seis regiões zoogeográficas (Neártica, Neotropical, Paleártica, Etiópica, Oriental e Australiana). Essa divisão foi aceita por diversos pesquisadores que trabalharam com o tema posteriormente e é aceita até os dias atuais. Até esse momento, as pesquisas eram mais de caráter especulativo, sem métodos claros e objetivos.

Entretanto, dois eventos tiveram um profundo impacto na biogeografia histórica: a teoria da tectônica de placas e o surgimento da sistemática filogenética. A teoria da tectônica de placas, proposta por Alfred Wegener em 1915, dizia que os continentes

estavam em constante movimento e teve um profundo impacto na biogeografia histórica, ao dar fim ao pensamento dispersionista corrente até então (Crisci *et al.*, 2003). O segundo foi o surgimento da sistemática filogenética, desenvolvida pelo entomólogo alemão Willi Hennig em 1955, que forneceu todo o arcabouço teórico e metodológico para a inferência de relações entre as espécies (Wiley, 1988). Todavia, os novos métodos propostos esbarravam num problema: a unidade biogeográfica a ser usada durante as análises.

Os primeiros trabalhos usando a nova abordagem embasada nos conceitos propostos por Hennig sugeriam que deveriam ser usadas como unidade básica para as análises biogeográficas as áreas de endemismo, que seriam as menores unidades históricas (Nelson & Platnick, 1981). Entretanto, o conceito de área de endemismo é debatido até hoje (Nelson & Platnick, 1981; Axelius, 1991; Platnick, 1991; Morrone, 1994; Harold & Mooi, 1994; Hausdorf, 2002; Crother & Murray, 2011).

Como já foi dito, o primeiro a mencionar o termo endemismo foi Candolle em seu livro “*Statistique de la Famille des Composées*” de 1838. Embora não tenha deixado explícita a definição, uma característica importante para o reconhecimento de uma área de endemismo foi citada pelo mesmo: a ocorrência de espécies que não existem em mais nenhum outro lugar (Espinosa-Organista & Llorente-Busquets, 1993; Crisci *et al.*, 2003). Para Nelson & Platnick (1981), uma área de endemismo é uma pequena região que tem um número significativo de espécies que não ocorrem em mais nenhum outro lugar.

Baseado no conceito proposto por Nelson & Platnick (1981), Platnick (1991) definiu área de endemismo como a congruência distribucional de duas ou mais espécies. Essa definição também é seguida por Morrone (1994) e por Humpries & Parenti (1999). A importância de se usar áreas de endemismo como unidade básica para análises também é citada por Axelius (1991). Segundo esse autor, uma análise biogeográfica que não utilizasse as áreas de endemismo como unidade básica poderia gerar resultados arbitrários.

Há ainda outros conceitos que não se detém somente ao conceito de congruência de distribuição. Para Harold & Mooi (1994), além da congruência de distribuição, a área de endemismo deve ser definida pela relação filogenética das espécies. Contrariamente a toda a discussão, Hausdorf (2002) afirma que o uso de áreas de endemismo como unidade básica de análises biogeográficas é impraticável, uma vez que as espécies não teriam o mesmo padrão de distribuição de quando a área de endemismo se diferenciou,

sugerindo então o uso de “*Elementos bióticos*”, que seriam um grupo de táxons cujas distribuições são significativamente mais similares entre si do que com qualquer outro grupo.

Alguns autores também já discutiram uma forma objetiva de se delimitar as áreas de endemismo. Alguns trabalhos sugerem a sobreposição de uma grade sobre um mapa com as distribuições individuais de cada espécie (Morrone, 1994; Morrone & Escalante, 2002; Szumik *et al.*, 2002; Hausdorf & Hennig, 2003; Hennig & Hausdorf, 2004; Szumik & Goloboff, 2004). A unidade básica para as análises passa a ser cada célula da grade, sendo que agrupamentos dessas células podem ser interpretadas como áreas de endemismo. Foram propostos como métodos de busca por áreas de endemismo, a utilização da máxima parcimônia (Morrone, 1994), de um teste de agrupamento (Hausdorf & Hennig, 2003; Hennig & Hausdorf, 2004) e a utilização de critérios de otimização (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004).

Entretanto, um fator muito importante a todos os métodos que utilizam células como base para a busca de áreas é o tamanho da grade utilizada (Morrone & Escalante, 2002). Essa característica foi pouco discutida, apesar de ter enorme importância sobre os resultados, já que, dependendo do tamanho e da posição da grade utilizada, alguns padrões de endemismo podem não ser reconhecidos pelas análises (Morrone & Escalante, 2002).

1.2. AS PROPOSTAS DE REGIONALIZAÇÃO BIOGEOGRÁFICA DA MATA ATLÂNTICA BRASILEIRA.

Várias propostas foram realizadas com o intuito de setorizar a Mata Atlântica. Uma das primeiras propostas foi a de Cabrera & Willink (1973) baseada em dados de distribuição de animais e vegetais. Segundo os autores, esse domínio fitogeográfico estaria dividido em duas províncias biogeográficas: “Província Paranaense” (abrangendo desde o extremo sul do Brasil, a oeste da Serra do Mar e centro do Rio Grande do Sul, até o extremo nordeste da Argentina e Paraguai) e “Bosque Atlântico” (toda a costa brasileira, estendendo-se da latitude 7° S até 30°S). Entretanto, os autores não sugerem áreas de endemismo em sua divisão, funcionando mais como unidades ecológicas ou morfoclimáticas.

Outra proposta foi feita por Prance (1982). Para isso, o autor utilizou os dados de distribuição de plantas lenhosas e dividiu a Mata Atlântica em quatro “Centros de Endemismo”, a saber: “Pernambuco”, localizado mais ao norte; “Bahia”, localizado

desde o estado da Bahia até o norte do estado do Espírito Santo; “Rio de Janeiro”, localizado desde o sul do Rio Doce no Espírito Santo até o estado do Rio de Janeiro. Um quarto centro de endemismo indicado pelo autor corresponde a uma área de encrave de floresta no meio de uma vegetação típica de cerrado, localizada ao norte da cidade de Brasília, que segundo o próprio autor estaria relacionada à Mata Atlântica.

Utilizando as ocorrências de alguns grupos de mamíferos, Costa *et al.* (2000) conseguiram reconhecer três áreas de endemismo: “Pernambuco”, “SE coast” e “Paulista”. Entretanto, os autores ressaltam a possibilidade de não terem sido reconhecidas algumas áreas devido ao tamanho das células da grade empregada. Já Morrone (2001) propôs dividir a Mata Atlântica em três áreas biogeográficas: “Bosque Paranaense” (localizado no Sudeste do Brasil, noroeste da Argentina e oeste do Paraguai), “Bosque de *Araucaria angustifolia*” (localizado no Sul do Brasil) e “Bosque Atlântico Brasileiro” (que seria toda a Mata Atlântica costeira, nunca excedendo de 100 km do litoral).

Silva *et al.* (2004) utilizaram 104 espécies de aves da Mata Atlântica para a delimitação de áreas de endemismo. Nesse estudo, os autores conseguiram reconhecer quatro áreas de endemismo: Pernambuco, Bahia Central, Costa da Bahia e Serra do Mar. Com base nas distribuições de aves, primatas e borboletas, Silva & Casteleti (2005) propuseram a divisão da Mata Atlântica brasileira em cinco áreas de endemismo: quatro localizadas na Região Nordeste (Brejos Nordestinos, Pernambuco, Diamantina e Bahia) e uma localizada na Região Sudeste (Serra do Mar). Entretanto, este trabalho não usou nenhum método numérico explícito para propor esta divisão.

As relações na Mata Atlântica também foram abordadas usando, como fonte de dados, as distribuições das espécies de opiliões. Em um primeiro estudo, Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) conseguiram detectar onze áreas de endemismo. Duas dessas áreas estão mais ao sul do Brasil (denominadas pelos autores de “Paraná” e “Santa Catarina”), uma área localizada no sudeste do estado da Bahia e as demais delimitadas ao norte pelo Rio Doce e ao sul pelo Rio Ribeira do Iguape (segundo os próprios autores esse conjunto de áreas seria equivalente à região que Prance (1982) denominou “Serra do Mar”). Com uma abordagem mais rigorosa e maior quantidade de dados, DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011), utilizando também as ocorrências de opiliões, delimitaram doze áreas de endemismo: além das anteriormente detectadas por Pinto-da-Rocha *et al.* (2005), foi identificada uma área ainda mais ao norte, chamada de “Pernambuco”.

Entretanto, os autores ressaltam que essa área carece de mais dados para a correta delimitação dos seus limites.

Apesar de algumas poucas diferenças, os vários estudos convergem na divisão biogeográfica da Mata Atlântica em quatro grandes blocos. O primeiro está relacionado à floresta de araucárias mais ao sul. Outro bloco seria mais relacionado às florestas localizadas na Serra do Mar, sendo que, a depender do táxon utilizado e do método, esse bloco pode surgir como uma única área de endemismo (Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2004) ou fragmentado em áreas de endemismo menores (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Os dois últimos estão relacionados às florestas costeiras ao sul da Bahia e ao norte do Rio São Francisco. Entretanto, o limite entre as áreas varia muito, dependendo do grupo abordado e da metodologia utilizada.

1.3. A MATA ATLÂNTICA NORDESTINA.

A Mata Atlântica constitui uma das áreas com maior biodiversidade do mundo (Galindo-Leal & Câmara, 2005). Entretanto, devido à forte pressão antrópica, esse ecossistema encontra-se entre os mais ameaçados do planeta. A área de abrangência inicial desse ecossistema foi estimado em cerca de 1 a 1,5 milhão de km², sendo que atualmente restam pouco mais de 10% da área original (Ribeiro *et al.*, 2009). Mesmo apresentando tamanho grau de devastação, a Mata Atlântica ainda abriga grande diversidade biológica, possuindo boa parte de sua fauna e flora endêmica. Esta característica peculiar desse ecossistema fez com que o mesmo fosse incluído em uma das 25 prioridades mundiais para a conservação da biodiversidade mundial (Pôrto *et al.*, 2005). O conceito de áreas prioritárias ganhou força nas últimas décadas e o termo “hotspot” passou a ser utilizado para designar ecossistemas que se encontram extremamente ameaçados e que abrigam uma alta diversidade biológica e endemismo. Embora representem cerca de 1,4% da superfície terrestre, essas áreas abrigam mais de 60% da biodiversidade do globo (Myers *et al.*, 2000).

Embora considerada um *hotspot* de biodiversidade mundial, boa parte da fauna e flora da Mata Atlântica permanece desconhecida (Silva & Casteleti, 2005; Conservation International do Brasil *et al.*, 2000). A situação agrava-se ainda mais no que diz respeito à Mata Atlântica localizada ao norte do rio São Francisco (Pôrto *et al.* 2005). Esta, provavelmente, é a região desse bioma que se encontra mais fragmentada.

Mesmo tão fragmentada, a Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco, ou Floresta Atlântica nordestina é de extrema importância do ponto de vista de conservação

e biogeografia, pois apresenta uma grande quantidade de animais e plantas endêmicos (Tabarelli & Santos, 2004). Devido a essa biota peculiar, essa região já foi mencionada por diversas vezes como uma área de endemismo da Mata Atlântica (Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2004; Silva & Casteleti, 2005; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011), o que só ressalta a sua importância. Também há um interesse nessa região pelo fato de haver vários encaves de floresta em meio à vegetação de Caatinga. Esses encaves são denominados de “Brejos de Altitude”.

1.4. OS BREJOS DE ALTITUDE.

A palavra “brejo” tem diversos significados no Brasil, a depender do estado ou região. De uma forma geral, o termo “brejo” refere-se a terrenos alagadiços com saturação de água no solo (Luft, 1993). Entretanto, na Região Nordeste, esse termo ganha um novo significado: passa a caracterizar espaços situados na Caatinga hipo e hiperxerófila, sob o domínio da umidade e influenciados pelo relevo, pelas massas de ar e pelo clima, o que propicia uma região de maior regime pluviométrico, com a ocorrência de chuvas orográficas. Elas garantem temperaturas mais amenas nos brejos em relação à Caatinga que está ao redor (Andrade-Lima, 1982). Essas regiões são localmente conhecidas por “Brejos”, “Brejos de Altitude”, “Brejos Nordestinos”, “matas serranas” (PB, PE) ou “matas úmidas” (CE).

Porém, há algumas nuances em torno do significado do termo, o que gerou diversas definições pelos pesquisadores que se debruçaram sobre o tema. Para Andrade & Lins (1964), a definição de Brejo de Altitude deveria levar em conta principalmente as questões hídricas e atmosféricas, já que, segundo os autores, esses fatores são os mais marcantes e preponderantes para a elevada pluviosidade acarretada. Já Andrade-Lima (1982), considerava, como fatores mais característicos dos brejos, as altitudes elevadas (acima de 500m) e sua posição em relação às correntes de ar, sobretudo aquelas vindas do sudeste. Esses pontos de vista mostram o quanto complexa é essa região.

Com relação às suas características físicas, os Brejos de Altitude são encontrados sobre formações de rochas sedimentares e serras residuais cristalinas, com altitudes que variam de 500-1200 m. Os solos dessas regiões são ricos em matéria orgânica, o que garante a permanência de uma vegetação florestal, numa ação conjunta com a localização geográfica (proximidade do litoral), altitude e relevo. A cobertura vegetal é composta por um estrato arbóreo entre 10 e 20 metros, com uns emergentes

entre 25 e 30 metros, havendo também um estrato arbustivo de 1 a 3 metros (Rizzini, 1997).

Segundo Bigarella & Andrade-Lima (1982) e Bigarella (1991), os Brejos de Altitude devem ter-se originado no Paleoceno, quando havia um manto contínuo de formação florestal na região onde atualmente se encontram os Brejos de Altitude. Com as modificações climáticas que ocorreram durante o Pleistoceno, como por exemplo, a glaciação de Würm, houve mudanças na vegetação com expansão daquela adaptada à seca, com a cobertura florestal inicial ficando restrita apenas ao topo das serras (Ab' Saber, 1977).

As áreas consideradas Brejos de Altitude foram listadas por Vasconcelos Sobrinho (1971) *apud* Tabarelli & Santos (2004). Na proposta dele, haveria um total de 43 brejos de altitude pelo nordeste, espalhados pelos estados do Ceará, Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Norte. Entretanto, nos dias atuais, grande parte desses brejos encontra-se quase que totalmente devastado, principalmente devido à ocupação humana, à agricultura de subsistência praticada na região e a expansão da monocultura de cana-de-açúcar (Luft, 1993; Barbosa *et al.*, 2004; Tabarelli & Santos, 2004).

A degradação dessas regiões traz um sinal de alerta: uma região complexa e ainda pouco compreendida pelos pesquisadores no que toca os seus aspectos históricos, encontra-se a beira da extinção. Isso é alarmante, sobretudo porque os resultados de alguns estudos realizados na região mostram que há uma biota complexa na região, com algumas espécies típicas da Mata Atlântica e outras espécies mais relacionadas às aquelas amazônicas (Vanzolini & Williams, 1970; Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003). Ainda existem espécies endêmicas dos Brejos, como por exemplo, os escorpiões *Hadrurochactas brejo* (Lourenço, 1988) e *Hadrurochactas araripe* Lourenço, 2010, encontrados somente na Serra de Baturité (CE) e na Chapada do Araripe (CE), respectivamente. Também já foram documentados lagartos, aves e alguns grupos de insetos endêmicos dos Brejos de Altitude (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003), o que só ressalta a importância de mais pesquisas e da conservação dessa região.

São poucos os trabalhos que tratam das relações históricas dos Brejos de Altitude de forma sistematizada (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003; Silva & Casteleti, 2005; Santos *et al.*, 2007). Entretanto, há alguns estudos tratando dos brejos, mas de forma mais especulativa (Andrade-Lima, 1982; Prance, 1982). Entre os poucos que tratam os brejos sob a luz dos métodos numéricos biogeográficos, vale destacar o estudo realizado com plantas lenhosas realizado por Santos *et al.* (2007), que trataram

das relações entre a Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco, a Floresta Amazônica e os Brejos de Altitude. Os autores concluíram que os brejos mais a oeste estão mais relacionados à Floresta Amazônica e que esta, por sua vez, está mais relacionada à Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco. Entretanto os demais brejos mais ao leste tiveram pouca resolução nas análises. Assim, ficaram algumas perguntas em aberto: qual a relação entre os Brejos de Altitude e a Mata Atlântica ao norte do Rio São Francisco? Seriam os brejos uma unidade biogeográfica distinta (como defendido por Silva & Casteleti, 2005) ou constituem regiões da Mata Atlântica de isolamento recente? Essas questões até o momento permanecem sem resposta.

1.5. OS OPILIÕES DA MATA ATLÂNTICA.

O Brasil apresenta uma das maiores diversidade de opiliões do mundo, com cerca de 950 espécies. Dessas, cerca de 600 são exclusivas da Mata Atlântica (Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009a), a maioria delas ocorrendo na região Sudeste do Brasil.

As primeiras pesquisas com opiliões na Mata Atlântica brasileira datam do início do século XIX (Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009a). Grande parte dos estudos foi de cunho sistemático, tratando de descrever a opiliofauna até então desconhecida. Com esses esforços iniciais, foi sendo desenvolvido um entendimento sobre os padrões de distribuição das espécies. Uma das primeiras conclusões foi a constatação do alto grau de endemismo apresentado por esses aracnídeos (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005).

Mais alguns fatores ainda prejudicavam as pesquisas biogeográficas com o grupo: o pouco entendimento sobre as relações de parentesco entre as diversas espécies e baixa quantidade de inventários com relação aos opiliões que ocupam as diferentes fisionomias da Mata Atlântica. Entretanto, essa situação vem mudando nos últimos anos, com a intensificação nas pesquisas com o grupo (Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009a).

Com o crescente interesse pelo grupo, algumas características biogeográficas dele foram-se tornando evidentes. Como já foi mencionado acima, uma dessas características é o elevado endemismo encontrado nesses aracnídeos. São poucos os organismos que apresentam um grau de endemismo tão elevado como o dos opiliões, chegando a 97% das espécies da Mata Atlântica restritas a esse bioma (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005). Essa característica elege os opiliões como um grupo de muito uso em estudos biogeográficos.

Recentemente, o grupo vem sendo usado como base para análises biogeográficas sob a luz dos métodos numéricos. O primeiro trabalho com o grupo com essa temática, (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005) conseguiu uma primeira aproximação acerca das relações históricas da Mata Atlântica do sul e sudeste. Utilizando um maior rigor metodológico, DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011) chegaram em resultados ainda mais detalhados. Entretanto, pela quantidade de táxons utilizados (nas análises os autores incluíram somente a família Gonyleptidae, que é pouco diversa na Mata Atlântica nordestina, principalmente ao norte do rio São Francisco) as áreas de endemismo encontradas que correspondem à Mata Atlântica nordestina tiveram pouco suporte nas análises, o que resultou em áreas com limites pouco conclusivos.

2. JUSTIFICATIVA

Tão importante quanto conhecer a fauna de uma área é reconhecer as suas relações históricas para se estabelecer uma unidade de conservação. Isto é, reconhecer quais organismos ocupam uma determinada e não outros e o porque de ocuparem essa área e não outra. Nesse aspecto é que entra a Biogeografia Histórica. O questionamento sobre a funcionalidade da Biogeografia Histórica no fornecimento de informações a fim de se definir uma área de conservação é amplamente discutido na literatura. Posadas *et al.* (2006) afirmam que a Biogeografia Histórica não apenas mostra as informações necessárias para conservação, mas também dispõe metodologias que podem ser diretamente aplicadas na determinação de prioridades para escolha dessas áreas.

A Ordem Opiliones foi utilizada como objeto de estudo por diversos motivos: primeiramente porque a Mata Atlântica abriga a maior diversidade de opiliões do planeta. De uma forma geral, opiliões vivem em ambientes restritos, sendo que as espécies de Mata Atlântica apresentam alto grau de endemismo, característica que os tornam organismos muito interessantes para estudos de Biogeografia Histórica. Além disso, graças ao crescente interesse dos pesquisadores brasileiros por essa ordem de aracnídeos, há uma quantidade crescente de filogenias e revisões a disposição, principalmente dos grupos da Mata Atlântica. Com isso, uma parte significativa da Opiliofauna brasileira encontra-se bem resolvida taxonomicamente, o que é uma condição básica para a realização de estudos biogeográficos.

3. OBJETIVOS

- Comparar os resultados obtidos pelas diferentes metodologias utilizadas e avaliar a influência do tamanho das células sobre os resultados;
- Delimitar as áreas de endemismo da Mata Atlântica localizada ao norte do rio São Francisco, utilizando as distribuições de espécies de Opiliones.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. TÁXONS UTILIZADOS.

Foram incluídos nas análises táxons das seguintes famílias de opiliões da subordem Laniatores: Cosmetidae, Escadabiidae, Gonyleptidae, Minuidae, Kimulidae, Stygnidae e Zalmoxidae (Tabela 1). Um dos critérios utilizados para a inclusão ou exclusão dos táxons nas análises foi a situação taxonômica do táxon supra-específico. Foram incluídos os gêneros (ou subfamílias, no caso de Gonyleptidae) cuja revisão taxonômica tenha sido feita recentemente (a partir da década de 1990), ou aqueles cuja identificação não seja duvidosa, como por exemplo, gênero com espécies simpátricas de difícil reconhecimento das mesmas. Este critério é muito importante, dado o grau de confusão taxonômica que se encontra a maior parte dos *taxa* de opiliões neotropicais (p.ex., DaSilva & Gnaspini, 2009). Ao todo, foram utilizadas 1581 ocorrências de 224 espécies (Figura 1) que ocorrem por toda a Mata Atlântica, sendo que dessas, 18 ainda não foram descritas (Tabela 1).

Somente serão discutidos aqui os resultados que abrangem a Mata Atlântica nordestina, visto que as áreas encontradas ao sul e sudeste estão discutidas em DaSilva *et al.* (em preparação; manuscrito em anexo). Além do que a inclusão de todas as espécies visou avaliar o impacto do uso de um maior banco de dados sobre as análises. Os táxons a serem incluídos nas análises foram aqueles que possuíam distribuição em comum com ao menos outro táxon (simpatria parcial ou total). Logo, todos aqueles sem nenhuma sobreposição a outros táxons foram excluídos, pois não apresentam nenhum padrão de congruência biogeográfica, condição primária para a delimitação de áreas de endemismos e da Biogeografia Histórica em geral. Ainda foram também excluídos das análises os táxons com um único registro e/ou lote. Por terem registro e/ou lote único, esses *taxa* não apresentam informação suficiente para inferência de sua distribuição. Se algum *taxon* é registrado duas vezes, em momentos diferentes, ainda que na mesma localidade, já existe evidência de distribuição restrita.

4.2. COMPILAÇÃO DAS OCORRÊNCIAS.

Para a realização das análises, foi utilizado um banco de dados com as ocorrências das espécies de opiliões da Mata Atlântica elaborado por DaSilva (2008). O termo ocorrência aqui utilizado é o registro de uma determinada espécie mais de uma

vez numa mesma localidade, em momentos diferentes. Essas ocorrências foram obtidas através de três fontes: coletas, literatura disponível e visitas a museus.

4.2.1. Coletas.

De uma forma geral, a literatura é incipiente para os Opiliones no nordeste. Boa parte das espécies tem suas distribuições registradas apenas na localidade-tipo, sem novos registros (Kury, 2003). Assim sendo, tornou-se necessário a realização de coletas, a fim de se obter novos registros. As localidades amostradas foram escolhidas por serem apontadas como áreas importantes para a conservação da Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco (Bencke *et al.*, 2006). Foram realizadas coletas nos seguintes locais:

- Alagoas: Murici (Estação Ecológica de Murici – 9° 11'S 35° 53'W), São José da Laje e Ibateguara (Fragmentos da Usina Serra Grande – 8° 57'S 36° 06'W e 8° 59'S 35° 53'W, respectivamente);
- Ceará: Ubajara (Parque Nacional de Ubajara – 3° 42'S 40° 47'W), Baturité e Guaramiranga (Serra de Baturité – 4° 15'S 38° 58'W), Pacatuba e Maranguape (Serra da Aratanha – 3° 53'S 38° 44'W);
- Paraíba: Areia (Parque Estadual Mata do Pau-Ferro – 6° 57'S 35° 40'W), Cabedelo (Floresta Nacional de Cabedelo: Mata do Amém – 7° 03'S 34° 51'W), Mamanguape (Reserva Biológica Guaribas – 6° 45'S 35° 09'W) e João Pessoa (Jardim Botânico Benjamin Maranhão – Mata do Buraquinho – 07° 06'S 34° 52'W);
- Pernambuco: Bonito (Reserva Municipal Mata do Mucuri, 8° 59'S 36° 02'W), Caruaru (Parque Natural Municipal João Vasconcelos Sobrinho – Brejo dos Cavalos, 8° 16' S 35° 58' W), Igarassu (Refúgio Ecológico Charles Darwin e Mata da Usina São José – 7° 49'S 35° 00'W), Inajá (Reserva Biológica da Serra Negra – 8° 36' S 38° 34' W) e Jaqueira (Reserva Particular do Patrimônio Natural Frei Caneca – 8° 43'S 35° 54'W);
- Bahia: Maracás – 13° 40'S 40° 40'W.

Os pontos das coletas foram marcados com aparelho de GPS para posterior marcação no mapa de distribuição das espécies. Foram utilizados dois métodos de amostragem durante as coletas: peneiramento de serrapilheira e coleta ativa noturna, a fim de ser amostrada a maior diversidade possível de Opiliones, já que as duas técnicas

coletam animais de hábitos e tamanhos diferentes. Os animais coletados foram fixados e conservados em álcool a 70% e depositados na coleção e aracnídeos da UFPB e no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP).

4.2.2. Compilação dos dados da literatura.

Como parte do levantamento de ocorrências, também foi compilada a informação proveniente da literatura, principalmente de revisões taxonômicas e de listas de espécies (Revisões: Cosmetidae, *Metavononoides* – Ferreira, 2006; Gonyleptidae, Bourguiiinae – Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009; Gonyleptidae, Caelopyginae – Pinto-da-Rocha, 2002; Gonyleptidae, *Eusarcus* – Hara & Pinto-da-Rocha, 2010; Gonyleptidae, Goniosomatinae – DaSilva & Gnaspini, 2009; Gonyleptidae, Hernandariinae – DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010; Gonyleptidae, Heteropachylinae – Mendes, 2011; Gonyleptidae, *Longiperna* – Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a; Gonyleptidae, Progonyleptoidellinae – Kury, 2003; Gonyleptidae, *Promitobates* – Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012; Gonyleptidae, *Roeweria* – Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009b; Sodreaninae – Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b; Stygnidae – Pinto-da-Rocha, 1997; Stygnidae, *Pickeliana* – Hara & Pinto-da-Rocha, 2008) . Essa parte do levantamento de ocorrências foi de suma importância por fornecer registros de lotes depositados em coleções que não foram visitadas no referido projeto.

4.2.3. Visita aos Museus.

A fim de aumentar a quantidade de ocorrências, também foi visitada a coleção do MNRJ (Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro) por dois motivos: por ser uma das coleções mais representativas em quantidade de lotes de opiliões e porque as demais coleções representativas para o táxon de estudo já foram visitadas recentemente e já haviam sido incluídas na planilha em trabalhos anteriores (DaSilva, comunicação pessoal; manuscrito anexo). Os lotes foram analisados e determinados até o nível de espécie, utilizando-se literatura especializada disponível (p. ex., Roewer, 1949; Pinto-da-Rocha, 1997; Kury, 2003; Ferreira, 2006; Pinto-da-Rocha *et al.*, 2007; Mendes, 2011).

4.2.4. Georreferenciamento.

As ocorrências obtidas de visitas a museus e literatura disponível foram georreferenciadas através de duas fontes:

- Global Gazetteer: <http://www.fallingrain.com/world/>
- IBGE Cidades: <http://www.ibge.gov.br/cidadesat/>

Quando havia um detalhamento acerca da localidade, as coordenadas eram definidas com duas casas decimais. Entretanto, nem sempre isso foi possível, haja vista que algumas etiquetas não apresentavam tal detalhamento. Em tais casos, foi utilizada como coordenada o ponto médio do município, com somente uma casa decimal. Nessa etapa também foram excluídos os registros cuja localidade era duvidosa, imprecisa ou cuja etiqueta era pouco informativa e a localidade em questão era completamente fora da distribuição da espécie em questão.

4.3. ANÁLISES.

Para delimitar as áreas de endemismo, foram utilizados três métodos distintos: a Análise de Endemicidade (NDM), a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) e Análise de Elementos Bióticos (Biotic Elements Analysis – BEA). Os três métodos tem por base de suas análises uma grade sobreposta a um mapa com as distribuições individuais de cada táxon. Para avaliar a influência do tamanho das células sobre os resultados foram usados três grades diferentes em cada método: 2° X 2°, 1° X 1° e 0,5° X 0,5°. Todas as grades sobrepostas ao mapa tinha origem em 6° a 52° S de latitude e 29° a 65° W de longitude. Além dos três métodos numéricos, também foi utilizada uma análise qualitativa utilizando uma série de critérios descritos na literatura e compilados por DaSilva (2008) e DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011).

4.3.1. Análise de Endemicidade (NDM).

Essa metodologia foi proposta por Szumik *et al.* (2002) e Szumik & Goloboff (2004) e seu nome deriva do termo *eNDeMism*. A análise começa com a construção de uma matriz de ocorrências. No momento em que a matriz é carregada no programa são feitas as especificações sobre o tamanho da grade. Só depois é realizada a busca por áreas. O critério utilizado pelo programa para essa busca é a presença/ausência dos táxons em um determinado conjunto de células, levando em conta a congruência distribucional entre os táxons. Essa congruência é medida pelo Índice de Endemicidade (que vai de 0 a 1), calculado através da seguinte fórmula:

$$IE_x = \frac{p + (i \times Fi)}{t + (o \times 1/Fo)}$$

Onde:

- IE – Índice de Endemicidade do táxon “X”;
- p – número de células da área em que o táxon “X” está presente;
- i – número de células da área em que a presença do táxon “X” foi inferida, ou seja, células adjacentes as de presença real;
- t – número total de células da área;
- o – número de células adjacentes a área onde o táxon “X” está presente;
- Fi – fator para presenças inferidas dentro da área (0,75 por padrão);
- Fo – fator para presenças observadas fora da área (0,50 por padrão).

Ao final, cada área ganha um valor de endemicidade, que nada mais é que o somatório dos índices de endemicidade de cada táxon incluídos na área, ou seja, esse valor é influenciado por dois fatores: quantidade de espécies incluídas na área e pelo IE de cada espécie incluída. É considerada área de endemismo o grupo de células que tiverem dois pontos, ou seja, duas espécies perfeitamente congruentes com o grupo ou mais de duas espécies que somem dois pontos. A análise foi realizada utilizando os programas NDM/VNDM (Goloboff, 2005) utilizando a configuração padrão estabelecida pelo *software*.

4.3.2. Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE).

A Análise de Parcimônia de Endemicidade (PAE) foi proposta por Brian Rosen em 1988 e aperfeiçoado no mesmo ano por Rosen e Smith (Crisci *et al.*, 2003). Este método possui algumas semelhanças com os cladísticos utilizados em análises filogenéticas, agrupando localidades (semelhante a táxons em cladística), pelos seus táxons compartilhados (semelhantes a caracteres em cladística). Essa metodologia aplica-se a táxons que compartilham diferentes localidades para inferir relacionamento entre as biotas amostradas nessas localidades, produzindo cladogramas de área diretamente das distribuições geográficas.

Morrone (1994) fez modificações do método original com o objetivo de delimitar áreas de endemismo. A análise começa com a construção da matriz de dados, obtida com base na ocorrência de táxons no conjunto de áreas amostradas. Para a

construção da matriz, foram usados os mapas gerados no NDM, sendo que somente as células com a ocorrência de pelo menos uma espécie foram contabilizadas. Para cada tamanho de célula foi confeccionada uma matriz para análise com a PAE, tendo cada matriz a seguinte quantidade de terminais: 301 (grade de 0,5°), 160 (grade de 1°) e 80 (grade de 2°). Como unidades operacionais geográficas (Operative Geographic Units - OGUs), foram utilizadas as células, que são reunidas pela presença compartilhada dos táxons (Morrone, 1994). Essa análise baseada em uma grade sobreposta ao mapa de distribuição das espécies é também chamada de Análise de Parcimônia de Endemismo baseada em células (Crisci *et al.*, 2003). Essa metodologia difere um pouco do proposto inicialmente por Rosen (1988), pois, ao invés de assumir as localidades como OGUs, aqui as mesmas serão células com ocorrências das espécies (Morrone, 1994). A presença do táxon é tomada como o estado derivado (codificado como 1) e a ausência como primitivo (0). Analogamente à sistemática, o grupo externo é concebido hipoteticamente como sendo uma área primitiva, sem a presença de qualquer táxon (codificado como zero para todos).

Por esse método, serão considerados como área de endemismo os agrupamentos de células que apresentarem ao menos duas espécies endêmicas. A análise foi conduzida com os programas Nona 2.0 (Goloboff, 1999), em conjunto com o WinClada 1.00.08 (Nixon, 1999-2002). Foi utilizado o algoritmo heurístico TBR “tree bisection and reconnection”. Além disso, também foi aplicado o comando “hold10000; mult*100; hold/10; mult*Max*” e, após a obtenção das árvores, foi aplicado o consenso estrito.

4.3.3. Análise de Elementos Bióticos (BEA).

A Análise de Elementos Bióticos (do inglês, *Biotic Element Analysis* – BEA) surgiu a partir do conceito de Hausdorf (2002), que discute as áreas de endemismo sob a perspectiva do modelo vicariante. Assim, segundo esse autor, as unidades básicas a serem usadas em estudos de biogeografia cladística deveriam ser “Elementos Bióticos”, que são grupos de táxons cujas distribuições são significativamente mais similares entre si que com qualquer outro grupo de táxons. Partindo desse princípio, Hausdorf & Hennig (2003) e Hennig & Hausdorf (2004) desenvolveram uma série de testes estatísticos.

A primeira etapa das análises foi a construção de dois arquivos de entrada no software: o primeiro é a matriz de ocorrências. Essa matriz foi construída baseada nos mapas gerados pelo NDM, com as espécies nas linhas e as células nas colunas e, assim

como na PAE, a presença foi codificada como “1” e a ausência como “0”. O segundo arquivo de entrada consistia num arquivo com indicação de todas as células, com as respectivas células vizinhas. Igualmente a abordagem aqui utilizada na PAE, também foram construídas três matrizes com tamanhos de células diferentes para as análises na BEA.

Os testes foram aplicados utilizando o software *R!* (R Development Core Team, 2012) com o pacote *Prabclus* (Hennig, 2003). A primeira etapa da análise consiste num teste a fim de verificar se as distribuições são agrupadas ou não. Três especificações são necessárias: uma medida de distância, um teste estatístico e um modelo nulo (Hausdorf & Hennig, 2003). A medida de distância utilizada é a distância de Kulczynski, por ser mais adequada em casos de táxons de distribuição muito restrita. O teste estatístico é baseado nos dados de distribuições e o modelo nulo aplicado simula casos em que todas as diferenças encontradas nos dados possam ser atribuídas ao tamanho das distribuições dos táxons, ao número de táxons por célula e autocorrelação espacial das ocorrências dos táxons. Após essa etapa, é aplicado um Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) à matriz de distâncias de Kulczynski gerada pela etapa anterior. Por fim, um Agrupamento Baseado sobre um Modelo Gaussiano (MBGC) é aplicado sobre essa mesma matriz para identificar os elementos bióticos (mais detalhes em Hennig & Hausdorf, 2004).

4.3.4. Critérios combinados.

Além dos métodos numéricos, foram utilizados outros critérios para a delimitação das áreas de endemismo (DaSilva, 2008; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Eles são usados de forma combinada e têm como fundamento tanto evidências bióticas quanto abióticas:

1 - Congruência da área de distribuição de pelo menos duas espécies: segundo esse critério, a delimitação de uma área de endemismo pode ser feita a partir da ocorrência de duas espécies em uma mesma área.

2 - Núcleo de congruência e simpatria parcial: a delimitação dos limites de uma área de endemismo a partir da simpatria parcial de duas espécies pode ser um problema, pois uma das espécies em questão pode ter um grande poder de dispersão. Assim uma área de endemismo pode ser delimitada a partir de um “núcleo de congruência” (NC), que é a sobreposição da distribuição de pelo menos duas espécies. Todas as espécies da análise serão classificadas em três níveis, de acordo com seu padrão de endemismo: 1)

restritas a um NC, 2) endêmicas, mas com distribuições exclusivas, maiores que o NC, o que forma a região Máxima de Endemismo (RME) e 3) amplilocadas, ou seja, presentes em mais de um NC.

3 - Áreas de endemismo inclusivas: As espécies amplilocadas podem formar padrões de sobreposição mais amplos. Esses padrões não podem ser considerados como áreas de endemismo, pois podem incluir dois ou mais núcleos de congruência. Mas eles podem ser indicativos de relacionamento entre esses núcleos. Assim, servem como apoio para inferências históricas para explicar o surgimento dessas áreas menores, mas não são áreas de endemismo neste nível de análise.

4 - Exclusividade mútua: uma área de endemismo não deve apresentar qualquer sobreposição com outra área, pois sua biota é única. Assim, áreas com relacionamento duvidoso ou confuso podem ser resolvidas pelo acréscimo de novos dados ou pela fusão em uma única área.

5 - Padrões de endemismo por exclusão: podem surgir casos em que a distribuição de uma espécie pode apresentar pouca ou mesmo nenhuma simpatria com qualquer outra. Essa característica pode ser um indicativo da existência de uma área de endemismo à parte, que não se enquadrrou em nenhum dos critérios anteriores, e que, portanto necessita de evidências para sua confirmação. Uma delas será a ocorrência de espécies-irmãs em áreas de endemismo próximas.

6 - Evidências geográficas independentes: além da distribuição das espécies (fator biótico), a delimitação de uma área de endemismo pode envolver outras evidências, como dados geológicos (fatores abióticos). Assim, espécies endêmicas sem sobreposição de distribuição, mas pertencentes à mesma unidade topográfica, podem ser indicativos de uma área de endemismo.

4.4. PROTOCOLO PARA DELIMITAÇÃO DAS ÁREAS DE ENDEMISMO.

A seguir é apresentando o protocolo que foi utilizado aqui para a delimitação das áreas de endemismo após o uso dos métodos numéricos. Como a quantidade de áreas encontradas pelos métodos numéricos é muito grande, torna-se necessário o uso de um protocolo para a correta delimitação das áreas de endemismo, apresentando áreas que estejam em concordância com os Critérios Combinados. Esse protocolo encontra-se detalhado em DaSilva *et al.* (em preparação; texto em anexo).

- 1) Para a delimitação usando métodos numéricos baseados em grades, diferentes tamanhos de células assim como grades com origens diferentes devem ser testados

(Morrone & Escalante, 2002; Deo & DeSalle, 2006). Isso foi muito importante devido ao banco de dados utilizado, que incluiu as ocorrências de opiliões de toda a Mata Atlântica, e já se sabe que as áreas de endemismo encontradas na Mata Atlântica do sul e sudeste apresentam tamanhos diferentes daquelas encontradas no nordeste (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Além disso, diferentes tamanhos de células ajudam a reduzir vieses causados pela posição da grade, que pode considerar a presença de registros em uma célula e não em outra.

2) Nas análises do NDM, devido a grande quantidade de áreas encontradas pelo método, foi usada a opção de consenso estrito (Szumik *et al.*, 2002) com o número mínimo de táxons compartilhados, ou seja, qualquer espécie encontrada em diferentes grupos de células foram unidas no consenso (foi usado 5% de similaridade em espécies). Isso é conceitualmente baseado sobre o Critério Combinado 4, que diz que as áreas de endemismo devem ser mutuamente exclusivas.

3) A delimitação das áreas inicia com os resultados da grade mais detalhada que representa o Núcleo de Congruência (NC) da área de endemismo, seguindo então para a grade menos detalhada. Grades menos detalhadas resultam em 1) áreas que não são encontradas quando se usa células menores, 2) a soma de área menores (que vai contra o critério combinado, 3) contradições com grupos de células menores, ou 4) artefatos causados pela cobertura da célula sobre diferentes áreas de endemismo. Diante disso, primeiramente devem ser considerados os resultados da grade mais detalhada, e posteriormente os resultados da grade menos detalhada.

4) Uma vez delimitado o NC das áreas de endemismo, o passo seguinte é classificar todas as espécies analisadas em três níveis de endemismo (critério combinado 2): 1) espécies restritas ao NC, indicada pelo métodos numéricos; 2) espécie ocorrendo somente em um NC, mas sem congruência distribucional suficiente (assim não detectada pelos métodos numéricos), formando uma Região Máxima de Endemismo (RME); e 3) espécies distribuídas em mais de um NC, ou amplilocadas.

5) As espécies não incluídas em qualquer um dos três níveis citados acima, ou seja, não ocorrendo em qualquer NC, devem ser classificadas nos seguintes dois tipos: espécies sem sobreposição com qualquer outra (essa categoria não foi usada no presente trabalho, já que todas as espécies utilizadas apresentavam sobreposição com alguma outra), ou espécies com sobreposição, mas sem congruência suficiente

para delimitar um NC. Nesse caso, se há ao menos duas ou mais espécies endêmicas na mesma condição e vivendo na mesma unidade geográfica, uma nova área de endemismo pode ser delimitada, precisando de mais registros ou evidências para sua corroboração (critérios combinados 5 e 6).

5. RESULTADOS

5.1. NDM.

A análise com a grade de maior tamanho de células gerou um total de 42 áreas de endemismo. Várias dessas áreas não passam de redundâncias encontradas pelo programa. Ao ser gerado o consenso, a quantidade de áreas foi reduzida para 11. Dessas, somente quatro (Figuras 4, 7, 8 e 10) serão tratadas na discussão do trabalho, haja vista que as demais áreas estão relacionadas às florestas do sul de sudeste do Brasil. Entre essas quatro áreas, uma (que é resultado de um consenso de outras quatro áreas encontradas pela NDM) é composta por espécies que ocorrem na Mata Atlântica da Bahia (Figura 4). Já a segunda área (consenso de uma única área - Figura 7) localiza-se no interior do Ceará, abrangendo os Brejos de Altitude mais ao norte desse estado (Serra de Baturité e Serra da Ibiapaba). A terceira área, que é o consenso de três áreas encontradas pela NDM, corresponde à Mata Atlântica localizada no litoral dos estados de Alagoas, Pernambuco e Paraíba (Figura 8). Por fim, a quarta área (um consenso de quatro áreas) é composta por um misto de espécies que ocorrem na Mata Atlântica dos estados de Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Bahia (Figura 10).

Com a grade intermédia, de 1º, a quantidade de áreas encontradas pelo programa aumentou para 51. Após o consenso, a quantidade de áreas foi reduzida para 10, curiosamente menos do que na grade menos detalhada. Somente duas das áreas de consenso interessam ao trabalho (Figuras 13 e 21), as demais não serão discutidas pelas mesmas razões utilizadas na grade de 2º. A primeira área (que é um consenso de três áreas) é composta por espécies com distribuição na Mata Atlântica no litoral dos estados de Sergipe, Alagoas, Pernambuco e Paraíba (Figura 13). Já a segunda (resultante do consenso de 2 áreas), inclui espécies que ocorrem na Mata Atlântica da Bahia (Figura 21).

A análise com a grade mais detalhada gerou um total de 48 áreas. Com a realização do consenso, a quantidade de áreas foi reduzida para 17, sendo esta grade a que produziu maior quantidade de áreas de endemismo. Somente duas das áreas encontradas (Figuras 23 e 32) serão discutidas no presente trabalho. A primeira área, que por sua vez é um consenso de três áreas, é composta por espécies que ocorrem somente na Mata Atlântica litorânea dos estados de Alagoas, Pernambuco e Paraíba, sendo que as células que cobrem a Mata Atlântica paraibana não foram incluídas na área

pelo programa, por ter a ocorrência de somente uma das espécies que compõem a área de endemismo. Já a segunda área apresenta somente três espécies que ocorrem na Bahia.

5.2. PAE.

O resultado da PAE com a matriz da maior grade gerou um total de 10.000 árvores. Essa quantidade poderia ter sido maior, já que a quantidade máxima imposta para buscar foi de 10.000 árvores. A grande quantidade de árvores encontrada já era esperada, haja vista existir uma grande quantidade de células sem resolução, o que ficou evidenciado quando foi pedido o consenso ($L=397$, Figura 40). Ao todo, sete conjuntos de células com, ao menos, duas espécies exclusivas foram encontrados pelo método (cada conjunto pode ser considerado uma área de endemismo). Dessas áreas, somente duas áreas interessam ao presente trabalho (Figuras 41 e 47). A primeira é composta por espécies que ocorrem na Mata Atlântica (Figura 41) da Bahia, enquanto que a segunda área é composta por espécies que ocorrem nas florestas dos estados de Alagoas, Paraíba e Pernambuco (Figura 47; mais detalhes ver Tabela 2).

Com a matriz de 1° , o resultado da busca por árvores foi semelhante, entretanto, ao ser gerado o consenso ($L=503$, Figura 48), assim como na análise da matriz de 2° foram encontradas sete áreas de endemismo (Figuras 49-55). Dessas, somente uma área (Figura 52) foi incluída na discussão do presente trabalho, já que inclui espécies que ocorrem na Mata Atlântica da Bahia (Tabela 2).

Para a matriz com as células mais detalhadas ($0,5^\circ \times 0,5^\circ$), novamente o programa atingiu o máximo de 10.000 árvores. Ao ser gerado o consenso ($L=648$, Figura 56), constatou-se que o método identificou, assim como nas análises anteriores, sete áreas de endemismo (Figuras 57-63). Entretanto, as áreas encontradas com a matriz de $0,5^\circ$ estão fora da discussão do presente trabalho, por serem áreas das regiões sudeste e sul da Mata Atlântica (Tabela 2).

5.3. BEA.

A análise com a matriz menos detalhada encontrou nove agrupamentos de células altamente significativos estatisticamente ($T= 0,4234$, $p= 0,0099$). O valor de T encontrado, entretanto, foi levemente menor que a variação prevista no modelo nulo, que teve uma variação entre 0,4315 e 0,6430, com média de 0,5234. Desses nove

agrupamentos, três incluíram as espécies ocorrentes na Mata Atlântica nordestina (Tabela 2). Entretanto nenhum dos três incluiu somente as espécies dessa região.

O primeiro agrupamento (Figura 64) é composto por um misto de espécies que ocorrem na Mata Atlântica nordestina, em Minas Gerais e outras espécies com distribuição ao sul, um padrão geral sem qualquer sentido biogeográfico. O segundo agrupamento (Figura 68) é bem menor do ponto de vista espacial e sua composição apresenta espécies que ocorrem nas florestas entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo. O terceiro agrupamento, um pouco maior que o anterior espacialmente, é composto por espécies que ocorrem ao sul da Bahia e norte do Espírito Santo e por algumas espécies da Mata Atlântica do sudeste (Figura 69), com distribuições disjuntas entre elas, ou seja, um agrupamento com espécies alopátricas.

Utilizando a matriz intermediária, o BEA conseguiu identificar nove agrupamentos de células significativos estatisticamente ($T = 0,6485$, $p = 0,0297$). Diferentemente do que ocorreu com a matriz de 2° , o valor de T encontrado ficou dentro do previsto pelo modelo nulo, que teve uma variação entre 0,6342 e 0,7530, com média de 0,6975. Dos nove agrupamentos identificados, quatro deles abarcam os dados do presente trabalho (Tabela 2).

O primeiro agrupamento (Figura 73) assemelha-se ao primeiro agrupamento encontrado na análise com a matriz de 2° . Assim como este, é composto por espécies que ocorrem no sudeste, em Minas Gerais e no nordeste, ou seja, sem o menor sentido biogeográfico. O segundo agrupamento (Figura 74) apresenta várias espécies que ocorrem ao norte do rio São Francisco, uma espécie com distribuição além dos limites da Mata Atlântica (*Stygnus polyacanthus* (Mello-Leitão, 1923)) e umas poucas espécies cuja distribuição vai até a Baía de Todos os Santos. O terceiro agrupamento (Figura 75) apresenta uma composição de espécies que ocorrem entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo e uma espécie cujos pontos de ocorrência estão no Ceará e Ilha de Fernando de Noronha (*Pseudopucroliia rugosa* (Roewer, 1930)), ou seja, totalmente disjunta em relação ao seu próprio agrupamento. O quarto e último agrupamento apresenta uma grande quantidade de espécies que ocorrem na Mata Atlântica da Bahia (Figura 76), sendo que algumas poucas têm distribuição que chegam ao norte do Espírito Santo e uma espécie cuja distribuição se estende do norte do Espírito Santo até Alagoas (*Pseudopucroliia mutica* (Perty, 1833)).

Com a grade mais detalhada, o resultado do teste estatístico na BEA encontrou sete agrupamentos de células (Figuras 82-88), entretanto esses agrupamentos não são

significativos estatisticamente ($T= 0,7868$, $p= 0,3168$). O valor de T encontrado ficou dentro do esperado pelo modelo nulo cuja variação era de 0,7483 a 0,8410, com média de 0,7947. Isso significa que, embora o programa tenha encontrado alguns agrupamentos com uma composição de espécies coincidente com o encontrado por outros métodos, eles podem ser frutos do acaso (Tabela 2).

5.4. ASSOCIANDO OS MÉTODOS NUMÉRICOS AOS CRITÉRIOS COMBINADOS.

Associando os resultados obtidos pelas análises numéricas com os critérios combinados e aplicando o protocolo proposto por DaSilva *et al.*, (em preparação; manuscrito em anexo), fez-se então a delimitação das áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina. Foram encontrados agrupamentos semelhantes àqueles já descritos na literatura (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011), sendo que três são referentes a Mata Atlântica nordestina (Figura 89). Duas destas áreas já haviam sido reconhecidas nos trabalhos prévios com opiliões (DaSilva, 2008; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Segue abaixo uma descrição de cada uma das áreas, com os respectivos estudos que as mencionam.

- Área de Endemismo Pernambuco (PE):

Localizada entre os estados de Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte e Sergipe. O relevo caracteriza-se por ser formado por, desde uma planície costeira até os Brejos de Altitude, localizados no agreste pernambucano e paraibano, que estão inseridos no planalto da Borborema (Bonito, Caruaru e Bezerros, todos em Pernambuco). A pluviosidade varia entre 1000 a 1500 mm/ano (IBGE, 1985), graças aos ventos alísios vindos do sudeste. A cobertura vegetal inclui Floresta Ombrófila Densa, a Floresta Ombrófila Aberta e a Floresta Estacional Semidecidual (Tabarelli *et al.*, 2005). O Núcleo de Congruência (NC) estende-se desde João Pessoa-PB até Ibateguara-AL no sentido norte-sul, e da costa até Caruaru-PE. A Região Máxima de Endemismo (RME) abrange a porção mais ao norte da Paraíba, estendendo-se a oeste para o Brejo de Altitude de Areia-PB, enquanto que seus limites ao sul chegam até o estado de Sergipe.

As espécies endêmicas a essa área são (mais detalhes na Tabela 3; NC = restrita ao Núcleo de Congruência):

Cynortellana pulchra – NC

Escadabius schubarti – NC

Escadabius spinicoxa – NC

Escadabius ventricalcaratus – NC

Eusarcus sp – NC

Garanhunsia pectanalis – NC

Iguarassua schubarti – NC

Iguarassua sp – NC

Minuides rudicoxa – NC

Pickeliana pickeli

Pirassunungoleptes analis

Pseudopucroliia incerta

Tegipiolus pachypus

- Área de Endemismo Bahia (BA):

Essa área caracteriza-se por ser uma pequena região formada pela planície costeira irregular ao sul da Bahia. Seus limites a oeste vão até os maciços cristalinos, que são mais altos e acidentados. A pluviosidade média anual oscila entre 1200 mm/ano até cerca de 1500 mm/ano (IBGE, 1985). A vegetação predominante é a Floresta Ombrófila Densa. O Núcleo de Congruência abrange as localidades de Camacan, Ilhéus, Itororó, Jussari e Una. A Região Máxima de Endemismo tem seus limites em Sergipe ao norte e, ao sul, próximo ao vale do Rio Doce.

As espécies endêmicas a essa área são (mais detalhes na Tabela 3; NC = restrita ao Núcleo de Congruência):

Baculigerus littoris

Encheiridium sp – NC

Heteropachylus crassicalcanei

Heteropachylus perachii

Heteropachylus ramphonotus – NC

Jim benignus

Magnispina neptunus

Metavononoides sp1

Mitogoniella unicornis – NC

Pickeliana albimaculata

Pickeliana capito

Protimesius bahiensis – NC

Protimesius junina

- Área de Endemismo Brejos Cearenses (BCE):

Trata-se de uma área de endemismo inédita para opiliões, caracterizada por incluir áreas de serras cristalinas e planaltos sedimentares florestados e isolados em meio à vegetação de Caatinga, com elevação variando entre 600 a 1000 metros de altitude (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003). A pluviosidade anual média varia em torno de 900 a 1400mm/ano, que é muito mais alta quando comparada a área de Caatinga circundante (cerca de 700mm/ano). A alta pluviosidade decorre das chuvas orográficas a barlavento, promovida pela ação dos ventos litorâneos (Mantovani, 2007). A vegetação predominante é a Floresta Estacional Semidecidual Montana (IBGE, 1985). O núcleo de congruência compreende as localidades de Baturité-CE, Guaramiranga-CE, Pacatuba-CE, Maranguape-CE e Ubajara-CE. A Região Máxima de Endemismo (RME) estende-se até o interior de Pernambuco e da Paraíba, abrangendo os Brejos de Altitude de Inajá-PE e Maturéia-PB.

As espécies endêmicas a essa área são (mais detalhes na Tabela 3):

Escadabiidae sp

Metavononoides sp5

Protimesius sp1 – NC

Protimesius sp2 – NC

Ricstygnus quineti - NC

6. DISCUSSÃO

6.1 AVALIAÇÃO DOS MÉTODOS: NDM, PAE e BEA.

6.1.1 O tamanho da grade.

Todos os métodos aqui utilizados (NDM, PAE e BEA) têm como base para análise a sobreposição de uma grade sobre um mapa com as distribuições, onde a unidade operacional é cada uma das células dessa grade. Mesmo sendo um fator tão importante, poucos autores mencionaram a influência causada pelo uso de diferentes tamanhos de células sobre os resultados (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999; Morrone & Escalante, 2002; Hausdorf & Hennig, 2003; Mast & Nyffeler, 2003).

Posadas & Miranda-Esquivel (1999) mencionam que o tamanho da grade deve ser ajustado para o devido reconhecimento das áreas de endemismo pela PAE. Os autores sugerem a fusão de células ou o contrário, a depender da quantidade de dados disponíveis. Essa temática foi também discutida por Morrone & Escalante (2002). Os autores mencionaram que o uso de uma única grade pode trazer problemas, pois alguns registros podem ser divididos pelo tamanho da célula, ou que uma barreira geográfica (um rio, por exemplo) pode ser incluída numa única célula, o que poderia resultar em áreas resultantes de vieses do uso da grade.

Na presente análise, cada um dos métodos numéricos comportou-se de forma diferente em relação ao tamanho da grade utilizada. No caso da NDM, com o aumento do detalhamento, houve um aumento na quantidade de áreas encontradas. Esse aumento na quantidade de áreas encontradas provavelmente ocorreu pela grande quantidade de dados utilizados, quando comparado aos trabalhos anteriores com opiliões (p.e.x., DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Neles, quanto mais detalhada a grade, menor foi o número de áreas encontradas. Devido ao grande detalhamento no banco de dados atual (principalmente na região sudeste e sul), o método de busca por áreas do programa ganha mais robustez, já que dispõe de uma base de dados bem detalhados para trabalhar.

O maior detalhamento na grade não teve o mesmo efeito com a PAE: em todas as análises o método encontrou o mesmo número de áreas. Embora tenha mantido o número constante de áreas encontradas, houve o desaparecimento de algumas áreas e o aparecimento de outras à medida que o detalhamento da grade aumentava. Isso difere de Morrone & Escalante (2002) e DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011) que, utilizando a PAE com diferentes tamanhos de células, concluíram que a quantidade de áreas detectadas

pelo programa aumenta à medida que o detalhamento da grade diminui, ou seja, maior tamanho de células. Quanto ao aparecimento e desaparecimento de algumas áreas quando se altera o grau de detalhamento da grade, na análise atual, isso pode estar relacionado aos padrões de endemismo das espécies analisadas ou então ao banco de dados utilizado, que é bem detalhado.

Diferente dos métodos anteriores, o desempenho da BEA foi inversamente proporcional ao detalhamento da grade: quanto mais detalhada a grade, menos significativos os resultados. Com a grade menos detalhada, o método encontrou áreas extremamente significativas estatisticamente, o que não foi visto quando se aumentou o detalhamento. Na grade mais detalhada, os resultados nem sequer foram significativos, e a quantidade de áreas encontradas caiu. Essa característica de perder a eficácia à medida que se aumenta o detalhamento também foi mencionada por Hausdorf & Hennig (2003). Para esses autores, essa queda de rendimento pode ter relação com o grau de refinamento dos dados. Grades muito detalhadas, oriundas de um banco de dados com um baixo esforço de coleta criariam lacunas nas distribuições das espécies que o programa interpretaria como ruído. Essa afirmativa, entretanto não funciona para o banco de dados aqui utilizado, que é amplo e bem detalhado.

6.1.2 Avaliando o desempenho dos métodos numéricos.

Os três métodos numéricos utilizados no presente trabalho (NDM, PAE e BEA) tiveram resultados, em alguns momentos, similares e, em outros, foram completamente diferentes. Embora com diferentes métodos de busca, os três métodos tem a mesma estratégia para encontrar as áreas de endemismo: procurar padrões de congruência entre as ocorrências das espécies. A partir desse ponto inicial, cada programa interpreta os dados de forma diferente.

No caso da NDM, o método de busca dá-se por uma série de critérios que leva em conta a presença ou ausência das espécies num conjunto de células (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004; Casagrande *et al.*, 2012). O programa mede o grau de congruência através de um índice de endemidade (veja a metodologia para mais detalhes sobre o índice). Dos três métodos numéricos utilizados, a NDM foi o único capaz de reconhecer pelo menos uma das três áreas de endemismo do nordeste em todos os tamanhos de células utilizados. Entretanto, o método resulta, em uma mesma análise, em uma grande quantidade de áreas extremamente similares, tanto em localização espacial quanto em quantidade de células e composição de espécies. Essa característica

foi mencionada por várias vezes na literatura (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004; Casagrande *et al.*, 2012). Todavia, isso não chega a ser um problema que torne o método inaplicável, uma vez que, conforme recomendado por Casagrande *et al.* (2012), a NDM tem a opção de criar um consenso entre as áreas.

Resultados similares aos do presente trabalho foram encontrados por Casagrande *et al.* (2012). Os autores testaram diferentes métodos numéricos, utilizando dados teóricos, e em suas análises a NDM foi o método que conseguiu identificar a maior quantidade de áreas e com a maior precisão. Adicionalmente, a análise também encontrou áreas adicionais redundantes, da mesma forma que a análise que foi realizada no presente estudo. A grande capacidade de reconhecimento de áreas está relacionado ao fato de que a NDM considera, como critério de otimização na busca por áreas de endemismo, a quantidade de espécies e a sobreposição entre as suas distribuições (Casagrande & Taher, 2007; Casagrande *et al.*, 2012)

A rotina de busca por áreas de endemismo empregada pela PAE usa como critério a máxima parcimônia (Morrone, 1994; Garzón-Orduña *et al.*, 2008; Casagrande *et al.*, 2012). Dentre os três métodos utilizados, a PAE foi o método que obteve o menor número de áreas encontradas. O reduzido número de áreas encontradas pela PAE decorre do método de busca por áreas utilizada (Morrone & Escalante, 2002; Moline & Linder, 2006; Casagrande *et al.*, 2012). Em termos de composição de espécies e de localização espacial, os resultados encontrados pela PAE foram muito similares aos resultados do NDM, entretanto, o método é dependente de uma base de dados bem detalhada, da origem da grade e do uso de diferentes tamanhos de células, a fim de se obter melhores resultados (Morrone & Escalante, 2002).

Diversos autores já avaliaram o método de busca da PAE (Morrone & Escalante, 2002; Moline & Linder, 2006; Casagrande & Taher, 2007; Garzón-Orduña *et al.*, 2008; Casazza & Minuto, 2009; Casagrande *et al.*, 2012). Como constatado por Garzón-Orduña *et al.* (2008), o cladograma gerado pela PAE não deve ser considerado como hipótese de relacionamento entre áreas. Segundo os próprios autores o método só deve ser considerado válido no reconhecimento de áreas, como utilizado aqui. Com relação à quantidade de áreas encontradas aqui, os resultados concordam com os resultados de Casagrande *et al.* (2012). Segundo esses autores, a baixa quantidade de áreas encontradas decorre do fato de que o método só reconhece as áreas quando as espécies são perfeitamente simpátricas e seu desempenho cai à medida que aparecem ruídos na

distribuição das espécies, além dos problemas, já mencionados, relacionados às células e banco de dados utilizados (Morrone & Escalante, 2002).

Entre os métodos aqui utilizados, o que obteve resultados mais contrastantes, sem dúvida, foi a BEA. As áreas encontradas pela BEA, em alguns momentos, são completamente diferentes daquelas encontradas pela NDM e pela PAE. O método só foi capaz de reconhecer áreas de endemismo mais robustas, tanto pela quantidade de espécies endêmicas, como pela congruência de suas distribuições: a Área de Endemismo Paraná (PR), a Área de Endemismo Serra dos Orgãos (Org) e a Área de Endemismo Serra do Mar de São Paulo (SMSP). Estas são áreas da Mata Atlântica do sul e sudeste bem corroboradas por estudos anteriores (DaSilva, 2008; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011), que também aparecem nos outros métodos numéricos utilizados aqui. Moline & Linder (2006), usando dados distribucionais de um gênero de Restionaceae da África do Sul (*Elegia*), concluíram que os resultados encontrados pela BEA não eram aplicáveis, assim como nos resultados do presente trabalho. Somente com a grade de 1° X 1°, o programa encontrou duas das três áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina. Em todas as demais análises, o método identificou agrupamentos que eram um misto de espécies do nordeste e da Mata Atlântica ao sul e sudeste, criando áreas com espécies totalmente alopátricas entre elas. Essa característica também foi constatada por Casagrandra & Taher (2007) e por Casagrandra *et al.* (2012). Utilizando dados hipotéticos, os autores constataram que a BEA pode agrupar espécies com distribuições completamente alopátricas entre elas, além de ser incapaz de reconhecer agrupamentos quando as espécies são perfeitamente simpátricas. Essas características mostram uma incongruência entre a base teórica do método proposta por Hausdorf (2002) e seus métodos de busca, tornando assim, o uso dessa análise, uma tarefa que requer muito cuidado por parte do pesquisador na hora de interpretar os resultados gerados, já que muitos deles são resultados arbitrários.

6.2 AS ÁREAS DE ENDEMISMO DO NORDESTE: ORIGENS E RELAÇÕES HISTÓRICAS

A Mata Atlântica do nordeste já foi assunto de vários estudos com o objetivo de delimitar as áreas de endemismo, utilizando os mais diversos grupos de organismos (Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2004; Silva & Casteleti, 2005; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). As três áreas de endemismo encontradas aqui no presente estudo (Bahia, Brejos Cearenses e Pernambuco) são semelhantes àquelas encontradas

por Silva & Casteleti (2005), entretanto os limites entre as áreas mudam um pouco. A Área de Endemismo Brejos Cearenses do presente estudo corresponde a um subconjunto da área denominada “Brejos Nordestinos” proposta por Silva & Casteleti (2005) que era o único estudo que reconheceu os Brejos de Altitude como uma área de endemismo. Entretanto há diferenças entre os limites da área encontrada aqui e essa de Silva & Casteleti (2005), já que a área aqui delimitada não inclui os Brejos de Altitude mais ao leste.

As outras duas áreas encontradas aqui (Bahia e Pernambuco) foram determinadas por diversas vezes (Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2004; Silva & Casteleti, 2005), inclusive com opiliões (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Os limites da Área de Endemismo Bahia são bem semelhantes àqueles já descritos na literatura, estendendo-se desde o Estado de Sergipe até o norte do Espírito Santo (Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; Silva & Casteleti, 2005), sendo o Núcleo de Congruência bem menor que aquele antes definido por DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011) e bem semelhante a Área de Endemismo “Coastal Bahia” delimitada por Silva *et al.* (2004). Já os limites da Área de Endemismo Pernambuco mudaram em relação aos outros estudos principalmente no sentido leste-oeste. Em todos os trabalhos anteriores que caracterizavam essa área, os limites incluíam somente as florestas costeiras de Pernambuco (Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011) e as áreas serranas do Estado de Alagoas (Silva *et al.*, 2004; Silva & Casteleti, 2005). Entretanto, no presente estudo, além dessas áreas, foram incluídos também os Brejos de Altitude localizados a leste de Pernambuco (Bonito, Brejo da Madre de Deus e Caruaru) e Paraíba (Areia).

Uma barreira parece ter sido importante para os opiliões das áreas de endemismo da Mata Atlântica costeira nordestina (Bahia e Pernambuco): a Baía de Todos os Santos, que é fruto do tectonismo e de transgressões marinhas que ocorreram em épocas passadas nessa região (Martin *et al.*, 1993; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Essa barreira já foi mencionada por Pellegrino *et al.* (2005) e DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011). Além disso, houve, durante o Quaternário, uma descontinuidade na Mata Atlântica nordestina costeira, onde hoje se localiza o estado de Sergipe (Ab’Saber, 1977). Essa região teria sido ocupada por uma vegetação típica de ambientes mais áridos, o que impediria o deslocamento da biota florestal, adaptada a ambientes mais úmidos. Nos dias atuais, essa região é ocupada por uma área de Cerrado (IBGE, 1985),

funcionando como uma barreira à dispersão dos opiliões que ocupam ambientes florestais.

Essa substituição de vegetação típica de Mata Atlântica por aquela de ambientes mais áridos no Quaternário é utilizada como explicação para o surgimento da maioria das áreas de endemismo da Mata Atlântica e tem como base a hipótese dos refúgios florestais (Haffer, 1969; Jackson, 1978; Andrade-Lima, 1982; Prance, 1982; Carnaval, 2002; Carnaval & Bates, 2007; Santos *et al.*, 2007; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Primeiramente proposta por Haffer (1969) para explicar os padrões de distribuições das aves na Floresta Amazônica, essa hipótese também vem sendo utilizada para tentar explicar o surgimento das áreas de endemismo da Mata Atlântica como um todo, inclusive as áreas do nordeste (Andrade-Lima, 1982; Prance, 1982; Carnaval & Bates, 2007; Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval *et al.*, 2009; DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011).

Segundo a hipótese dos refúgios, a Floresta Atlântica teria experimentado inúmeros ciclos de expansão e retração (Jackson, 1978; Andrade-Lima, 1982) durante os vários ciclos de aquecimento e resfriamento que ocorreram no Pleistoceno. Durante as fases de resfriamento, haveria uma queda no regime de chuvas, favorecendo a expansão das formações vegetais típicas de ambientes mais áridos. Assim a floresta ficaria isolada em pequenas “ilhas”, em que as condições de clima e regime de chuvas típicas de florestas permaneceriam estáveis, funcionando assim como refúgio para as espécies típicas de ambientes florestais (Vanzolini & Williams, 1970).

Com o isolamento, as biotas de cada refúgio, dependendo do tempo de isolamento e das taxas de mutação, poderiam ter entrado em processo de diferenciação. Ao fim do período de glaciação, haveria um aumento na umidade e no regime de chuva, favorecendo assim a expansão das áreas de florestas que, por fim, coalesceriam de forma a restabelecer sua área antes do período de glaciação (Andrade-Lima, 1982). Logo, as populações, antes isoladas nos refúgios, agora entrariam novamente em contato, e dependendo do organismo em questão, as populações que foram isoladas poderiam reiniciar a troca de material genético ou então terem diferenciado a ponto de serem duas espécies diferentes uma da outra (Vanzolini, 1992).

Entretanto, as diferentes formações florestais da Mata Atlântica parecem ter se comportado de forma diferente durante o Quaternário. Na sua porção nordestina, ao invés de ter uma queda de umidade durante os eventos de glaciação, houve um aumento desta e, consequentemente, da precipitação (DeOliveira *et al.*, 1999). Esse aumento de

umidade foi associado com o deslocamento da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT - DeOliveira *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2004), ou ainda com um evento de El-Niño, que poderia ter interagido com o deslocamento da ZCIT ou não (DeOliveira *et al.*, 1999). Assim, durante épocas mais frias, a Mata Atlântica nordestina teria se expandido, podendo ter entrado em contato com a Floresta Amazônica, enquanto que, após as glaciações, esse contato seria perdido (DeOliveira *et al.*, 1999).

A hipótese dos refúgios florestais pode ser usada perfeitamente como base para explicação acerca das áreas de endemismo para a fauna de opiliões do nordeste aqui delimitas. Os opiliões de uma forma geral são organismos com pouca capacidade de dispersão, além do que são altamente higrófilos, apresentando dificuldades fisiológicas para evitar a perda de água (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005). Uma fauna de opiliões que fosse isolada em refúgios florestais por uma vegetação de ambientes xéricos como aquelas que são admitidos que ocorreram durante o Pleistoceno (Ab'Saber, 1977), não teria a capacidade de se deslocar entre um refúgio e outro, permanecendo assim isolada até que as formações florestais tornassem a coalescer. Com esse isolamento, as populações isoladas poderiam entrar em processo de especiação, podendo chegar ao status de espécies diferenciadas ao fim da fase de isolamento ou não (Vanzolini, 1992). Organismos que ocupem ambientes florestais e que tenham as mesmas exigências ambientais que os opiliões podem ter passado pelo mesmo processo. Isso demonstra que as áreas de endemismo encontradas para os opiliões podem ser aplicadas a outros grupos e que as áreas de endemismo, de uma forma geral, são mais que a mera coincidência espacial de duas ou mais espécies. Elas são entidades que representam o padrão de diversificação de uma biota, que pode ser estendido a outros grupos biológicos (Crisci *et al.*, 2003; Carvalho, 2011).

Quanto ao relacionamento entre as áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina, há três hipóteses correntes: a primeira, defendida por Vanzolini & Williams (1970), propõe que os Brejos de Altitude estariam mais relacionados à Floresta Amazônica, representando assim testemunhas de uma área de transição pretérita, quando haveria contato entre a Floresta Atlântica nordestina e a Floresta Amazônica. A segunda hipótese defende que os Brejos de Altitude teriam muito mais afinidade com as florestas do sul e sudeste, e que a Floresta Atlântica costeira (Área de Endemismo Pernambuco) seria mais relacionada à Floresta Amazônica (Santos *et al.* 2007). Assim como na hipótese anterior, os brejos seriam considerados áreas de transição. Diferentemente das propostas anteriores, Silva & Casteleti (2005) sugerem que os

Brejos de Altitude são uma entidade biogeográfica completamente diferenciada, ao invés de uma área de transição, sendo que os autores não propuseram nenhuma hipótese de relacionamento entre os Brejos de Altitude e a Floresta Atlântica costeira.

Os resultados do presente trabalho mostram que há uma divisão entre os Brejos de Altitude no eixo leste-oeste: os brejos localizados mais ao leste (de Caruaru até Garanhuns) fazem parte da Área de Endemismo Pernambuco, enquanto que os brejos mais a oeste (Buíque, Triunfo, Matureia, Inajá, Barbalha, Baturité e Ubajara) constituem a Área de Endemismo Brejos Cearenses, o que vai contra Silva & Casteleti (2005), que via os Brejos de Altitude como uma entidade biogeográfica única. Essa marcada distinção, sobretudo nos brejos cearenses, foi constatada também por Borges-Nojosa & Caramaschi (2003) que utilizaram dados de lagartos e anfisbenídeos. Usando uma PAE com plantas lenhosas, Santos *et al.* (2007) também constataram uma distinção entre os Brejos de Altitude. Entretanto, os autores usaram abordagens não adequadas para o devido estudo de relacionamento entre as áreas - os autores utilizaram uma PAE relacionando localidades definidas *a priori* e uma Análise Cladística de Distribuições e Endemismo - CADE, o que tornam os resultados de tal análise pouco comparáveis. Na verdade, os resultados deles representam, em parte, mais uma similaridade florística entre localidades do que relacionamento histórico entre áreas.

Embora o relacionamento entre as áreas não tenha sido testado aqui, provavelmente, a Área de Endemismo Brejos Cearenses e a Área de Endemismo Pernambuco são mais relacionadas entre si. A ocorrência de algumas espécies de opiliões do gênero *Protimesius* nas duas áreas é um indicativo, sendo que esse é um gênero tipicamente amazônico (Pinto-da-Rocha, 1997). Um gênero de Cosmetidae não incluído nas análises (*Gryne*) também está presente nas duas áreas (observação pessoal), mostrando que provavelmente são intimamente relacionadas. Mas a Área de Endemismo Pernambuco também compartilha alguns representantes de opiliões Gonyleptidae Heteropachylinae (o gênero *Pseudopucroli* é bem comum na Mata Atlântica costeira do nordeste) e de *Pickeliana* com a Área de Endemismo Bahia, o que é um indicativo de que essa região teve história biogeográfica complexa, marcada por contatos com a fauna típica da Mata Atlântica do sul e sudeste e também por contatos com a fauna típica da Floresta Amazônica. De qualquer forma, ainda faltam hipóteses filogenéticas da maioria dos grupos de opiliões que ocorrem nessas áreas. Santos *et al.* (2007) concluíram que os Brejos de Altitude mais a oeste estão mais relacionados com a Mata Atlântica nordestina que àqueles localizados mais a leste. Isso é exatamente o

contrário do observado aqui, em que os Brejos de Altitude mais ao leste constituem uma parte da Área de Endemismo Pernambuco. Essa grande similaridade e endemismos encontrados entre os brejos mais ao leste e a Mata Atlântica costeira podem estar associados a um isolamento ecológico mais recente entre esses brejos e a floresta costeira ou que houve um processo de colonização desses brejos pelos opiliões da floresta costeira (ou vice-versa).

Essa maior similaridade entre os Brejos de Altitude mais ao leste e a Mata Atlântica costeira já havia sido sugerida por Carnaval (2002) e Carnaval & Bates (2007). A partir de dados moleculares, esses autores sugerem que o refúgio pleistocênico que corresponderia a Área de Endemismo Pernambuco iria além dos limites da costa, chegando até os Brejos de Altitude mais orientais, como propomos no presente trabalho. Entretanto, as conclusões acerca desse assunto são um pouco especulativas, uma vez que fogem da temática desse trabalho, carecendo de um estudo detalhado investigando essas relações.

7. CONCLUSÃO

- O tamanho da grade teve efeitos diferentes em cada um dos métodos. No NDM houve um aumento no número de áreas encontradas, enquanto que na PAE o número permaneceu constante. Com a BEA, houve uma queda de desempenho com o maior detalhamento, além do que houve muito resultados nessa análise destoantes dos outros métodos e sem significado biogeográfico.
- Foram alguns agrupamentos semelhantes àqueles já descritos na literatura, sendo que três correspondem às áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina: Bahia (BA), Pernambuco (PE) e Brejos Cearenses (BCE). As duas primeiras já haviam sido descritas na literatura.
- Um provável cenário de relacionamento entre as áreas da Mata Atlântica nordestina que pode ser especulado é que haveria uma zona de contato pretérita entre a Floresta Atlântica e a Floresta Amazônica. Os Brejos de Altitude seriam indicadores disso. Enquanto que os brejos mais ocidentais mostram uma clara distinção em relação a Floresta Atlântica costeira ao norte do rio São Francisco, os brejos mais orientais constituem áreas de isolamento muito mais recente, dada sua grande similaridade com a floresta costeira. Entretanto, o relacionamento entre as áreas não foi testado aqui, ficando essa temática para estudos futuros.

8. REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A.N. (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, **53**, 1-23.
- Andrade-Lima, D. (1982) Present day forest refuges in Northeastern Brazil. *Biological Diversification in the Tropics*. (ed. por G.T. Prance), pp. 245-254. Columbia University Press, Nova Iorque.
- Andrade, G.O. & Lins, R.C. (1964) Introdução ao estudo dos “Brejos” pernambucanos. *Arquivos do Instituto de Ciências da Terra*, **2**, 22-34.
- Axelius, B. (1991) Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics*, **7**, 191-199.
- Barbosa, M.R.V., Agra, M.F., Sampaio, E.V.S.B., Cunha, J.P. & Andrade, L.A. (2004) Diversidade Florística na Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba. *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*, (ed. por K.C. Pôrto, J.J.P. Cabral & M. Tabarelli), pp. 111-122. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bencke, G.A., Maurício, G.N., Develey, P.F. & Goerck, J.M. (eds.) (2006) *Áreas Importantes para a Conservação das Aves no Brasil. Parte I – Estados do Domínio da Mata Atlântica*. SAVE Brasil, São Paulo.
- Bigarella, J.J. (1991) Aspectos físicos da paisagem. *Mata Atlântica*. (ed. por I.G. Câmara), pp. 62-93. Editora Index e SOS Mata Atlântica, São Paulo.
- Bigarella, J.J. & Andrade-Lima, D. (1982) Paleoenvironmental changes in Brazil. *Biological Diversification in the Tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 27-40. Columbia University Press, Nova Iorque.
- Borges-Nojosa, D.M. & Caramaschi, U. (2003) Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos Nordestinos. *Ecologia e conservação da caatinga*. (ed. por I. Leal, M. Tabarelli, & J.M.C. Silva), pp 463-512. Editora Universitária da UFPE, Recife.

Bragagnolo, C. & Pinto-da-Rocha, R. (2009a) Os opiliões. *Patrimônio da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba. A antiga Estação Biológica do Alto da Serra*. (ed. por M.I.M.S. Lopes, M. Kirizawa & M.M.R.F. Melo), pp. 525-536. Instituto de Botânica, São Paulo.

Bragagnolo, C. & Pinto-da-Rocha, R. (2009b) Review of the Brazilian harvestman genus *Roeweria* Mello-Leitão, 1923 (Opiliones: Gonyleptidae). *Zootaxa*, **2270**, 39-52.

Brown, J.H.; & Lomolino, M.V. (1998) *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.

Cabrera, A.L. & Willink, A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de La Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.

Carnaval, A.C.O.Q. (2002) Phylogeography of four species in Forest fragments of Northeastern Brazil – A preliminary study. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 913-921.

Carnaval, A.C. & Bates, J.M. (2007) Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in northeastern Brazil. *Evolution*, **61**, 2942-2957.

Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.

Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, **323**, 785-789.

Carvalho, C.J.B. (2011) Áreas de Endemismo. *Biogeografia da América do Sul. Padrões & Processos* (ed. por C.J.B Carvalho & E.A.B. Almeida), pp. 41-51. Editora Roca, São Paulo.

Casagrandra, D. & Taher, L. (2007) Elementos bióticos, endemismo y parsimonia: Estudio de casos de distribuciones hipotéticas. *Darwiniana*, **45**, 37-39.

Casagrandra, M.D., Taher, L. & Szumik, C.A. (2012) Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, **1**, 1-10.

Casazza, G. & Minuto, L. (2009) A critical evaluation of different methods for the determination of areas of endemism and biotic elements: an Alpine study. *Journal of Biogeography*, **36**, 2056-2065.

Conservation International do Brasil, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, SEMAD/Instituto Estadual de Florestas-MG. (2000) *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos*. MMA/SBF, Brasília.

Costa, L.P., Leite, Y.L.R., Fonseca, G.A.B. & Fonseca, M.T. (2000) Biogeography of South American mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, **32**, 872-881.

Crisci, J.V., Katinas, L., Posadas, P. (2003) *Historical Biogeography: An Introduction*. Harvard University Press, Cambridge.

Crother, B.I. & Murray, C.M. (2011) Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **38**, 1009-1015.

DaSilva, M.B. (2008) *Biogeografia de opiliões Gonyleptidae na Mata Atlântica, com revisão sistemática de Hernandariinae (Arachnida, Opiliones)*. Tese de doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo/Departamento de Zoologia, São Paulo.

DaSilva, M.B. & Gnaspini, P. (2009) A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. *Invertebrate Systematics*, **23**, 530-624.

DaSilva, M.B. & Pinto-da-Rocha, R. (2010) Systematic review and cladistic analysis of the subfamily Hernandariinae (Opiliones, Gonyleptidae). *Zoologia*, **27(4)**, 577-646.

DaSilva, M.B. & Pinto-da-Rocha, R. (2011) A história biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. *Biogeografia da América do Sul. Padrões & Processos* (ed. por C.J.B Carvalho & E.A.B. Almeida), pp. 221-238. Editora Roca, São Paulo.

Deo, A.J. & DeSalle, R. (2006) Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, **33(9)**, 1511-1526.

DeOliveira, P.E., Barreto, A.M.F. & Suguio, K. (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **152**, 319-337.

Espinosa-Organista, D. & Llorente-Bouquets, J. (1993) *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Cidade do México.

Ferreira, C.P. (2006) *Revisão sistemática e análise filogenética do Gênero Metavononoides Roewer, 1927 (Arachnida, Opiliones, Cosmetidae)*. Dissertação de mestrado, UFRJ/Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Galindo-Leal, C. & Câmara, I.G. (2005) *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo.

Garzón-Orduña, I.J., Miranda-Esquivel, D.R. & Donato, M. (2008) Parsimony analysis describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography*, **35**, 903-913.

Goloboff, P. (1999) *NONA*, versão 2.0. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.

Goloboff, P. (2005) *NDM/VNDM (Programs for identification of areas of endemism)*, versão 2.5. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.

Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-137.

Hara, M.R. & Pinto-da-Rocha, R. (2008) A new species and new distribution records of *Pickeliana* (Opiliones: Laniatores: Stygnidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **25**(3), 515-522.

Hara, M.R. & Pinto-da-Rocha, R. (2010) Systematic review and cladistic analysis of the genus *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Zootaxa*, **2698**, 1-136.

Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, **43**(2), 261-266.

Hausdorf, B. (2002) Units in biogeography. *Systematic Biology*, **51**(4), 648-652.

Hausdorf, B. & Hennig, C. (2003) Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, **52**, 717-723.

Hennig, C. (2003) *Package ‘prabclus’, test for clustering of presence–absence data*. Disponível em: <http://cran.r-project.org/src/contrib/>.

Hennig, C. & Hausdorf, B. (2004) Distance-based parametric bootstrap tests for clustering of species ranges. *Computacional Statistics & Data Analysis*, **45**, 875-895.

Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic Biogeography*, 2nd ed. Oxford University Press, Nova Iorque.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1985) *Atlas nacional do Brasil: região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.

Jackson, J. (1978) Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (Iguanidae): Implications for pleistocene climatic changes in eastern Brazil. *Arquivos de Zoologia*, **30(1)**, 1-79.

Kury, A.B. (1991a) Notes on Mitobatinae IV. *Ischnotherus tenebrosus* new genus and new species of Brazilian harvestmen (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Mitteilungen aus dem Zoologisches Museum in Berlin*, **67(2)**, 351-359.

Kury, A.B. (1991b) Notes on Mitobatinae V. Revalidation of *Ruschia* Mello-Leitão, with redescription of the type species (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, **8(9)**, 284-287.

Kury, A.B. (2003) Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. esp. *Monográfico*, **1**, 5-337.

Luft, V.J. (1993) Brejo, ambiente de ocupação e exploração no presente e no passado. *Infoarqueodata*, **1(2)**, 1-11.

Mantovani, W. (2007) Conservação de biodiversidade: importância das serras úmidas no nordeste semi-árido brasileiro. *Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará* (ed. por T.S. Oliveira & F.S. Araújo), pp. 3-15. Edições UFC; COELCE, Fortaleza.

Martin, L., Suguio, K. & Flexor, J.M. (1993) As flutuações de nível do mar durante o Quaternário Superior e a evolução geológica de “deltas” brasileiros. *Boletim IG-USP*, **15**, 1-186.

Mast, A.R. & Nyffeler, R. (2003) Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology*, **52**, 271-280.

Mello-Leitão, C.F. (1928) Opiliões de Matto-Grosso e Pernambuco. *Boletim do Museu Nacional*, **4(2)**, 9-13.

Mendes, A.C. (2011) Phylogeny and taxonomic revision of Heteropachylinae (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, 437-483.

Moline, P. M. & Linder, H. P. (2006) Input data, analytical methods and biogeography of *Elegia* (Restionaceae). *Journal of Biogeography*, **33**, 47-62.

Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438-441.

Morrone, J.J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: When size matters. *Journal of Biogeography*, **29**, 1095-1104.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-845.

Nelson, G. & Platnick, N. (1981) *Systematics and Biogeography - Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, Nova Iorque.

Nixon, K.C. (1999-2002) *WinClada*, versão 1.00.08. Publicado pelo autor, Ithaca, Nova Iorque, EUA.

Pellegrino, K.C.M., Rodrigues, M.T., Waite, A.N., Morando, M., Yassuda, Y.Y. & Sites Jr., J.W. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 13-26.

Pinto-da-Rocha, R. (1997) Systematic revision of the neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores), Gonyleptoidea). *Arquivos de Zoologia*, **33(4)**, 163-342.

Pinto-da-Rocha, R. (2002) Systematic review and cladistic analysis of the Caelopyginae (Opiliones, Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, **36**, 357-464.

Pinto-da-Rocha, R. & Bragagnolo, C. (2010a) Review of the Brazilian Atlantic Rainforest harvestman *Longiperna* (Opiliones: Gonyleptidae: Mitobatinae). *Zoologia*, **27(6)**, 993-1007.

Pinto-da-Rocha, R. & Bragagnolo, C. (2010b) Systematic revision and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Sodreaninae (Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebrate Systematics*, **24**, 509-538.

Pinto-da-Rocha, R. & Bragagnolo, C. (2012) Systematic review of *Promitobates* Roewer, 1913 and cladistic analysis of Mitobatinae Simon, 1879 (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Zootaxa*, **3308**, 1-48.

Pinto-da-Rocha, R., DaSilva, M.B. & Bragagnolo, C. (2005) Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. *The Journal of Arachnology*, **33**, 290-299.

Pinto-da-Rocha, R., Machado G. & Giribet, G. (eds.) (2007) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts e Londres.

Platnick, N.I. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, **4**, 11-12.

Pôrto, K.C.; Almeida-Cortez, J.S. & Tabarelli, M. (2005) *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

Posadas, P. & Miranda-Esquivel, D.R. (1999) El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, **72**, 539-546.

Posadas, P., Crisci, J.V. & Katinas, L. (2006) Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, **66**, 389-403.

Prance, G.T. (1982) Forest refuges: evidence from woody angiosperms. *Biological Diversification in the Tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 137-158. Columbia University Press, Nova Iorque.

R Development Core Team. (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141-1153.

Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Âmbito Cultural Edições LTDA, Rio de Janeiro.

Roewer, C.F. (1949) Über Phalangodiden I. (Subfam. Phalangodinae, Tricommatinae, Samoinae.) Weitere Weberknechte XIII. *Senckenbergiana*, **30(1-3)**, 11-61.

Rosen, B. R. (1988) From fossils to earth history: Applied historical biogeography. *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, (ed. por A.A. Myers & P.S. Giller), pp. 437-481. Chapman and Hall, Londres.

Santos, A.M.M., Cavalcanti, D.R., Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in northeastern Brazil. *Journal of Biogeography*, **34**, 437-446.

Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. (2005) Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*, (ed. por C. Galindo-Leal & I. G. Câmara), pp. 43-59. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo.

Silva, J.M.C., Souza, M.C. & Castelletti, C.H.M. (2004) Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**(1), 85-92.

Soares, H.E.M. (1978) Opera Opiliologica Varia. XIV. (Opiliones, Phalangodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **32**(12), 141-144.

Soares, H.E.M. (1979) Opera Opiliologica Varia X (Opiliones, Phalangodidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **39**(1), 161-167.

Szumik, C.A. & Goloboff, P. (2004) Areas of endemism: improved optimality criteria. *Systematic Biology*, **53**(6), 968-977.

Szumik, C.A., Cuezso, F., Goloboff, P. & Chalup, A.E. (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, **51**(5), 806-816.

Tabarelli, M. & Santos, A.M.M. (2004) Uma Breve Descrição Sobre a História Natural dos Brejos Nordestinos. *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*, (ed. por K.C. Pôrto, J.J.P. Cabral & M. Tabarelli), pp. 17-24. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

Tabarelli, M., Siqueira-Filho, J.A.; Santos, A.M.M. (2005) A Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco. *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*, (ed. por K.C. Pôrto, J. Almeida-Cortez & M. Tabarelli), pp. 24-37. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

Vanzolini, P.E. (1992) Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical. *Estudos Avançados*, **6(15)**, 41-65.

Vanzolini, P.E. & Williams, E.E. (1970) South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, **19**, 1-298.

Vasconcelos, E.G. (2003) *Revisão Taxonômica de Mischonyx Bertkau, 1880 (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae)*. Dissertação de mestrado, UFRJ/Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Wang, X., Auler, A.S., Edwards, R.L., Cheng, H., Cristalli, P.S., Smart, P.L., Richards, D.A. & Shen, C.C. (2004) Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*, **432(9)**, 740-743.

Wiley, E.O. (1988) Vicariance Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 513-542.

Yamaguti, H.Y. & Pinto-da-Rocha, R. (2009) Taxonomic review of Bourguiinae, cladistic analysis, and a new hypothesis of biogeographic relationships of the Brazilian Atlantic Rainforest (Arachnida: Opiliones, Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **156**, 319-362.

Tabela 1. Táxons incluídos nas análises, com os respectivos trabalhos sistemáticos em que foi baseada a nomenclatura. Os que apresentam o sinal “*” foram aqueles incluídos na discussão do presente trabalho. **mudanças taxonômicas ainda não publicadas.

Táxon	Trabalhos que descreveram ou revisaram o táxon
Cosmetidae	
* <i>Cynortellana pulchra</i> Mello-Leiã, 1928	Mello-Leiã, 1928; Kury, 2003
<i>Metavononoides albisectus</i> (Mello-Leiã, 1942)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides albosigillatus</i> (Mello-Leiã, 1941)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides barbacenensis</i> (Mello-Leiã, 1923)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides brasiliensis</i> (Mello-Leiã, 1923)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides guttulatus</i> (Mello-Leiã, 1935)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides luteopunctatus</i> (Mello-Leiã, 1931)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides melanacanthus</i> Ferreira, Pedroso & Kury, 2005	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides orientalis</i> (Mello-Leiã, 1923)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides ornatissimus</i> (Mello-Leiã, 1942)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides punctilineatus</i> (Mello-Leiã, 1935)	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides x-notatus</i> Mello-Leiã, 1936	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides</i> sp 1	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides</i> sp 2	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides</i> sp 3	Ferreira, 2006
<i>Metavononoides</i> sp 4	Ferreira, 2006
* <i>Metavononoides</i> sp 5	Ferreira, 2006
Escadabiidae	
* <i>Baculigerus littoris</i> H. Soares, 1979	H. Soares, 1979
* <i>Escadabiidae</i> sp	Roewer, 1949; H. Soares, 1978; 1979
* <i>Escadabius schubarti</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
* <i>Escadabius spinicoxa</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
* <i>Escadabius ventricalcaratus</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
* <i>Jim benignus</i> H. Soares, 1979	H. Soares, 1979
* <i>Recifesius pernambucanus</i> H. Soares, 1978	H. Soares, 1978
Gonyleptidae	
Bourguyiinae	
<i>Asarcus ingenuus</i> (Mello-Leiã, 1940)	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009
<i>Asarcus longipes</i> Kollar in Koch, 1839	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009
<i>Bourguyia albiornata</i> Mello-Leiã, 1923	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009
<i>Bourguyia bocaina</i> Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009

<i>Bourguyia maculata</i> (Roewer, 1930)	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009
<i>Bourguyia trochanteralis</i> (Roewer, 1930)	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009
<i>Bourguyia vinosa</i> Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009	Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009

Caelopyginae

<i>Ampheres fuscopunctatus</i> (B. Soares, 1942)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Ampheres leucopheus</i> (Mello-Leitão, 1922)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Ampheres luteus</i> (Giltay, 1928)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Arthrodes xanthopygus</i> Kollar in Koch, 1839	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Caelopygus elegans</i> (Perty, 1833)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Caelopygus melanocephalus</i> Kollar in Koch, 1839	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Garatiba bocaina</i> Pinto-da-Rocha, 2002	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metampheres albimarginatus</i> Roewer, 1913	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes bimaculatus</i> Roewer, 1913	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes hamatus</i> Roewer, 1931	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes laetabundus</i> (Sørensen, 1884)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes leucopygus</i> Roewer, 1913	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes longipes</i> (B. Soares, 1945)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes nigrigranulatus</i> Roewer, 1913	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Metarthrodes pulcherrimus</i> (Mello-Leitão, 1931)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Pristocnemis albimaculatus</i> (Roewer, 1913)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Pristocnemis farinosus</i> (Mello-Leitão, 1922)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Pristocnemis perlatus</i> (Giltay, 1928)	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Pristocnemis pustulatus</i> Kollar in Koch, 1839	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Pristocnemis</i> sp	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Thereza albiornata</i> Roewer, 1913	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Thereza poranga</i> Pinto-da-Rocha, 2002	Pinto-da-Rocha, 2002
<i>Thereza speciosa</i> (Roewer, 1913)	Pinto-da-Rocha, 2002

Goniosomatinae

<i>Acutisoma coriaceum</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Acutisoma hamatum</i> (Roewer, 1928)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Acutisoma longipes</i> Roewer, 1913	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Acutisoma</i> sp	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma apoain</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma calcar</i> (Roewer, 1913)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma capixaba</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma carum</i> (Mello-Leitão, 1936)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma dentipes</i> Koch, 1839	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma macracanthum</i> (Mello-Leitão, 1922)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma roridum</i> Perty, 1833	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma</i> sp 1	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma</i> sp 2	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma unicolor</i> (Mello-Leitão, 1932)	DaSilva & Gnaspini, 2009

<i>Goniosoma varium</i> Perty, 1833	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma vatrax</i> Koch, 1848	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Goniosoma venustum</i> Koch, 1839	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates albiscriptus</i> (Mello-Leitão, 1932)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates alienus</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates anarchus</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates harlequin</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates discolor</i> (Sørensen, 1884)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Heteromitobates inscriptus</i> (Mello-Leitão, 1922)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Mitogoniella indistincta</i> Mello-Leitão, 1936	DaSilva & Gnaspini, 2009
* <i>Mitogoniella modesta</i> (Perty, 1833)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Mitogoniella taquara</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
* <i>Mitogoniella unicornis</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Pyatan insperatum</i> DaSilva, Stefanini-Jim & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma banhadoae</i> (B. Soares & H. Soares, 1947)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma catarina</i> (Machado, Pinto-da-Rocha & Ramires, 2002)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma fritzmulleri</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma guaricana</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma inerme</i> (Mello-Leitão, 1927)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma molle</i> (Mello-Leitão, 1933)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma proximum</i> (Mello-Leitão, 1922)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma pseudovarum</i> DaSilva & Gnaspini, 2009	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma</i> sp	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma spelaum</i> (Mello-Leitão, 1933)	DaSilva & Gnaspini, 2009
<i>Serracutisoma thalassinum</i> (Simon, 1879)	DaSilva & Gnaspini, 2009
Gonyleptinae	
<i>Mischonyx anomalus</i> (Mello-Leitão, 1936)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx bressloui</i> **	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx convexus</i> **	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx fidelis</i> (Mello-Leitão, 1931)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx holacanthus</i> (Mello-Leitão, 1927)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx insulanus</i> (H. Soares, 1972)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx intermedius</i> (Mello-Leitão, 1935)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx parvus</i> **	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx processigerus</i> (B. Soares & H. Soares, 1970)	Vasconcelos, 2003
<i>Mischonyx squalidus</i> Bertkau, 1880	Vasconcelos, 2003
Hernandariinae	
<i>Acrogonyleptes cheguevarai</i> DaSiva & Pinto-da-Rocha, 2010	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Acrogonyleptes exochus</i> (Mello-Leitão, 1931)	DaSilva & Pinto-da-Rocha,

	2010
<i>Acrogonyleptes granulatus</i> (H. Soares, 1966)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Acrogonyleptes pectinifemur</i> (B. Soares & H. Soares, 1947)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Acrogonyleptes rhinoceros</i> (Roewer, 1917)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Acrogonyleptes spinifrons</i> Roewer, 1917	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Hernandaria anitagaribaldiae</i> DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Hernandaria armatifrons</i> (Roewer, 1917)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Hernandaria heloisae</i> (H. Soares, 1945)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Hernandaria scabricula</i> Sørensen, 1884	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Hernandaria una</i> (Mello-Leitão, 1927)	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Multumbo dimorphicus</i> DaSilva & Kury, 2007	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Multumbo terrenus</i> Roewer, 1927	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Piassagera brieni</i> Roewer, 1928	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Pseudotrogulus funebris</i> Firmo & Pinto-da-Rocha, 2002	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Pseudotrogulus mirim</i> Kury, 1992	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Pseudotrogulus pagu</i> DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Pseudotrogulus telluris</i> Roewer, 1932	DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010
Heteropachylinae	
* <i>Heteropachylus crassicalcanei</i> (H. Soares, 1977)	Mendes, 2011
<i>Heteropachylus inexpectabilis</i> (B. Soares & H. Soares, 1946)	Mendes, 2011
<i>Heteropachylus gracilis</i> Mendes, 2011	Mendes, 2011
* <i>Heteropachylus peracchii</i> B. Soares & H. Soares, 1974	Mendes, 2011
* <i>Heteropachylus ramphonotus</i> Mendes, 2011	Mendes, 2011
* <i>Magnispina neptunus</i> Mendes, 2011	Mendes, 2011
* <i>Pseudopucroliia discrepans</i> (Roewer, 1943)	Mendes, 2011
* <i>Pseudopucroliia incerta</i> (Mello-Leitão, 1928)	Mendes, 2011
* <i>Pseudopucroliia mutica</i> (Perty, 1833)	Mendes, 2011
* <i>Pseudopucroliia rugosa</i> (Roewer, 1930)	Mendes, 2011
Mitobatinae	
<i>Discocyrtoidea nigricans</i> (Mello-Leitão, 1922)	Kury, 2003

<i>Encheiridium montanum</i> (Mello-Leitão, 1941)	Kury, 2003
<i>Encheiridium ruschii</i> (Mello-Leitão, 1942)	Kury, 2003
* <i>Encheiridium</i> sp	Kury, 2003
<i>Ischnotherus pardus</i> (Kury, 1989)	Kury, 1991a
<i>Ischnotherus tenebrosus</i> Kury, 1991	Kury, 1991a
<i>Longiperna cancellata</i> (Roewer, 1913)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a
<i>Longiperna concolor</i> (Mello-Leitão, 1923)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a
<i>Longiperna coxalis</i> (Roewer, 1943)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a
<i>Longiperna insperata</i> B. Soares & H. Soares, 1947	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a
<i>Longiperna kuryi</i> Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010	Bragagnolo, 2010a
<i>Longiperna trembao</i> Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010a
<i>Mitobatula</i> sp.	Kury, 2003
<i>Promitobates bellus</i> (B. Soares, 1945)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates difficilis</i> (Mello-Leitão, 1931)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates hatschbachi</i> H. Soares, 1945	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates intermedius</i> (Mello-Leitão, 1935)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates nigripes</i> (Mello-Leitão, 1935)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates ornatus</i> (Mello-Leitão, 1922)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates ale</i> Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates trapista</i> Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates lager</i> Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Promitobates viridigranulatus</i> (B. Soares & H. Soares, 1946)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2012
<i>Ruschia maculata</i> (H. Soares, 1974)	Kury, 1991b; 2003
<i>Ruschia vellutina</i> Mello-Leitão, 1940	Kury, 1991b
Pachylinae	
* <i>Eusarcus aduncus</i> (Mello-Leitão, 1942)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus alpinus</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus armatus</i> Perty, 1833	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010

<i>Eusarcus berlae</i> (Mello-Leitão, 1932)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus bifidus</i> Roewer, 1929	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus caparaoensis</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus catharinensis</i> (Mello-Leitão, 1927)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
* <i>Eusarcus cavernicola</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus dubius</i> B. Soares, 1943	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus fulvus</i> B. Soares & H. Soares, 1946	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus garibaldiae</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus gemignanii</i> (Mello-Leitão, 1931)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus geometricus</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus grumani</i> H. Soares, 1966	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus hastatus</i> Sørensen, 1884	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
* <i>Eusarcus incus</i> B. Soares & H. Soares, 1946	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus insperatus</i> B. Soares, 1944	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus manero</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus mirabilis</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus nigrimaculatus</i> Mello-Leitão, 1924	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus oxyacanthus</i> Kollar in Koch, 1839	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
* <i>Eusarcus pusillus</i> Sørensen, 1884	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus schubarti</i> B. Soares & H. Soares, 1946	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
* <i>Eusarcus sergipanus</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus sooretamae</i> (B. Soares & H. Soares, 1946)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
* <i>Eusarcus</i> sp	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus sulcatus</i> (Piza, 1940)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Eusarcus teresincola</i> B. Soares & H. Soares, 1946	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010

<i>Eusarcus uruguayenses</i> (Ringuelet, 1955)	Hara & Pinto-da-Rocha, 2010
<i>Roeweria bittencourti</i> Mello-Leitão, 1923	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009b
<i>Roeweria virescens</i> (Mello-Leitão, 1940)	Bragagnolo & Pinto-da-Rocha, 2009b
Progonyleptoidellinae	
<i>Cadeadoius niger</i> (Mello-Leitão, 1935)	Kury, 2003
<i>Gonyleptoides acanthoscelis</i> (Bertkau, 1880)	Kury, 2003
<i>Gonyleptoides marumbiensis</i> B. Soares, 1945	Kury, 2003
<i>Heliella singularis</i> B. Soares, 1945	Kury, 2003
<i>Iguapeia melanocephala</i> Mello-Leitão, 1935	Kury, 2003
<i>Iporangaia pustulosa</i> Mello-Leitão, 1935	Kury, 2003
<i>Moreiranula mamillata</i> (B. Soares, 1944)	Kury, 2003
<i>Moreiranula moreirae</i> (Mello-Leitão, 1922)	Kury, 2003
<i>Progonyleptoidellus fuscipictus</i> (B. Soares, 1942)	Kury, 2003
<i>Progonyleptoidellus orguensis</i> (B. Soares & H. Soares, 1954)	Kury, 2003
<i>Progonyleptoidellus</i> sp	Kury, 2003
<i>Progonyleptoidellus striatus</i> (Roewer, 1913)	Kury, 2003
Sodreaninae	
<i>Sodreana barbiellinii</i> (Mello-Leitão, 1927)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana granulata</i> (Mello-Leitão, 1937)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana hatschbachii</i> (B. Soares & H. Soares, 1946)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana glaucoi</i> Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana inscripta</i> (Mello-Leitão, 1939)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana leprevosti</i> (B. Soares & H. Soares, 1947)	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
<i>Sodreana sodreana</i> Mello-Leitão, 1922	Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2010b
Kimulidae	
* <i>Tegipiolus pachypus</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
Stygnidae	
* <i>Gaibulus schubarti</i> Roewer, 1943	Pinto-da-Rocha, 1997
* <i>Iguarassua schubarti</i> Roewer, 1943	Pinto-da-Rocha, 1997
* <i>Iguarassua</i> sp	Pinto-da-Rocha, 1997
* <i>Pickeliana albimaculata</i> Hara & Pinto-da-Rocha, 2008	Pinto-da-Rocha, 1997; Hara & Pinto-da-Rocha, 2008
* <i>Pickeliana capito</i> (B. Soares & H. Soares, 1974)	Pinto-da-Rocha, 1997

* <i>Pickeliana pickeli</i> Mello-Leitão, 1932	Pinto-da-Rocha, 1997
* <i>Protimesius bahiensis</i> Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2009	Pinto-da-Rocha, 1997; Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2009
* <i>Protimesius junina</i> Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2006	Pinto-da-Rocha, 1997; Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2006
* <i>Protimesius mendopictus</i> (H. Soares, 1978)	Pinto-da-Rocha, 1997
* <i>Protimesius osvaldoi</i> Kury & Pinto-da-Rocha, 2008	Pinto-da-Rocha, 1997; Kury & Pinto-da-Rocha, 2008
* <i>Protimesius</i> sp 1	Pinto-da-Rocha, 1997 Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2006; 2009
* <i>Protimesius</i> sp 2	Pinto-da-Rocha, 1997; Villareal-Manzanilla & Pinto-da-Rocha, 2006; 2009
* <i>Ricstygnus quineti</i> Kury, 2009	Pinto-da-Rocha, 1997; Kury, 2009
* <i>Stygnus polyacanthus</i> (Mello-Leitão, 1923)	Pinto-da-Rocha, 1997
Zalmoxidae	
* <i>Garanhunsia pectanalis</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
* <i>Minuides rudicoxa</i> Roewer, 1949	Roewer, 1949
* <i>Pirassunungoleptes analis</i> (Roewer, 1949)	Roewer, 1949; Pérez- González, 2011

Tabela 2. Lista com as espécies de cada uma das áreas discutidas no presente trabalho encontradas nos métodos numéricos (NDM, PAE e BEA). As áreas da NDM estão com as variações da pontuação gerada pelo programa.

Método (Tamanho da célula)	Áreas encontradas (consenso, no caso do NDM)	Espécies incluídas
NDM (2° X 2°)	Área 1 (ver Fig 4) pontuação: 4,375 – 4,625	<i>Baculigerus littoris</i>
		<i>Eusarcus incus</i>
		<i>Heteropachylus perachii</i>
		<i>Jim benignus</i>
		<i>Magnispina neptunus</i>
		<i>Metavononoides albosigillatus</i>
		<i>Metavononoides sp1</i>
		<i>Metavononoides ornatissimus</i>
		<i>Mitogoniella modesta</i>
		<i>Pickeliana albimaculata</i>
	Área 2 (ver Fig 7) pontuação: 2,785 – 3,035	<i>Pickeliana capito</i>
		<i>Protimesius junina</i>
		<i>Pseudopucrolia mutica</i>
		<i>Escadabiidae sp</i>
		<i>Metavononoides sp5</i>
	Área 3 (ver Fig 8) pontuação: 2,562 – 7,927	<i>Protimesius sp1</i>
		<i>Protimesius sp2</i>
		<i>Cynortellana pulchra</i>
		<i>Escadabius schubarti</i>
		<i>Garanhunsa pectanalis</i>
		<i>Iguarassua schubarti</i>
		<i>Iguarassua sp</i>
		<i>Minuides rudicoxa</i>
		<i>Mitogoniella modesta</i>
		<i>Pickeliana pickeli</i>

		<i>Pirassunungoleptes analis</i>
		<i>Pseudopucroliia discrepans</i>
		<i>Pseudopucroliia incerta</i>
		<i>Recifesius pernambucanus</i>
		<i>Tegipiolus pachypus</i>
		<i>Baculigerus littoris</i>
		<i>Gaibulus schubarti</i>
		<i>Heteropachylus perachii</i>
		<i>Jim benignus</i>
		<i>Mitogoniella modesta</i>
		<i>Pickeliana albimaculata</i>
	Área 4 (Fig 10)	<i>Pickeliana capito</i>
	pontuação:	<i>Pickeliana pickeli</i>
	2,231 – 4,559	<i>Pseudopucroliia discrepans</i>
		<i>Pseudopucroliia incerta</i>
		<i>Pseudopucroliia mutica</i>
		<i>Protimenius junina</i>
		<i>Protimesius mendopictus</i>
		<i>Cynortellana pulchra</i>
		<i>Escadabius schubarti</i>
		<i>Escadabius spinicoxa</i>
		<i>Escadabius ventricalcaratus</i>
		<i>Eusarcus</i> sp
		<i>Garanhunsia pectanalis</i>
		<i>Iguarassua schubarti</i>
	Área 1 (Fig 13)	<i>Iguarassua</i> sp
	pontuação:	<i>Minuides rudicoxa</i>
	3,758 – 7,267	<i>Pickeliana pickeli</i>
		<i>Pirassunungoleptes analis</i>
		<i>Pseudopucroliia incerta</i>
		<i>Recifesius pernambucanus</i>

		<i>Tegipiolus pachypus</i>
		<i>Heteropachylus ramphonotus</i>
		<i>Jim benignus</i>
		<i>Mitogoniella unicornis</i>
	Área 2 (Fig 21)	<i>Metavononoides sp1</i>
	pontuação:	<i>Pickeliana albimaculata</i>
	3,851 – 4,351	<i>Pickeliana capito</i>
		<i>Protimesius bahiensis</i>
		<i>Protimesius junina</i>
		<i>Cynortellana pulchra</i>
		<i>Escadabius schubarti</i>
		<i>Escadabius spinicoxa</i>
		<i>Escadabius ventricularcaratus</i>
NDM (0,5° X 0,5°)	Área 1 (Fig 23)	<i>Eusarcus sp</i>
	pontuação:	<i>Garanhunsa pectanalis</i>
	3,291 – 4,791	<i>Iguarassua schubarti</i>
		<i>Minuides rudicoxa</i>
		<i>Recifesius pernambucanus</i>
	Área 2 (Fig 32)	<i>Heteropachylus ramphonotus</i>
	pontuação:	<i>Mitogoniella unicornis</i>
	2,375 – 2,625	<i>Protimesius bahiensis</i>
		<i>Encheiridium sp</i>
PAE (2° X 2°)	Área 1 (Fig 41)	<i>Heteropachylus ramphonotus</i>
		<i>Mitogoniella unicornis</i>
		<i>Protimesius bahiensis</i>
	Área 2 (Fig 47)	<i>Iguarassua sp</i>
		<i>Minuides rudicoxa</i>

PAE (1° X 1°)	Área 1 (Fig 52)	<i>Heteropachylus ramphonotus</i> <i>Protimesius bahiensis</i>
BEA (2° X 2°)	Área 1 (Fig 64)	<i>Baculigerus littoris</i> <i>Cynortellana pulchra</i> <i>Eusarcus bifidus</i> <i>Eusarcus</i> sp <i>Eusarcus sulcatus</i> <i>Eusarcus uruguayenses</i> <i>Escadabiidae</i> sp <i>Escadabius schubarti</i> <i>Escadabius spinicoxa</i> <i>Escadabius ventricularatus</i> <i>Gaibulus schubarti</i> <i>Garanhunsa pectanalis</i> <i>Hernandaria scabricula</i> <i>Heteropachylus crassicalcanei</i> <i>Heteropachylus perachii</i> <i>Iguarassua schubarti</i> <i>Iguarassua</i> sp <i>Jim benignus</i> <i>Minuides rudicoxa</i> <i>Mitogoniella modesta</i> <i>Metavononoides guttulosus</i> <i>Metavononoides</i> sp5 <i>Pickeliana capito</i> <i>Pickeliana pickeli</i> <i>Pirassunungoleptes analis</i> <i>Pseudopucrolia discrepans</i> <i>Pseudopucrolia incerta</i> <i>Protimesius junina</i> <i>Protimesius mendopictus</i> <i>Protimesius</i> sp1

	<i>Protimesius</i> sp2
	<i>Recifesius pernambucanus</i>
	<i>Stygnus polyancanthus</i>
	<i>Tegipiolus pachypus</i>
Área 2 (Fig 68)	<i>Encheiridium ruschii</i>
	<i>Eusarcus incus</i>
	<i>Eusarcus schubarti</i>
	<i>Eusarcus teresincola</i>
	<i>Goniosoma</i> sp2
	<i>Heteropachylus gracilis</i>
	<i>Heteropachylus inexpectabilis</i>
	<i>Magnispina neptunus</i>
	<i>Metarthrodes bimaculatus</i>
	<i>Metavononoides albisectus</i>
	<i>Metavononoides ornatissimus</i>
	<i>Metarthrodes leucopygus</i>
	<i>Thereza albiornata</i>
	<i>Eusarcus fulvus</i>
	<i>Protimesius osvaldoi</i>
Área 3 (Fig 69)	<i>Metavononoides</i> sp1
	<i>Mitogoniella unicornis</i>
	<i>Serracutisoma catarina</i>
	<i>Serracutisoma inerme</i>
	<i>Roeweria bitterncourti</i>
	<i>Acrogonyleptes pectinifemur</i>
	<i>Acrogonyleptes rhinoceros</i>
	<i>Hernandaria anitagaribaldiae</i>
	<i>Heteropachylus ramphonotus</i>
	<i>Encheiridium</i> sp
	<i>Eusarcus garibaldiae</i>
	<i>Eusarcus gemignanii</i>

		<i>Sodreana inscripta</i>
		<i>Pickeliana albimaculata</i>
		<i>Protimesius bahiensis</i>
BEA (1° X 1°)	Área 1 (Fig 73)	<i>Metavononoides sp4</i>
		<i>Metavononoides guttulosus</i>
		<i>Metavononoides sp5</i>
		<i>Metavononoides x-notatus</i>
		<i>Escadabiidae sp</i>
		<i>Goniosoma carum</i>
		<i>Goniosoma vatrax</i>
		<i>Hernandaria scabricula</i>
		<i>Longiperna trembao</i>
		<i>Eusarcus bifidus</i>
		<i>Eusarcus cavernicola</i>
		<i>Eusarcus mirabilis</i>
		<i>Eusarcus sulcatus</i>
		<i>Eusarcus uruguayenses</i>
		<i>Protimesius sp1</i>
		<i>Protimesius sp2</i>
		<i>Ricstygnus quineti</i>
		<i>Mischonyx intermedius</i>
	Área 2 (Fig 74)	<i>Cynortellana pulchra</i>
		<i>Escadabius schubarti</i>
		<i>Escadabius spinicoxa</i>
		<i>Escadabius ventricularatus</i>
		<i>Eusarcus sp</i>
		<i>Garanhunsa pectanalis</i>
		<i>Iguarassua schubarti</i>
		<i>Iguarassua sp</i>
		<i>Minuides rudicoxa</i>
		<i>Mitogoniella modesta</i>

Pickeliana pickeli
Pirassunungoleptes analis
Protimesius mendopictus
Pseudopucroliia discrepans
Pseudopucroliia incerta
Recifesius pernambucanus
Stygnus polyancanthus
Tegipiolus pachypus

Área 3 (Fig 75) *Metavononoides albisectus*
Metarthrodes bimaculatus
Thereza albiornata
Metarthrodes leucopygus
Goniosoma sp2
Heteropachylus inexpectabilis
Heteropachylus gracilis
Pseudopucroliia rugosa
Encheiridium ruschii
Ruschia vellutina
Eusarcus schubarti
Eusarcus teresincola
Eusarcus fulvus
Protimesius osvaldoi

Área 4 (Fig 76) *Metavononoides* sp1
Baculigerus littoris
Jim benignus
Mitogoniella unicornis
Heteropachylus perachii
Heteropachylus ramphonotus
Magnispina neptunus
Pseudopucroliia mutica
Heteropachylus crassicalcanei

Encheiridium sp

Pickeliana albimaculata

Pickeliana capito

Protimesius bahiensis

Protimesius junina

Tabela 3. Lista com as espécies discutidas no presente trabalho, classificadas segundo o respectivo grau de endemismo. BA: Área de Endemismo Bahia; BCE: Área de Endemismo Brejos Cearenses; PE: Área de Endemismo Pernambuco. NC: espécie restrita ao Núcleo de Congruência; RME: espécie que, além do NC, ocupa a Região Máxima de Endemismo.

Espécie	Grau de Endemismo
<i>Cynortellana pulchra</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Metavononoides</i> sp1	Endêmica (BA) – RME
<i>Metavononoides</i> sp5	Endêmica (BCE) – RME
<i>Metavononoides albosigillatus</i>	Amplilocada
<i>Metavononoides ornatissimus</i>	Amplilocada
<i>Baculigerus littoris</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Escadabiidae</i> sp	Endêmica (BCE) – RME
<i>Escadabius schubarti</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Escadabius spinicoxa</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Escadabius ventricalcaratus</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Jim benignus</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Recifesius pernambucanus</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Mitogoniella modesta</i>	Amplilocada
<i>Mitogoniella unicornis</i>	Endêmica (BA) – NC
<i>Heteropachylus crassicalcanei</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Heteropachylus peracchii</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Heteropachylus ramphonotus</i>	Endêmica (BA) – NC
<i>Magnispina neptunus</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Pseudopucroliia discrepans</i>	Amplilocada
<i>Pseudopucroliia incerta</i>	Endêmica (PE) – RME
<i>Pseudopucroliia mutica</i>	Amplilocada
<i>Pseudopucroliia rugosa</i>	Amplilocada
<i>Encheiridium</i> sp	Endêmica (BA) – NC
<i>Eusarcus</i> sp	Endêmica (PE) – NC
<i>Eusarcus aduncus</i>	Amplilocada
<i>Eusarcus cavernicola</i>	Amplilocada

<i>Eusarcus incus</i>	Amplilocada
<i>Eusarcus pusillus</i>	Amplilocada
<i>Eusarcus sergipanus</i>	Amplilocada
<i>Tegipiolus pachypus</i>	Endêmica (PE) – RME
<i>Gaibulus schubarti</i>	Amplilocada
<i>Iguarassua schubarti</i>	Endêmica (PE) – NC
<i>Iguarassua</i> sp	Endêmica (PE) – NC
<i>Pickeliana albimaculata</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Pickeliana capito</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Pickeliana pickeli</i>	Endêmica (PE) – RME
<i>Protimesius bahiensis</i>	Endêmica (BA) – NC
<i>Protimesius junina</i>	Endêmica (BA) – RME
<i>Protimesius mendopictus</i>	Amplilocada
<i>Protimesius</i> sp 1	Endêmica (BCE) – NC
<i>Protimesius</i> sp 2	Endêmica (BCE) – NC
<i>Ricstygnus quineti</i>	Endêmica (BCE) – NC
<i>Stygnus polyacanthus</i>	Amplilocada

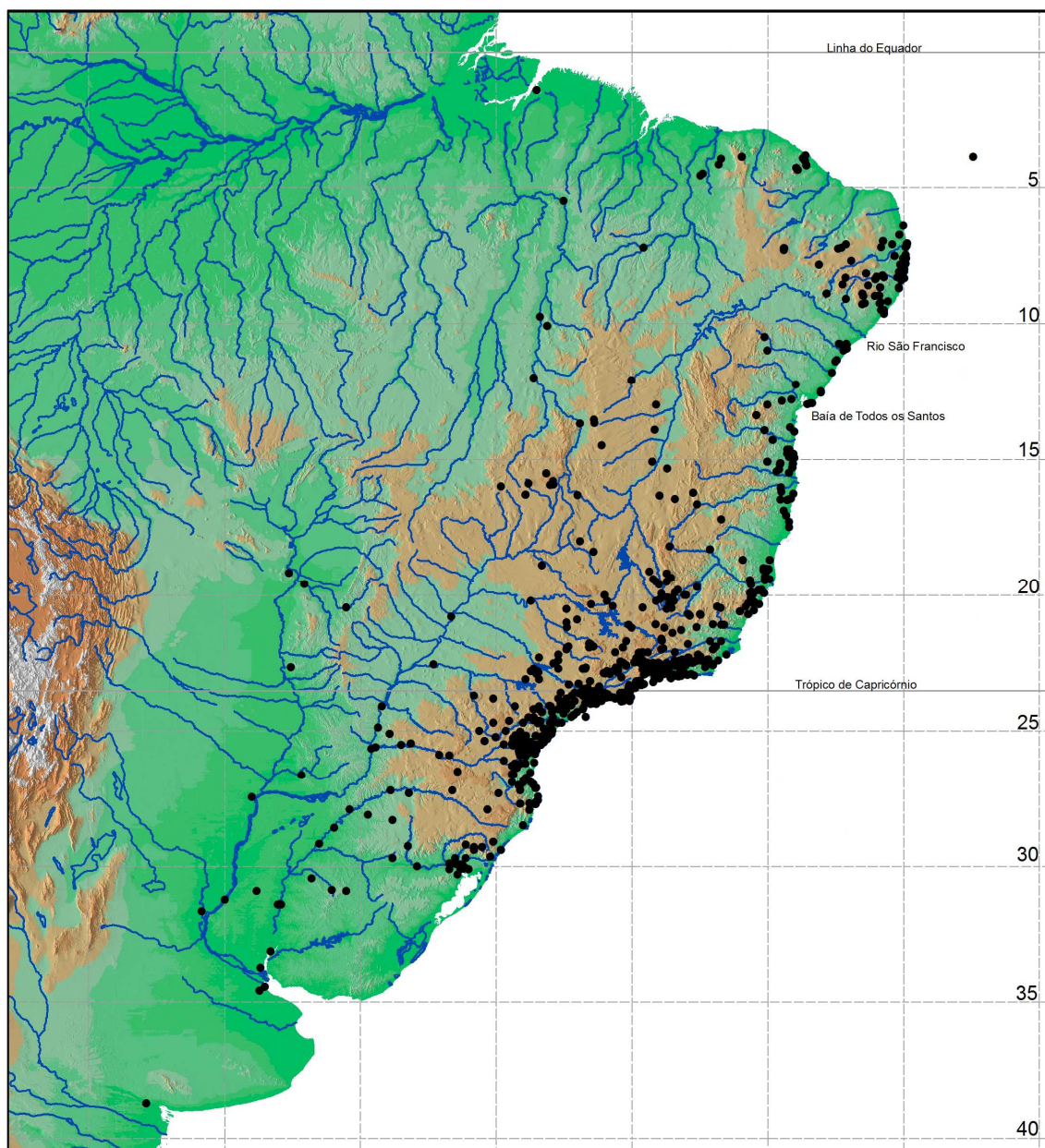


Figura 1. Mapa com as distribuições utilizadas nas análises numéricas.

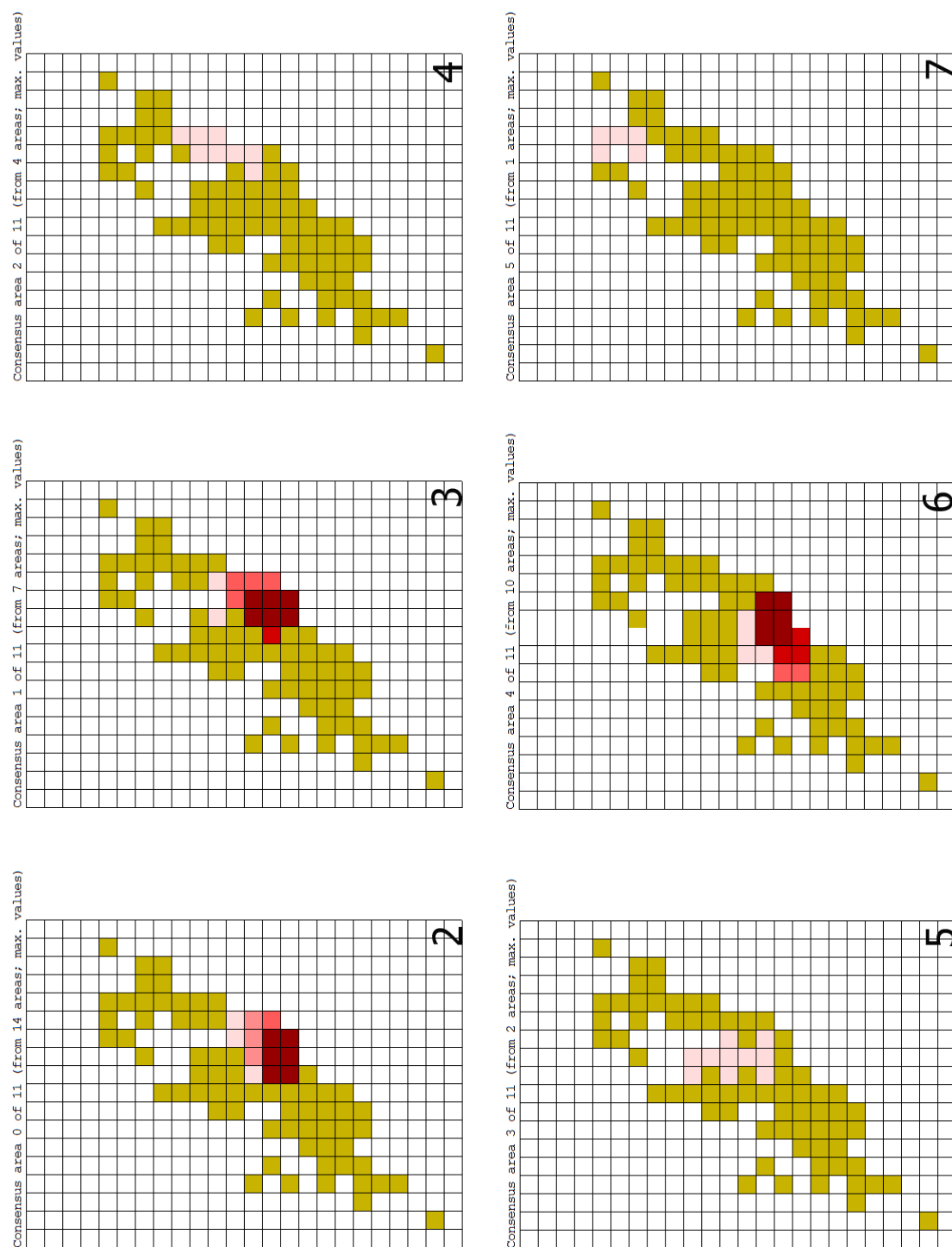


Figura 2-7. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 2° X 2°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho ou rosa são as que formam áreas de endemismo.

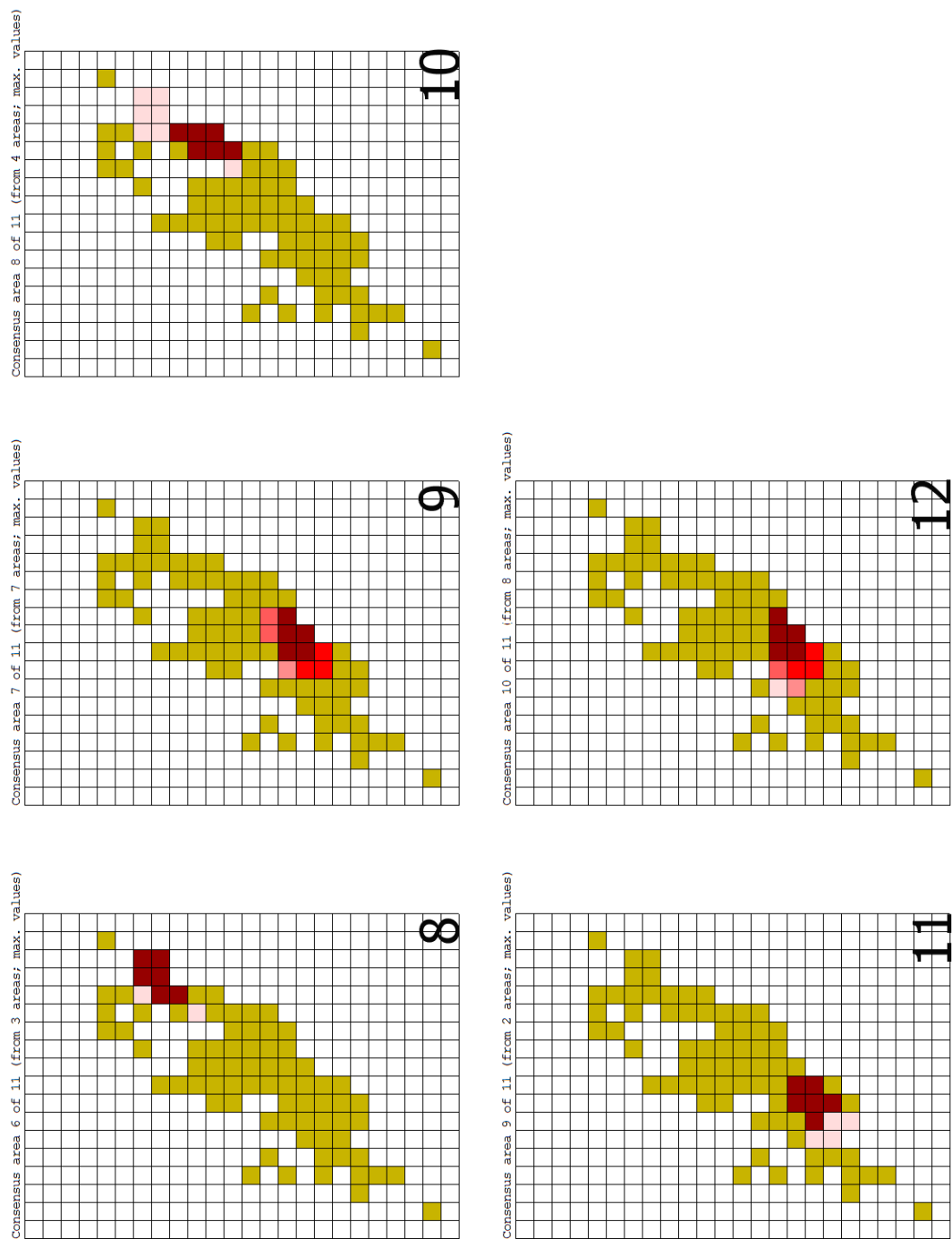


Figura 8-12. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 2° X 2°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho ou rosa são as que formam áreas de endemismo.

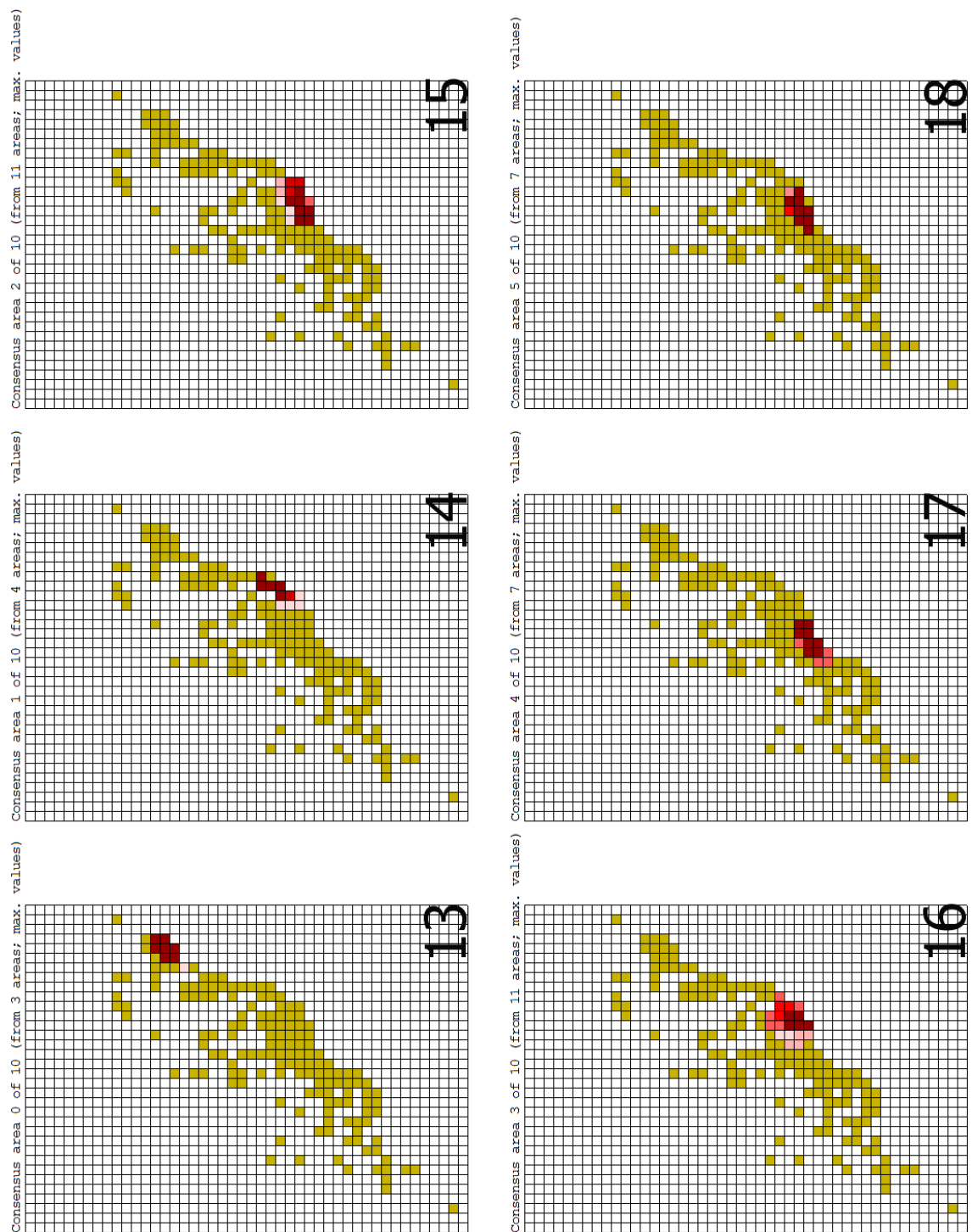


Figura 13-18. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de $1^\circ \times 1^\circ$. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.

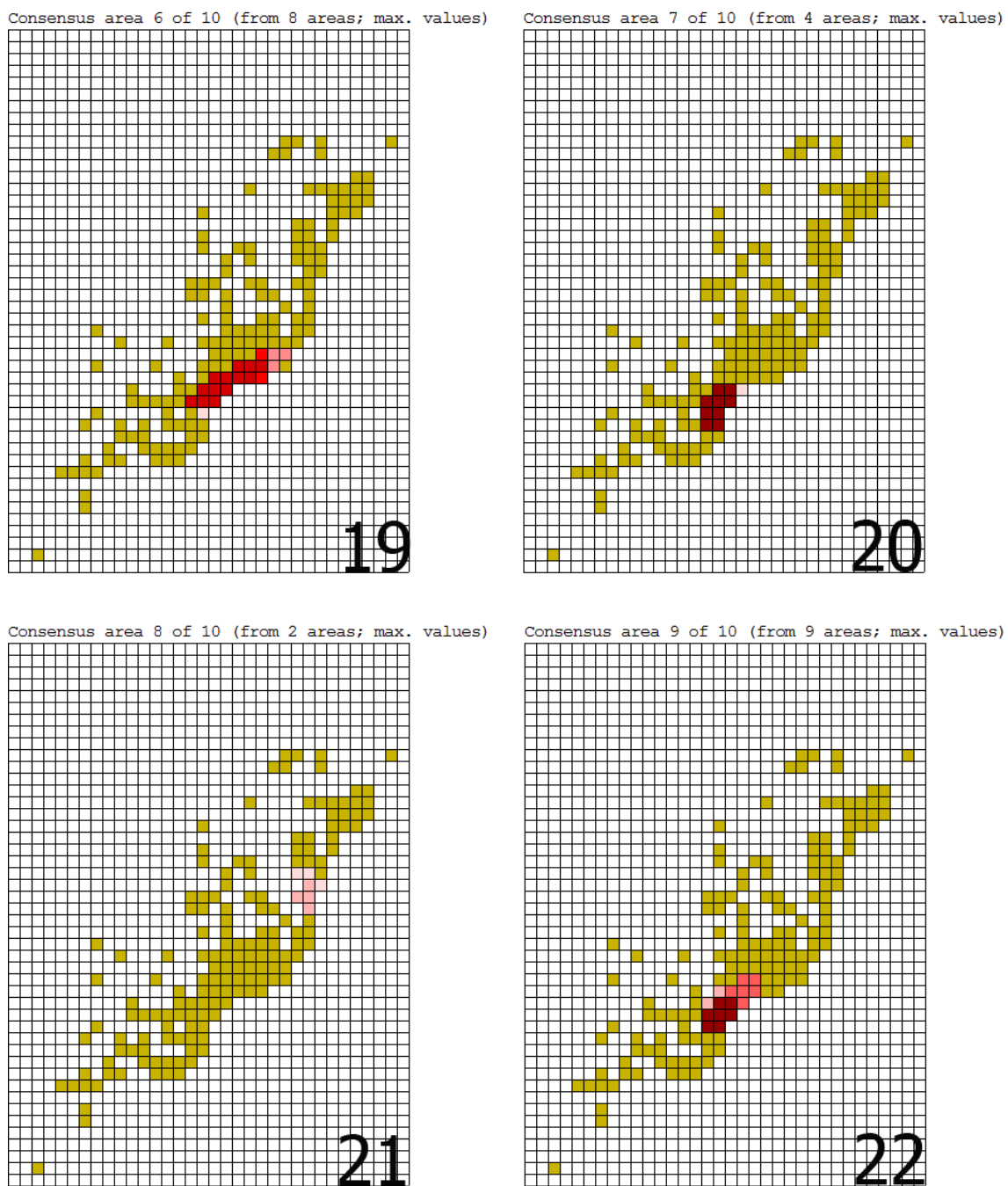


Figura 19-22. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 1° X 1°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.

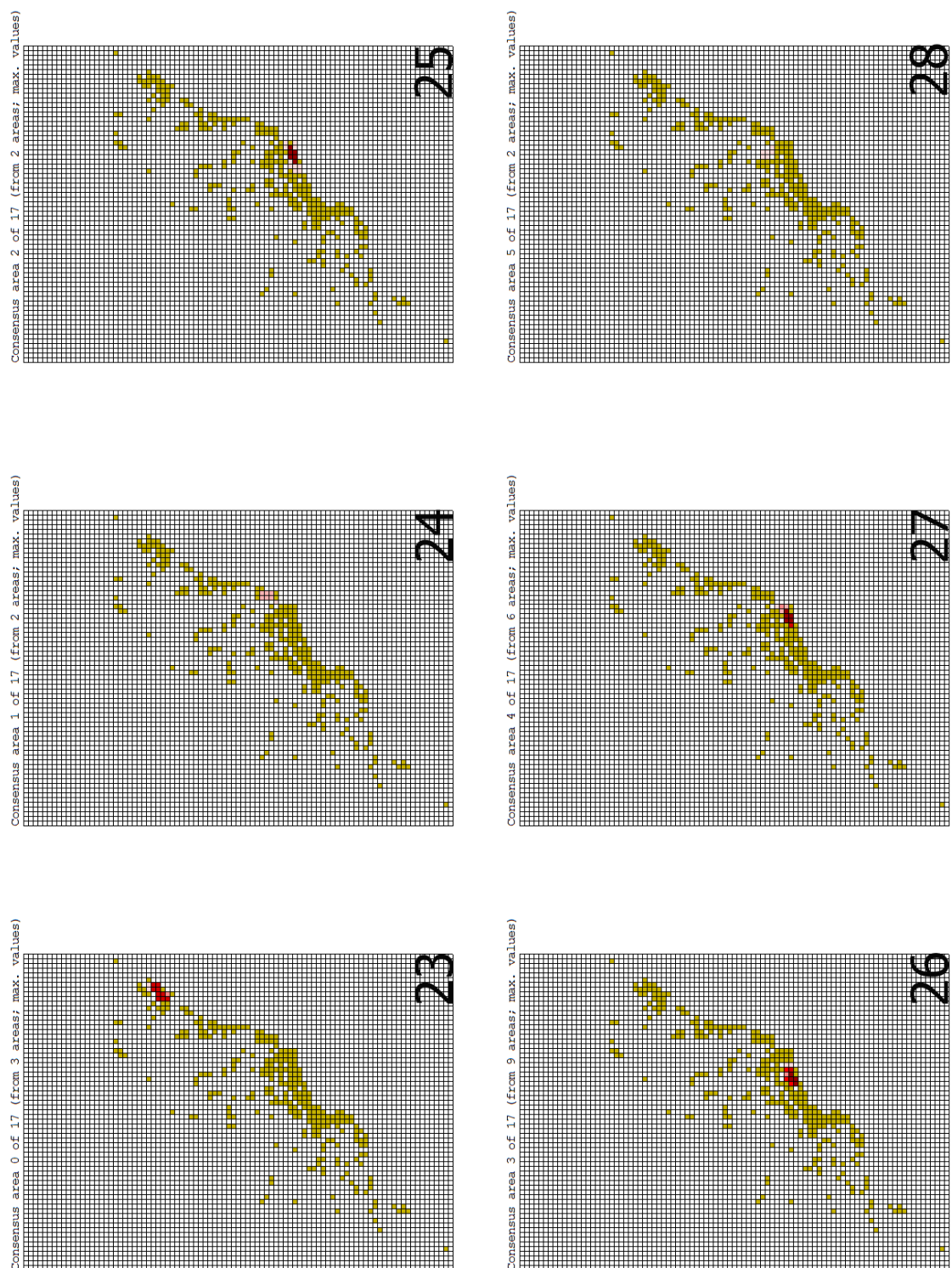


Figura 23-28. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.

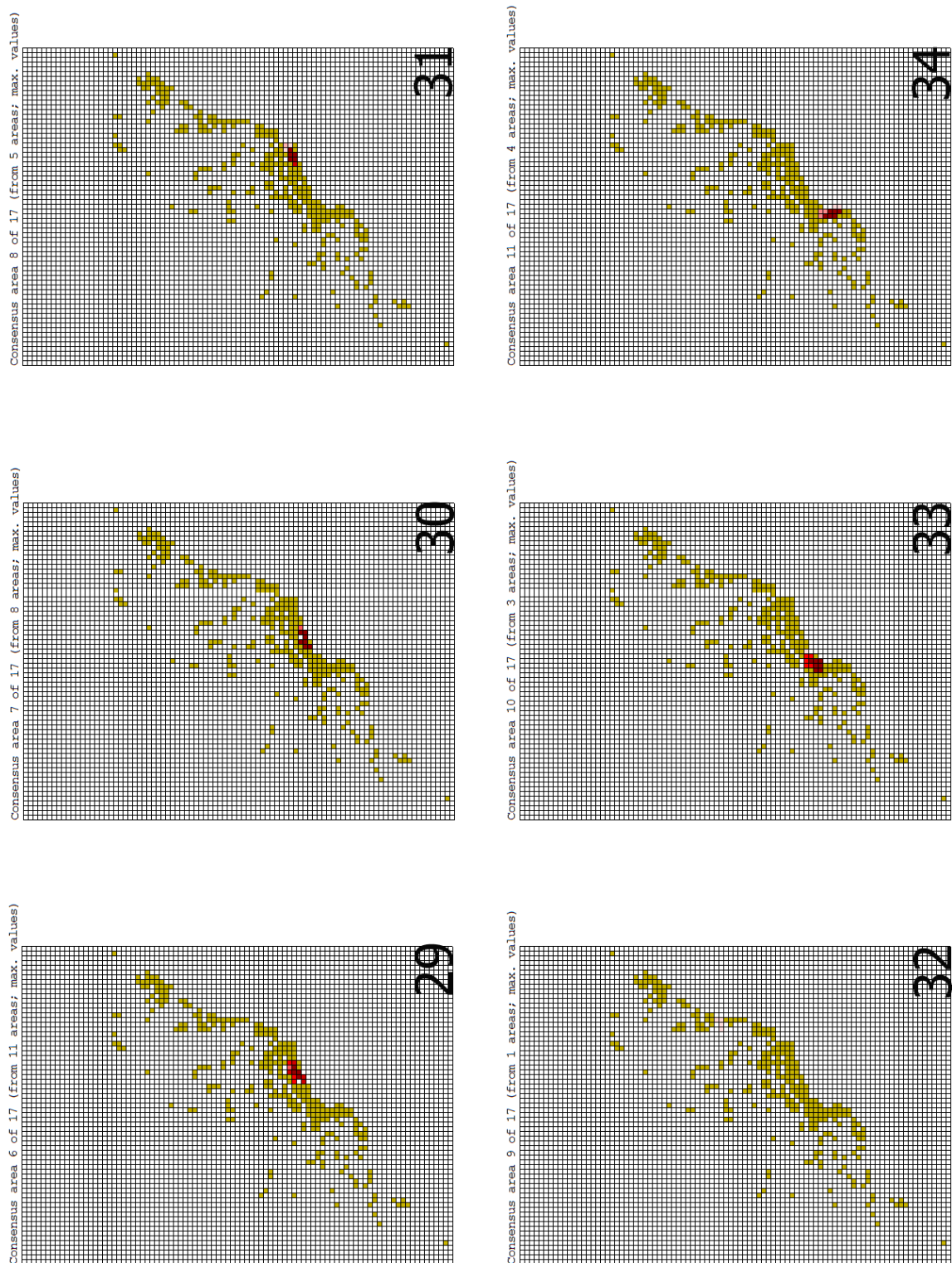


Figura 29-34. Resultados dos consensos das áreas encontradas pelo NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de 0,5° X 0,5°. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.

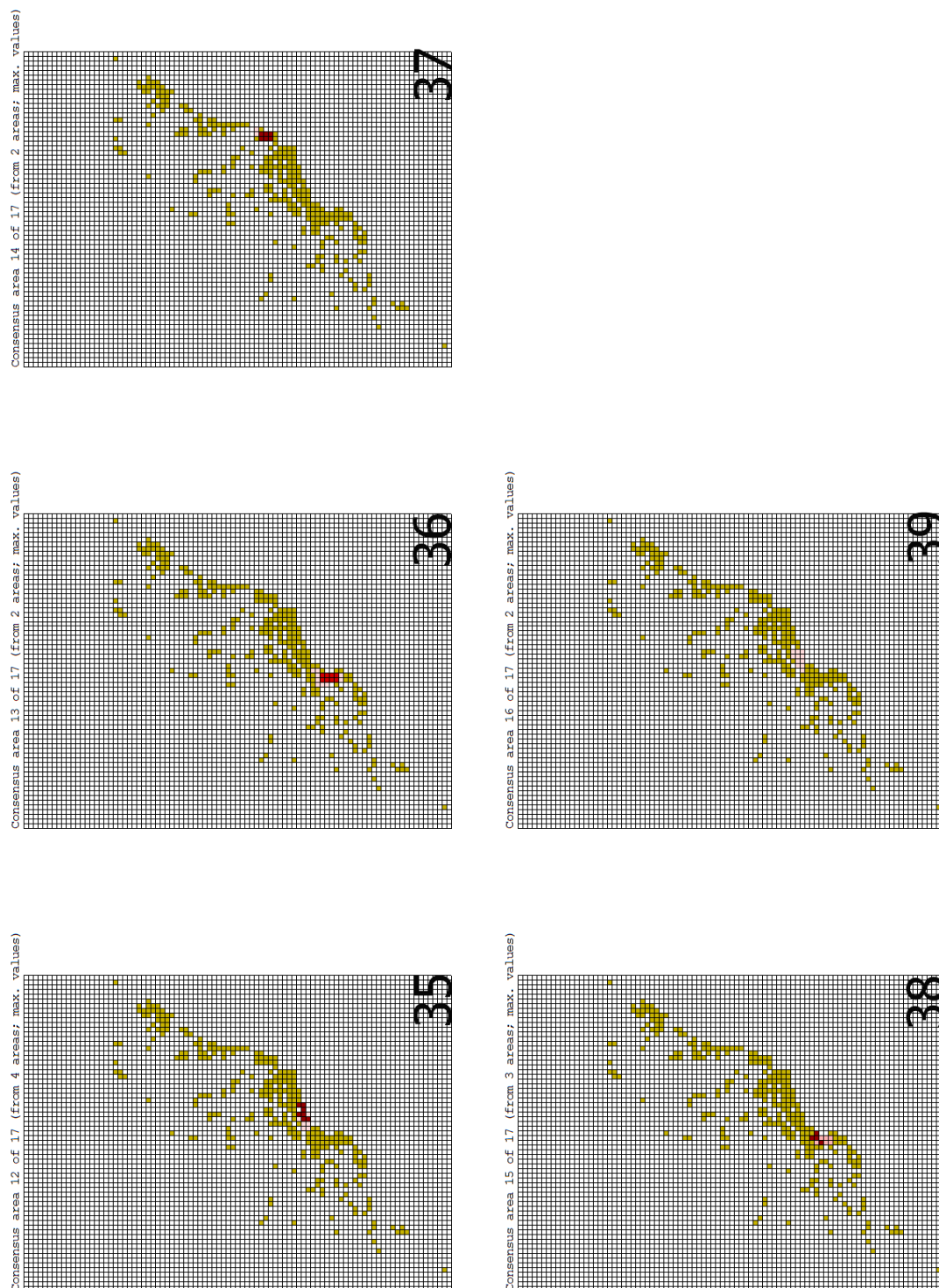


Figura 35-39. Resultados do NDM/VNDM sobre o mapa. Grade de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$. Todas as células coloridas foram incluídas nas análises, sendo que as células em vermelho, rosa ou marrom são as que formam áreas de endemismo.

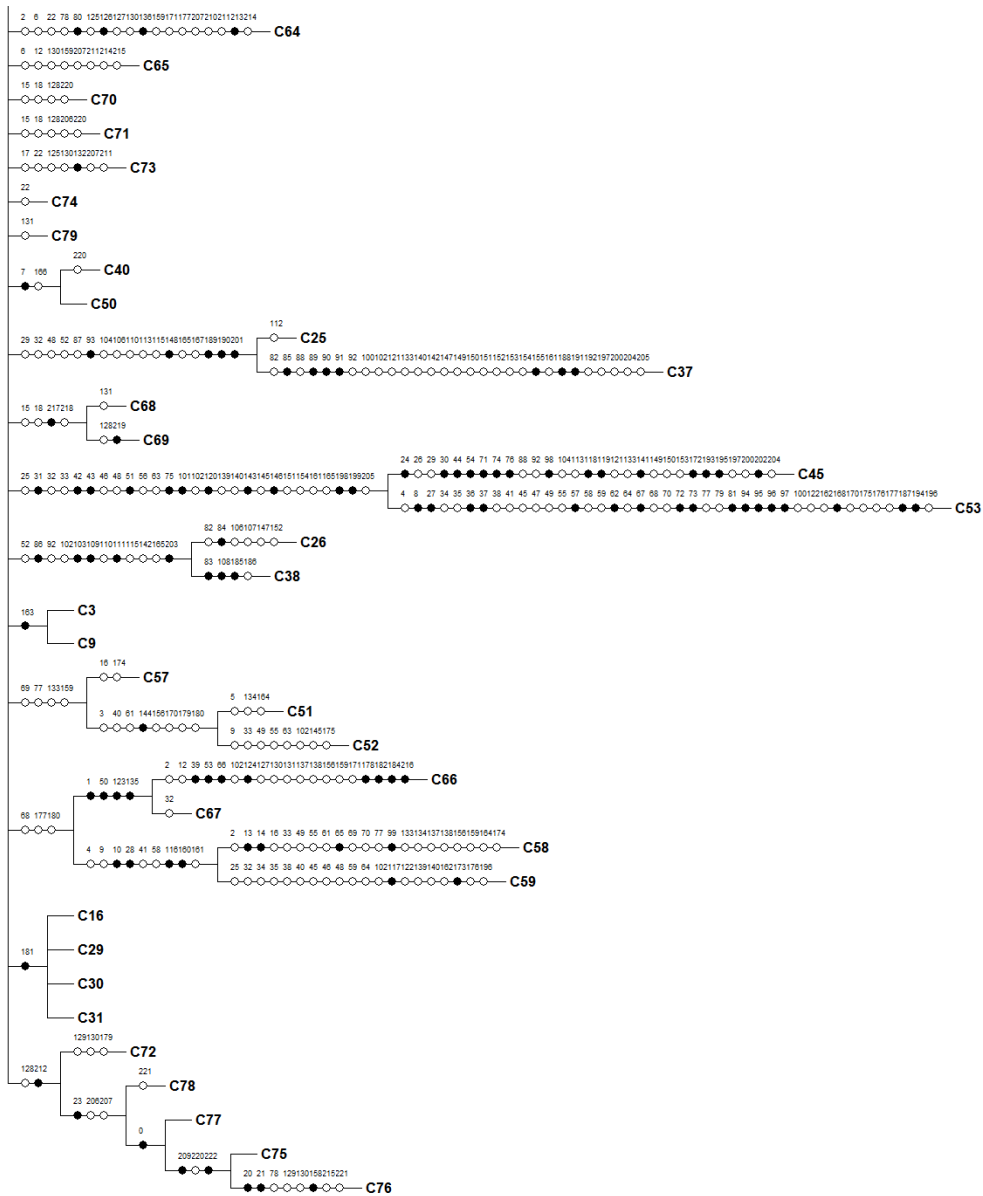
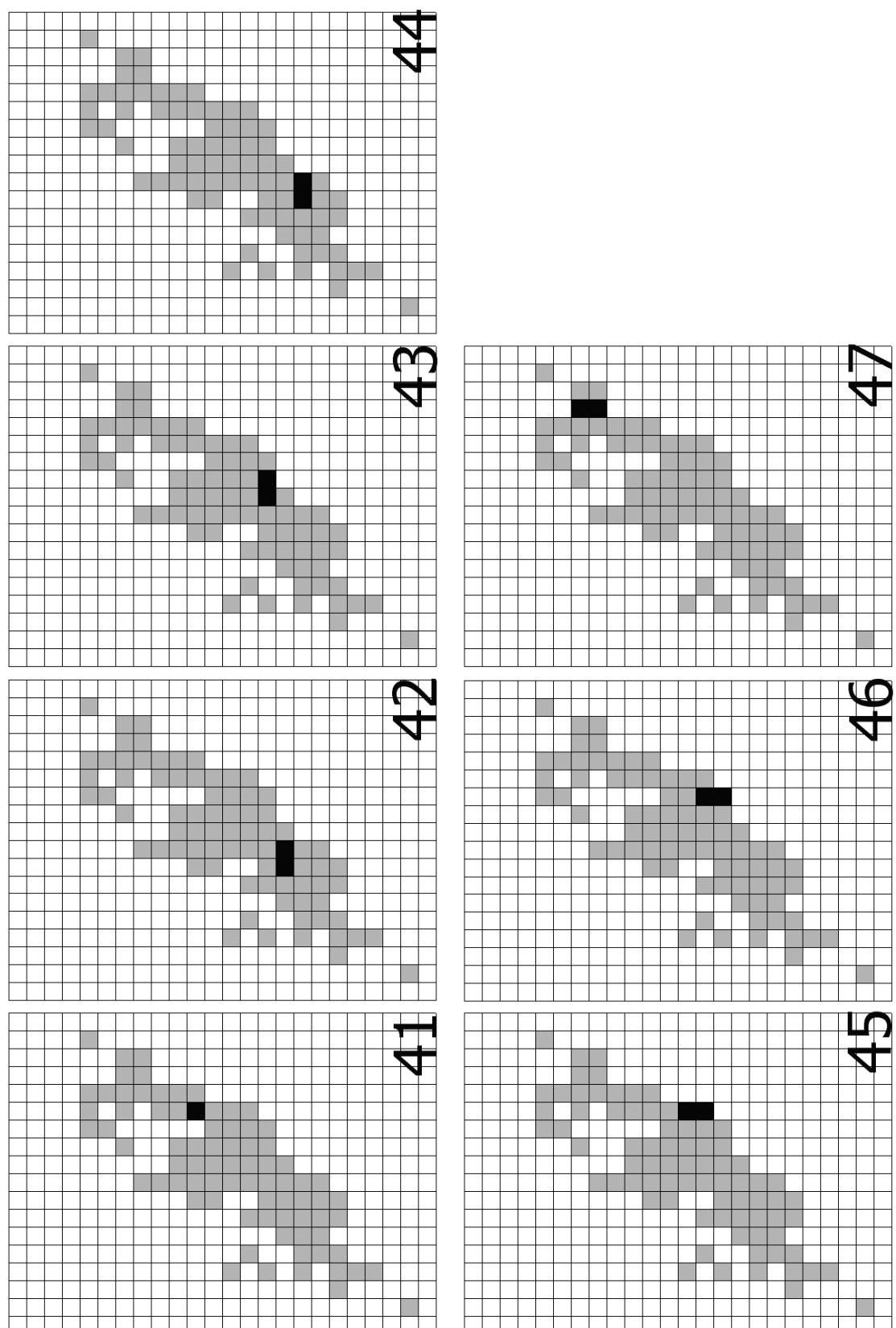


Figura 40. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 2° (L=397). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja presença é exclusiva àquelas células.



Figuras 41-47. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 2° X 2°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.

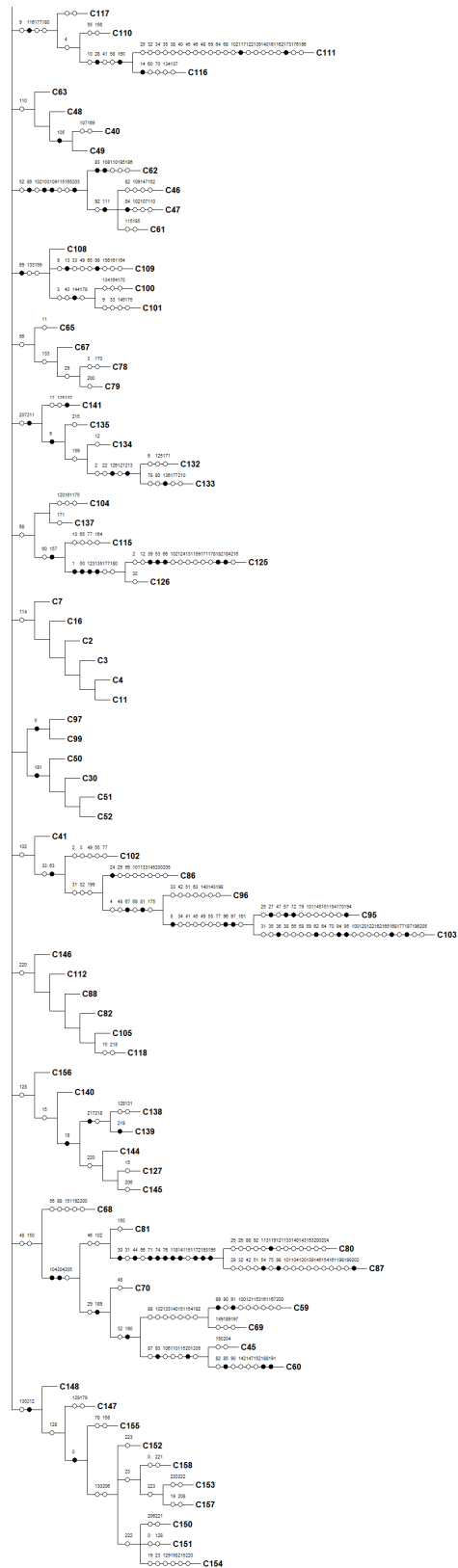
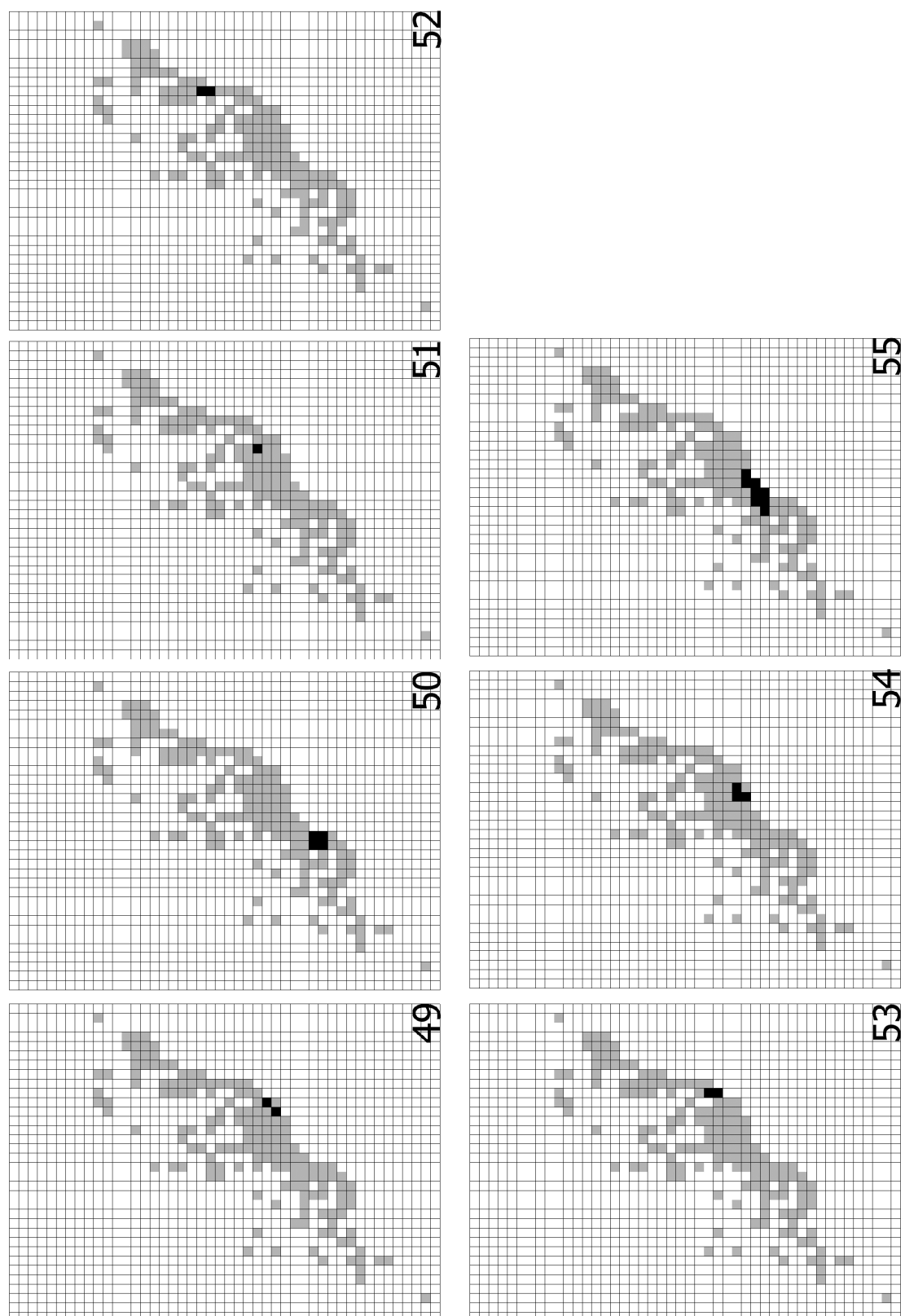


Figura 48. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 1° (L=503). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja presença é exclusiva àquelas células.



Figuras 49-55. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 1° X 1°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.

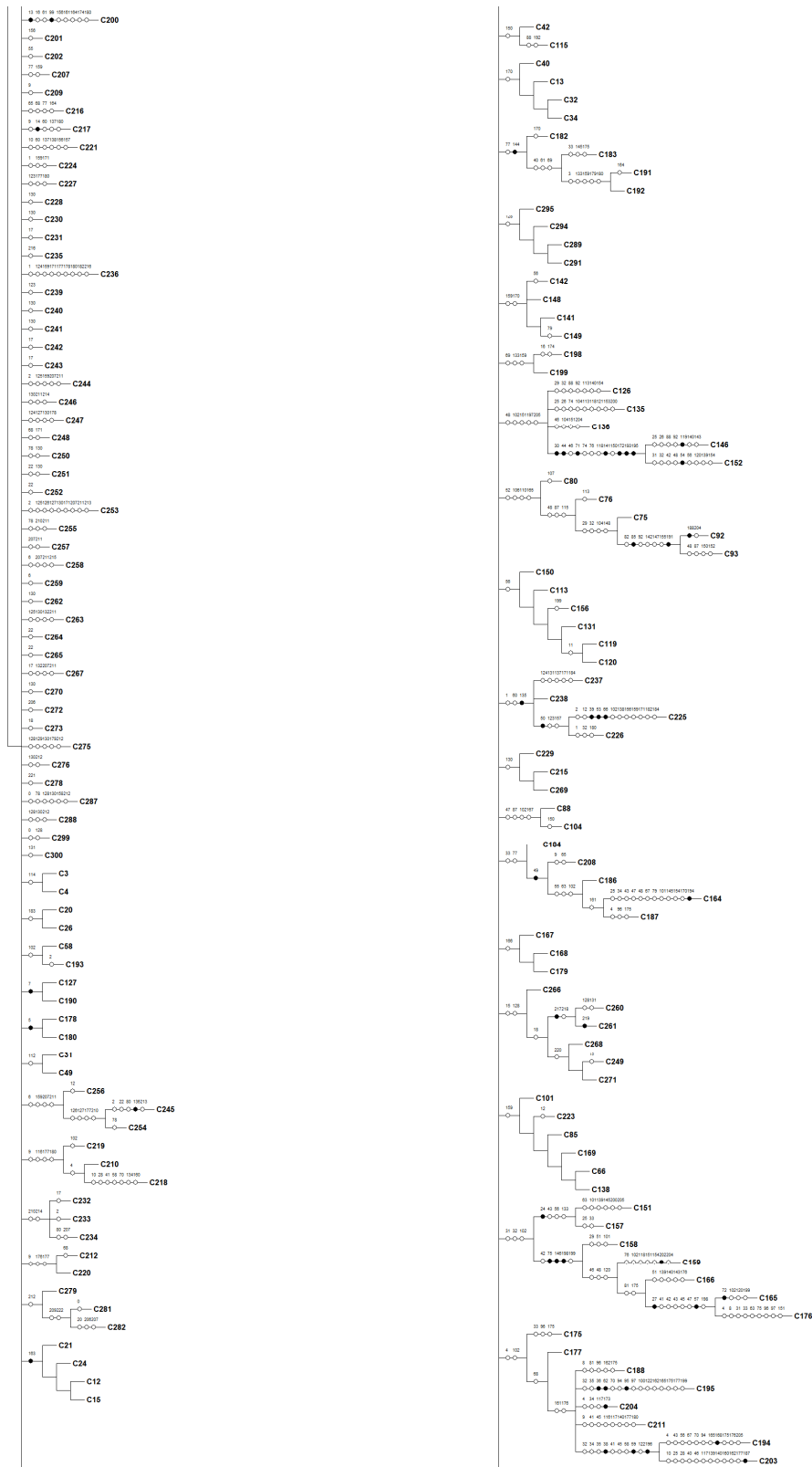


Figura 56. Árvore de consenso da PAE para a matriz de 0,5° (L=648). Somente a parte com agrupamentos de células que formem áreas de endemismo são mostradas na figura. Os círculos preenchidos correspondem às espécies cuja presença é exclusiva àquelas células.

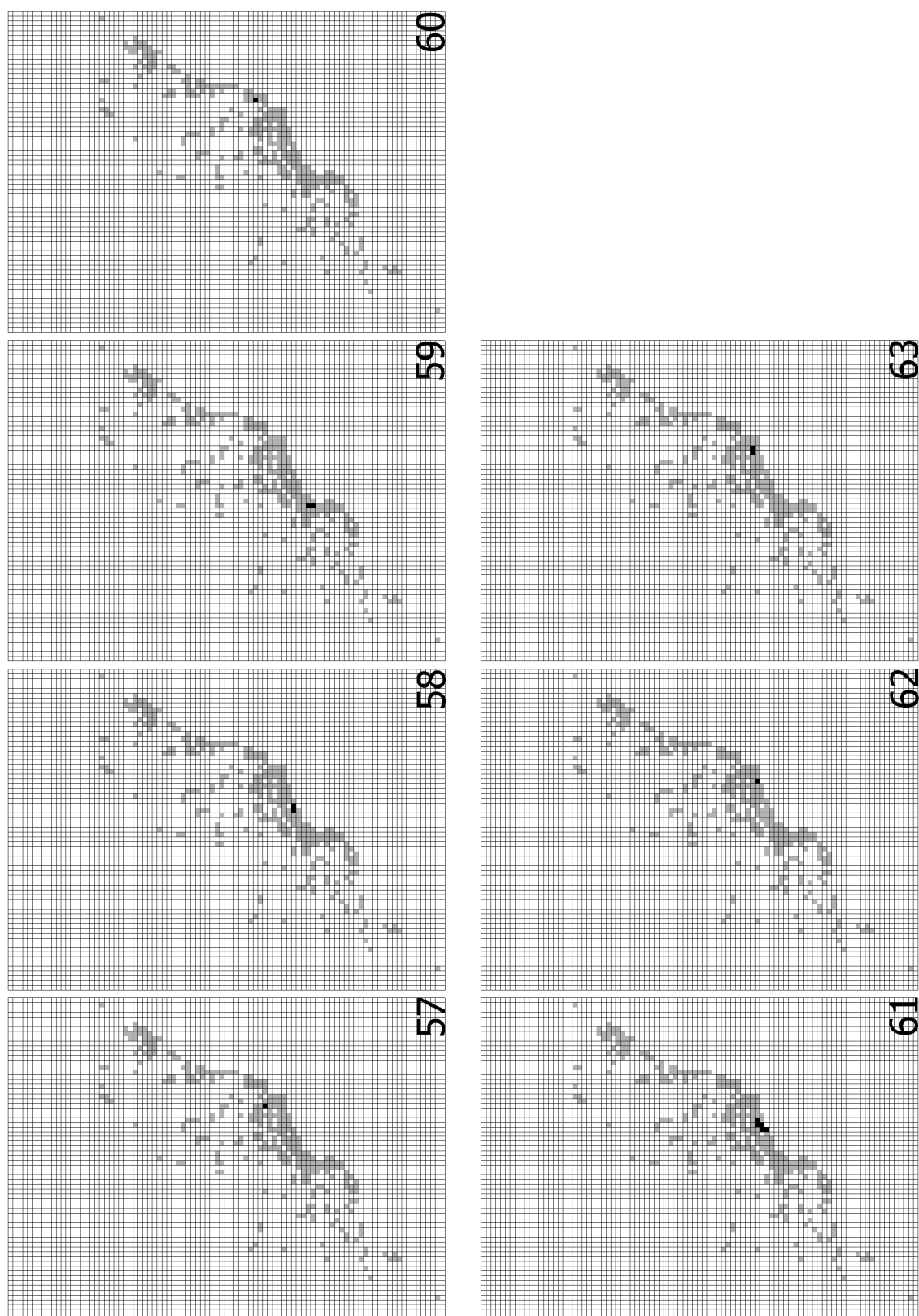


Figura 57-63. Resultados da Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para a grade de 0,5° X 0,5°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como uma área de endemismo segundo o programa.

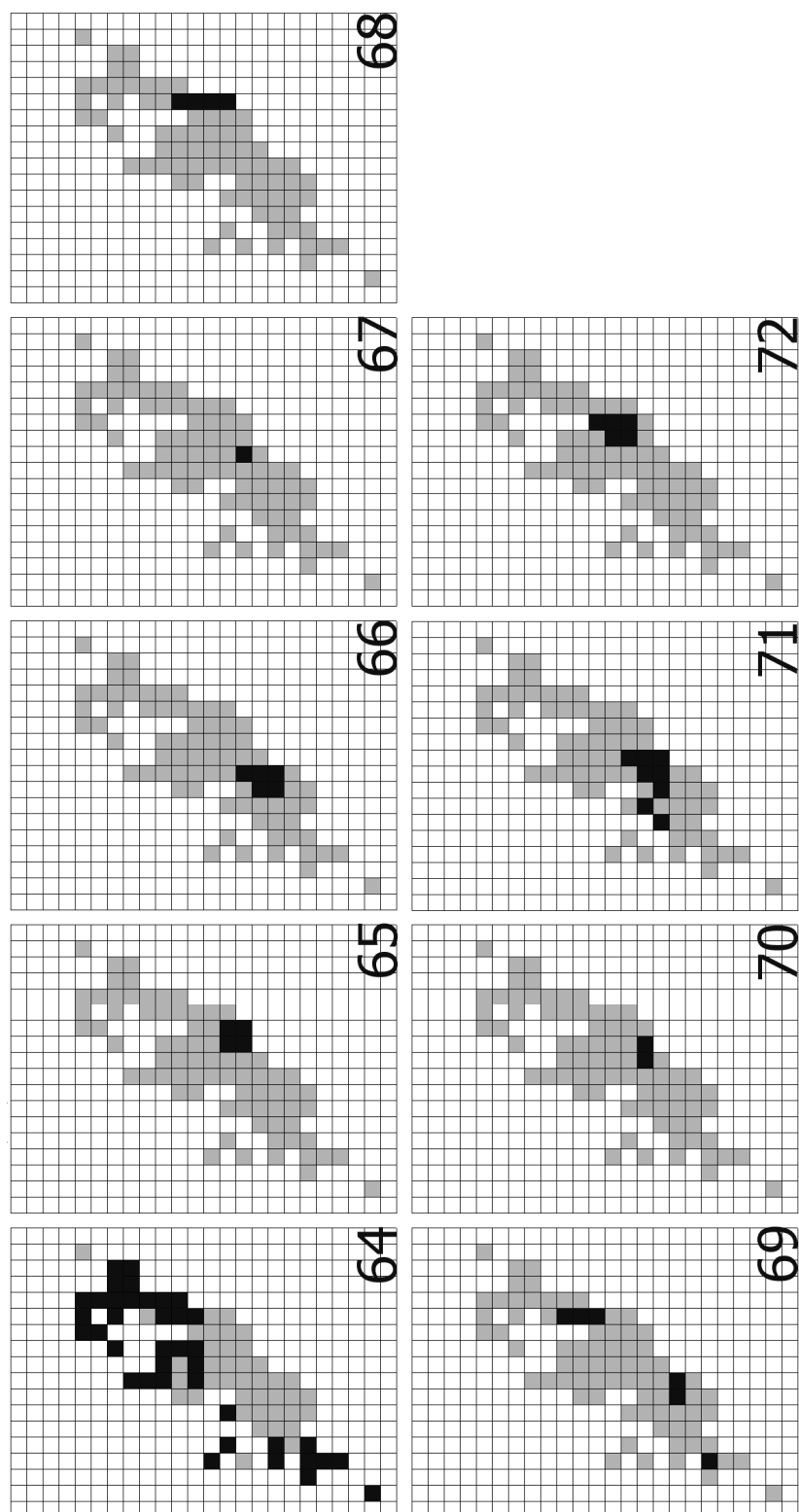


Figura 64-72. Resultados da *Biotic Element Analysis* (BEA) para a grade de 2° X 2°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.

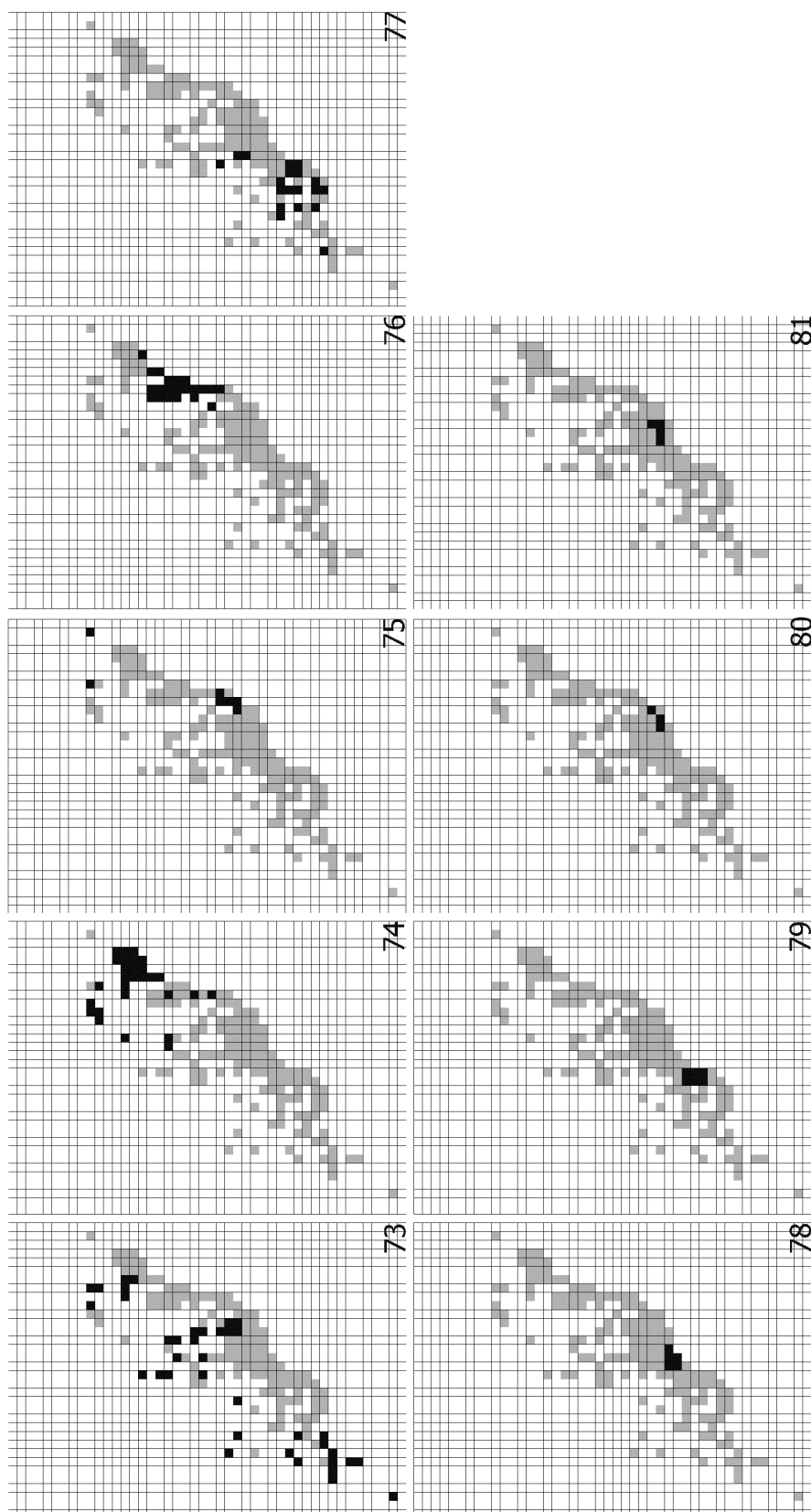


Figura 73-81. Resultados da *Biotic Element Analysis* (BEA) para a grade de 1° X 1°. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.

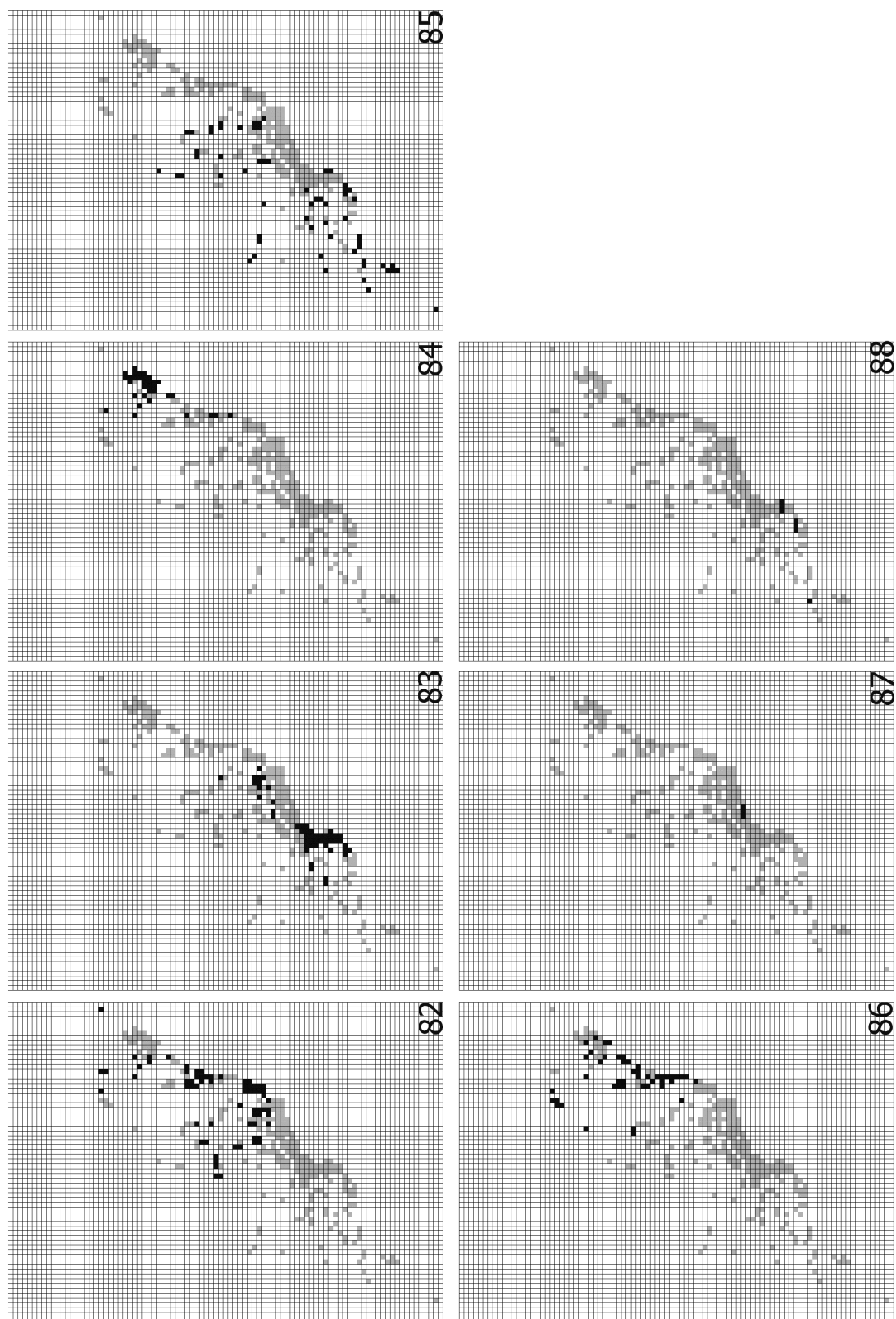


Figura 82-88. Resultados da *Biotic Element Analysis* (BEA) para a grade de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$. Em cinza são as células utilizadas nas análises, em preto, aquelas que foram consideradas como um elemento biótico segundo o programa.

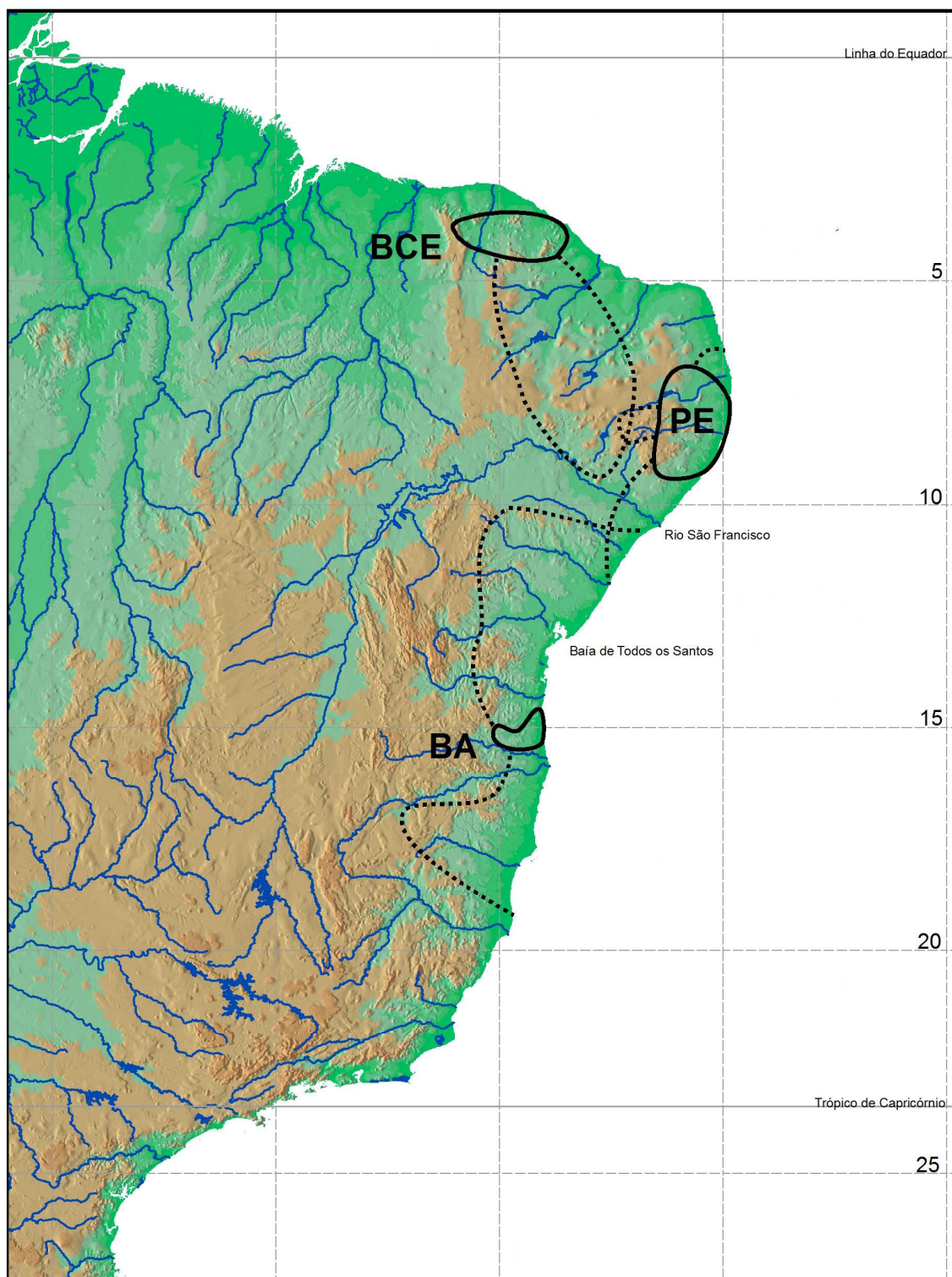


Figura 89. Áreas de endemismo da Mata Atlântica nordestina delimitadas com base no protocolo de delimitação aqui mostrado. Linhas completas: representam os Núcleos de Congruência (NC); linhas tracejadas: representam as Regiões Máximas de Endemismo (RME). BA = Bahia; BCE = Brejos Cearenses; PE = Pernambuco.

Anexo: ARTIGO SUBMETIDO PARA A JOURNAL OF
BIOGEOGRAPHY

ORIGINAL ARTICLE**A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distributions**

Marcio Bernardino DaSilva^{1*}

Ricardo Pinto-da-Rocha²

Adriano Medeiros DeSouza¹

1 Departamento de Sistemática e Ecologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza – UFPB, Cidade Universitária, João Pessoa, PB, Brazil

2 Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências – USP, Rua do Matão, travessa 14, 321, São Paulo, SP, Brazil

* correspondence author: 1940@uol.com.br

Short running head: A protocol and delimitation of Atlantic Forest AEs

ABSTRACT

Aim To present qualitative combined criteria and a grid-based protocol for delimiting Areas of Endemism (AEs) and recognize them for Brazilian Atlantic Rain Forest (ARF) using harvestmen distributions.

Location Coastal Atlantic Rain Forest (ARF) of Brazil.

Methods We used Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) and Endemicity Analysis (NDM) with four different grids—sizes of 0.5° and 0.25° and two origins (in NDM) with 0.2° of difference—with 778 records of distributional ranges for 123 species of harvestmen. We compiled and developed six qualitative combined criteria for AEs delimitation: 1) range congruence of at least two species; 2) inclusion of all analyzed species in three levels of endemism, delimiting Congruence Cores and Maximum Regions of Endemism; and widespread; 3) distinction between general congruence and specific endemism; 4) mutually exclusive areas; 5) species out of delimited AEs can indicate another AE; 6) independent evidence as geographical characters. We also present a protocol to objectively delimit AEs.

Results Twelve AEs were delimited for the ARF. Numerical methods here used show high congruence among ranges of restricted species of harvestmen. Results of grid-based numerical methods were contradictory and present artifacts, thus they were cleared based on an objective protocol. Our AEs are the most detailed regionalization of ARF ever done, but they do corroborate the main divisions reported in the literature. The delimitation of AEs into Congruence Cores and Maximum Regions of Endemism defines objectively their limits and shows the complex history of diversification.

Main Conclusions Congruence patterns found by grid-based numerical methods should not be considered in a strict way. In delimiting AEs, one should evaluate qualitative characteristics of related biological groups and abiotic factors.

In ARF, mountain slopes are the main components of endemism, and large river valleys are the main divisions. Neogenic forest refuges, marine transgressions and tectonic activity seem to have been the main features and events that isolated AEs. Our results indicate historical event in the evolution of this biome that influenced several taxa in different degrees. Nonetheless, AEs here proposed are more likely to apply to taxa closely associated to moist forest.

Keywords Arthropoda, Opiliones, Gonyleptidae, Latitudinal gradient, Parsimony Analysis of Endemicity, eNDeMism, tropical rain forest, vicariance, diversification.

INTRODUCTION

Searching for patterns of distribution, areas of endemism (AEs), and biogeographical classifications in regions or provinces are important aims of biogeography. AEs are hypotheses of natural geographical unity related to (and defined by) taxa restricted to them (Crother & Murray, 2011), caused by isolation and a common spatial origin of its biota (Cracraft, 1985, Harold & Mooi, 1994, Linder, 2001; Morrone, 2001b). They are hypotheses based on spatial congruence among restricted species ranges (Nelson & Platnick, 1981; Cracraft, 1985; Platnick, 1991, Morrone, 1994, Linder, 2001, Szumik *et al.*, 2002, Carine *et al.*, 2009), and they are (or should be, actually) the basic units of any historical biogeographic study (Cracraft, 1985; Morrone & Crisci, 1995; Crother & Murray, 2011). As hypotheses, AE can be refuted by new

distributional data, by additional taxa, or by historical reconstructions of the processes that determined the disjunctions which created the AEs (Harold & Mooi, 1994; Morrone, 2001b).

Platnick (1991) and Morrone (1994) used the congruence of ranges for two or more species as a main criterion for delimiting AEs. Full concordance of these ranges was not necessary, but ‘(...) *relatively extensive sympatry is a prerequisite* (...)’ (Platnick, 1991). However, real species ranges show much more complex patterns and make the application of this criterion a hard task, since there is always incongruence in more detailed scales of observation (Cracraft, 1985). Thus, delimiting AEs is a complex task. If two species ranges overlap partially, one might delimit three AEs – one is the overlapping portion and the other two are the individual portions of each species (Axelius, 1991; Crother & Murray, 2011). On the other hand, one might include in a same AE not only two partially sympatric species, but also two species without any overlap in their ranges (Harold & Mooi, 1994). This approach is a more interpretative and less strict to delimit AEs and needs additional evidence from new taxa, the sister-relationships of species in adjacent AEs, or the geological/physiographical unity of the area (Harold & Mooi, 1994), working as a method of reciprocal corroboration among different sources of evidence. In addition, the geographical limits of geological, topographical or ecological partitions, *e.g.*, types of vegetation, have been used as evidence for delimitation of AEs when there is a lack of knowledge about the overlapping of endemic species ranges (*e.g.*, Cracraft, 1985; Riddle, 1998).

Many methods have been proposed and programs written to delimit AEs, however most of them have had little application in real data (*e.g.*, Szumik & Goloboff, 2004; Hausdorf & Hennig, 2005; dos Santos *et al.*, 2008). Indeed, despite the great

importance of AEs in historical biogeography, little has been discussed about concepts and criteria of their delimitation (Crother & Murray, 2011).

The Brazilian Atlantic Rain Forest (ARF) is one of the most endangered biomes in the world, with 11–16% of its remaining today, of which 40% is composed of small fragments and secondary forests (Ribeiro *et al.*, 2009). It is a megadiverse biome, even compared to Amazonia, and its endemism level is very high, with more than 50% of plant and animal endemic species (Costa *et al.*, 2000, Mittermeier *et al.*, 2005, Murray-Smith *et al.*, 2009), and 97.5% of its harvestmen (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005) species. Appropriately, it is also recognized as one of 34 hotspots for conservation in the world (Mittermeier *et al.*, 2005). The biome is characterized by a great latitudinal variation, extending from warm tropical 6° S to subtropical 30° S. It is also characterized by a mosaic of physiognomies, marked by a distinct distance from the coast and its influences, a gradient from ecosystems maintained by high humidity and year-round rain to the semi-deciduous forest of the interior, and altitudinal difference, from coastal plain to mountain forest (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Despite its importance, there are few studies focusing in the biogeographical history of ARF. Exceptions include phylogeographical works (*e.g.*, Grazziotin *et al.*, 2006, Martins *et al.*, 2009, Thomé *et al.*, 2010), and studies aiming at regionalization or subdivision of ARF, as provinces and areas of endemism (AE), often made without discriminating AEs from purely ecological divisions (*e.g.*, Silva & Casteleti, 2005).

Müller (1973), based on vertebrate distributions, Prance (1982) using wood plants, Soderstrom *et al.* (1988) with bamboos, Amorim & Pires (1996) using some primates and insects, Costa *et al.* (2000) using rodents, marsupials and primates, and several works based on birds distribution (*e.g.*: Cracraft, 1985; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004) divided ARF in two to six AEs. None of these studies

presented details about the methods of delimitation of their AEs proposals or used appropriate methods (as inadequate grid-size), even though all of them used the basic concept of congruence of restricted species ranges of studied groups.

Morrone (2001a) made the first effort for a standardized biogeographical classification in several levels of endemism for Latin America using many biological groups. In this classification, ARF is inserted in the Paranaense sub-region and divided in three provinces coincident with main physiognomies of the biome: *Brazilian Atlantic Forest*—the coastal lowland and seaside slopes of mountain ranges forest from Rio Grande do Norte to Santa Catarina states; *Parana Forest*—the interior semideciduous forest and parts of the Paraná River Basin; and *Araucaria angustifolia Forest*—the plateau of mixed forest in Paraná and Santa Catarina states. However, the other area delimitation studies showed more restricted or discordant patterns of endemism for ARF (Supporting Information).

Three AEs of most studies (Supporting Information) are included in the province *Brazilian Atlantic Forest* by Morrone (2001a): an AE with core in Pernambuco state, one with core in southern Bahia state, and one related to Serra do Mar mountain range. A fourth area is related to interior *Araucaria* mixed forest, which may include region around Paraná River basin. However, even when biogeographical divisions for ARF coincide in AEs, as with some of the ones described above, their boundaries are quite different.

Harvestmen species living in ARF have endemism patterns much more restricted than previous studies (Pinto-da-Rocha, 2002, Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005, DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011). Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) recognized 11 AEs, nine of them nested within the *Brazilian Atlantic Forest* of Morrone (2001a) and two of them, *Serra do Espinhaço* and *Serra da Mantiqueira*, placed in interior plateau. The high level of

endemism of harvestmen is related with some biological characteristics of the taxon, such as low vagility and hygrophily (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005). Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) delimited these areas based on congruence of at least three endemic species, but they did not show any other criterion used to find AEs.

The aim of this article is to propose a protocol using grid-based methods evaluated by qualitative combined criteria for the delimitation of Areas of Endemism (AEs), so contributing with discussion of their concept, using distribution of harvestmen species of ARF as a model.

MATERIAL AND METHODS

Species and Records (Fig. 1)

We used 773 occurrences of 123 species endemic to ARF of the following reviewed groups: gonyleptids in the subfamilies Caelopyginae (Pinto-da-Rocha, 2002), Goniosomatinae (DaSilva & Gnaspini, 2009), Heteropachylinae (Mendes, 2011), Bourguiiinae (Yamaguti & Pinto-da-Rocha, 2009), Hernandariinae (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2010), Progonyleptoidellinae (Pinto-da-Rocha, in prep.; Kury, 2003), and Sodreaninae (Pinto-da-Rocha & Bragagnolo, 2011); Stygnidae *Pickeliana* (Hara & Pinto-da-Rocha, 2010); Escadabiidae; Zalmoxidae; and Kimulidae (Appendix 1). ARF harvestmen of three latter families have been studied by A. P. Gonzáles and A. B. Kury (pers. com.). Taxa with single collections (19 spp.) were not included in the analysis. Two species were excluded because they do not overlap with any other species: *Pseudopucrolia rugosa* and *Hernandaria scabricula*. Moreover, we included five undescribed species discovered by us.

Localities were compiled and reviewed from the literature and collection labels from Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Museu Nacional do Rio de Janeiro and Instituto Butantan and collections conducted by authors in 41 localities.

Numerical methods

We used a map divided into cells in order to use two numerical methods. For Parsimony Analysis of Endemicity (PAE), the cells are terminals (Morrone, 1994), and we analyzed our matrix with Nona 2.0 (Goloboff, 1999) and the interface Winclada 0.9.9 (Nixon, 1999). For the Endemicity Analysis method described by Szumik & Goloboff (2004), we used NDM/VNDM (Goloboff, 2005). We used two cell sizes to evaluate the bias of the method in delimiting the areas: 0.5° and 0.25°, and with two different origins, forming grids with a range from 6° to 30°30'S and from 34°30' to 55°30'W, and 6°12' to 30°42'S and from 34°42' to 55°42'W (only to NDM; fig. 1)—forward named 0'-origin and 12'-origin grids, respectively.

The results of the PAE analysis are sets of cells formed by strict congruences of at least two species ranges. NDM relaxes this restriction, giving scores for sets according to the fit of species ranges to them. Therefore, a set is considered as an AE if it has a score of two, which means that two species are perfectly congruent to the set, as in the PAE. However, in NDM, three or more species not perfectly congruent can result in an AE if they score two or more. We used the default factor $F=0.5$ (Szumik & Goloboff, 2004). We also used neither “assumed presences” nor “edge proportion” (Goloboff, 2005), aiming to use only the raw data, with fewer assumptions about the distributions of species. In the same reasoning, records on cell borders were used in only one cell per matrix, avoiding giving two cells to one record. In these cases, we assigned the record to the cell that had records of other species or the cell closest to the

next nearest record of the species, and if neither criterion was met, we chose the cell with more records from other species.

Qualitative Combined Criteria for delimitation of areas of endemism (AEs)

We also used six qualitative criteria to evaluate patterns of endemism of harvestmen (Fig. 2). They were compiled from literature or created based on data of present work. They need a dynamic evaluation because actual distributions of species are complex, and they should be implemented in a combined way, since they require a variety of biotic and abiotic evidence. Below, we list the six criteria (A-E) for delimiting AEs with corresponding references (or without them, in cases of newly proposed ones).

A) Congruence of at least two species ranges (Platnick, 1991; Morrone, 1994; Linder, 2001; Szumik *et al.*, 2002; Carine *et al.*, 2009), named from now on as a “Congruence Core.” A considerable overlapping of ranges of two species is sufficient to delimit an area of endemism. A complete overlapping is not necessary, since this is not common in nature. This sympatry is found by numerical methods, such as PAE or NDM.

B) Maximum Region of Endemism. AEs are recognized by congruent species distributions, which need to be objectively recognized and classified in relation to its fit to the AE to delimit it. The main criterion presented above delimits a Congruence Core (CC) to the AE, but other species ranges often overlap only partially with the congruent ones. This can be caused by lack of knowledge about ranges, ecological constraints, differential range expansion after isolation, *etc.* Partially overlapping species may be of two kinds: species that occur in other CCs, which are considered widespread, and species occurring in only one CC and outside it but never inside the limits of another

CC. Latter species often have larger ranges than species restricted to a single CC (*e.g.*, *Progonyleptoidellus striatus*, *Cadeadoius niger*, and *Serracutisoma molle*). This larger area delimited by endemic species is herein called a “Maximum Region of Endemism” (MRE). The fact that species have unique ranges out of the CC does not offer any evidence of a general pattern of congruence to that region out of the CC. These unique distributions may be evidence of, say, large expansion by individual dispersion (Hausdorf, 2002). Changes in individual distributions after the event isolating the AE, such as expansions or population extinctions, can create the patterns of partial sympatry. On the other hand, these regions between the CCs might indicate the need for additional sampling. Thus, these regions can be good sources of falsifiability of an AE hypothesis.

C) General congruence of widespread species ranges is not a criterion for delimitation of area of endemism; only congruence of small ranges is evidence of an AE. Deo & DeSalle (2006) proposed indexes to separate endemism patterns from wider congruence patterns. Qualitatively, we can find widespread species, as above defined, when they are occurring in more than one CC. Thus, a congruence pattern including two or more smaller patterns should not be defined as an AE. Those “wider patterns” have been used to delimit provinces or biogeographical regions (*e.g.*, Morrone, 2001a) or as source to infer relationship of AEs (see, for example, PAE or CADE by Porzecanski & Cracraft, 2005). However, this inference could only be made if the isolating event creating the AEs failed to cause speciation in those widespread species (Santos, 2005).

D) AEs must be mutually exclusive (Linder, 2001; Crother & Murray, 2011). As hypotheses of isolated evolution of a biota, AEs cannot be delimited in an ambiguous or contradictory way, *i.e.*, two AEs must not overlap each other or not be diagnosable by a same endemic species (Moline & Linder, 2006; Carine *et al.*, 2009). Even when ranges

partially overlap, as discussed above, the endemism patterns that form CCs must not overlap. Incongruent or disputed CCs may be resolved by their fusion into one AE.

E) AEs can be recognized even when there is not enough congruence among species ranges, but endemic species (outside any CC) are nearly distributed. Thus, in an analysis, one can find species not occurring in any one CC but presenting some degree of overlap among them. Even with little or no overlap, close proximity among them may help delimit an AE to explain their geographical origin. If those species have their sister species in adjacent AEs, we have one more piece of evidence to the delimitation. This weak pattern is different of species ranges with little or no overlap (*e.g.*, *Hernandaria scabricula* and *Pseudopucroliia rugosa*, excluded from analyses). These species occur in the extremes of our data set distribution, and cannot indicate any pattern of congruence.

F) Independent geographical evidence (Harold & Mooi, 1994; Riddle, 1998; Crother & Murray, 2011). As a hypothesis of historical unity, we can use evidence other than species distributions, such as topographical or physiognomical. For example, species endemic to the same topographical feature can delimit an AE, even if they do not overlap. If there are two endemic species in this area and no other endemic species occur there, it is described in criterion E, we have another evidence to this hypothesis of delimitation (as in *Serra da Mantiqueira* AE).

Protocol for delimitation of areas of endemism — relating numerical methods to the Qualitative Combined Criteria

1) For delimitation using grid-based numerical methods, different grid sizes should be tested (Morrone & Escalante 2002; Deo & DeSalle 2006). It was very

important to use different grid sizes in this study due to the difference in AE size between southern and northern ARF. Different grid origins helped by reducing the bias of grid position caused by considering presence of records in a set or other.

2) In NDM analysis, use consensus option. We used a strict consensus (Szumik *et al*, 2006) with a minimum number of shared species, *i.e.*, any species found in different cell sets were united in consensus (we used 5% of similarity in species). This is conceptually based on Criterion D cited above, which states that AEs must be mutually exclusive.

3) Start the delimitation with the results of the grid with smaller cells (from PAE or NDM), which represent the Congruence Cores of areas. If we had more grid sizes, we would proceed in the same way, from more detailed to less detailed grids. The grid with larger cells results in 1) areas not found when using smaller cells, 2) sums of sets of smaller cells (see criterion C), 3) contradictions with the sets of smaller cells, or 4) artifacts caused by cells covering different AEs (see Discussion). Then, we considered the results of smaller cells in three latter cases, and we delimited new areas in former case.

4) Once we had the Congruence Cores of AEs, the next step is to classify all the analyzed species in three levels of endemism (criterion B): 1) species restricted to CCs, indicated by numerical methods ; 2) species occurring in only one CC, but without sufficiently congruent distributions (thus not detected by numerical methods), forming a “Maximum Region of Endemism” (MRE); and 3) species distributed in more than one CC, or widespread.

5) Species not included in any of the three levels cited above, *i.e.*, not occurring in any CC, should be classified in the following two types: species not overlapping any other (those were herein removed from the analyses), or overlapping other species, but

without sufficient congruence to delimit a CC. In latter case, if there are two or more endemic species in same condition and living in a same geographic unity, a new area of endemism could be delimited, needing more records or evidences to corroborate it (criteria E and F).

RESULTS

Results of numerical analyses – PAE and NDM

PAE

The PAE analysis resulted in the maximum number of trees allowed by the user (1000) in both matrices (0.25° and 0.5° cells) (consensus tree, fig. in Appendix). Cells possessing only exclusive species, *i.e.*, autapomorphies in the trees, have an equal cost for any placement relative to each other, which greatly increases the number of possible trees and probably was the cause of our recovering the maximum. On the other hand, cells with endemism patterns, which are much fewer number, displayed consistent relationships in all trees.

With the 0.5°-cells, PAE resulted in eight sets of cells with two or more exclusive species (Fig. 3A). One of those sets is nested in a larger set, ((a23-33,a24-33)a21-34) (fig. in Appendix, sets 3-5). This could be considered two AEs, cell a21-34 separated from other two cells, or only one AE with all three cells.

With the 0.25°-cells, PAE resulted in only three sets with more than one exclusive species (Figs. 4B). One of them is also nested in another: (a50-67,a49-67(a48-67,a47-67)).

NDM/VNDM

NDM/VNDM resulted in 23 and 17 sets, using 0.5°, with 0'-origin and 12'-origin grids, respectively; the more detailed grid (0.25°) resulted in 11 and 12 sets. The consensus of each treatment resulted in 11 and nine sets using 0.5°-cells with grid origins (Fig. 3C & 3D), and eight and seven sets using 0.25°-cells (Fig. 3E & 3F).

Some consensus sets overlap each other, more often with the analyses of 0.5°-cells (sets 15-19 and 22 overlap 21 and 23 in 0'-origin grid, fig. 3C, and sets 26-30 overlap 31-32 in 12'-origin grid, fig. 3D). Analyses using 0.25°-cells presented one pair of overlapping consensus sets (34 and 35, fig. 3E) and an overlapping group of three sets (34, 36 and 37, fig. 3E), both with a 0'-origin grid. With the 12'-origin grid, we recovered one overlapping set (set 43 with 42 and 44, fig. 3F). All other consensus sets were disjunct, and thus can be considered putative AEs.

Combining and interpreting results (details in Supporting Information)

Following the protocol described above, we checked the results observing more detailed grid analyses (0.25°). Then, we delimited six putative CCs, based on the analysis of the 0.25°-cell grids with an 12'-origin grid, the results of the consensus from the NDM analysis (sets 41-42 and 45-48; fig. 3F), and set 44 with a single cell, which was manually found, since NDM only finds sets with two or more cells. Sets from the 0'-origin grid are similar, but more overlapping. Based on criterion D, we considered only scenarios with disjunct sets, as presented in the former analysis. In the cases of disputed sets, we considered the smaller set, as indicated by criterion C, about different

levels of congruence (e.g., set 44 and 45 is preferred despite of set 36, fig. 3E & 3F). PAE resulted in three sets congruent with three sets from NDM (sets 10-12, fig. 3B).

We then searched the less detailed grid (0.5°) for sets different from those already indicated above. In 0'-origin grid analysis, we delimited two new CCs in NDM (13 and 20), one of them also being found by PAE (set 7; Figs. 3A). In 12'-origin grid analysis, we found an additional different set (set 25, fig. 3D). PAE found the same set (set 1, fig. 3A). The other set found in 12'-origin grid analysis is similar to one of 0'-origin grid analysis (set 24=13, fig. 3C-D). PAE found one set with a single cell, not found by NDM (set 4, fig. 3A), because of it only finds sets with two or more cells.

All the numerical analyses combined recover 10 AEs for harvestmen in the ARF (Fig. 4), based on the CCs delimited by range congruences.

Following step 4 of the protocol above, we classified all species in restricted of 10 CCs and delimiting MREs based on species occurring in only one CC, but not restricted to it. Below, we list the AEs based on the CCs, steps 4 and 5 of our qualitative combined criteria protocol.

The list below and figure 4 use the same AEs names of Pinto-da-Rocha *et al.* (2005) and DaSilva & Pinto-da-Rocha (2011). Lastly, we present two other putative AEs which were not found in the present numerical analyses, but can be indicated and discussed following some of the Combined Criteria (fig. 4).

Areas of endemism of ARF, based on harvestmen species ranges

The AEs here proposed are delimited on the map in figure 4 where is also presented their corroboration in numerical methods. They are described based on International Code of Area Nomenclature (Ebach *et al.*, 2008). Some numbers of AEs

are given in table 2 and their diagnoses are given in Supporting Information. We also mention other taxa used to establish the AEs by other authors and its synonymies (“Syn.”)

Province: *Brazilian Atlantic Forest* Morrone 2001

- Pernambuco (*PE*)

Author: Müller, 1973

Type-locality: Jaqueira, Pernambuco (Reserva Particular de Patrimônio Natural Frei Caneca) – 8.68° S 35.85° W

Putative barriers: limits of ARF in the North and in the West, Baía de Todos os Santos in the south.

Taxa: several vertebrate taxa and woody plants (Müller, 1973; Prance, 1982; Costa *et al.*, 2000; Birdlife International, 2003; Silva *et al.*, 2004)

Syn.: Center of Endemism of Pernambuco (Silva & Castelleti, 2005).

- Bahia (*BA*)

Author: Müller, 1973

Type-locality: Una, Bahia (Reserva Biológica de Una) – 15.17° S 39.5° W

Putative barriers: Baía de Todos os Santos in the North, Doce river in the South, limits of ARF in the west.

Taxa: vertebrate and plants (Müller, 1973; Prance, 1982; Soderstrom *et al.*, 1988; Silva *et al.*, 2004).

•Espírito Santo (*ES*) **nova**

Type-locality: Santa Teresa, Espírito Santo (Reserva Biológica Augusto Ruschi)

– 19.89° S 40.55° W

Putative barriers: Doce river in the North, Paraíba do Sul river valley in the South.

Taxa: primates (Amorim & Pires 1996).

Syn.: “NRJ” (part; Amorim & Pires 1996).

Subprovince *Paulista* Müller, 1973

• Serra dos Órgãos (*Org*) **nova**

Type-locality: Teresópolis, Rio de Janeiro (Parque Nacional do Parque dos Órgãos) – 22.45° S 43.03° W

Putative barrier: Paraíba do Sul river valley in the North and in the East.

• Serra da Bocaina (*Boc*) **nova**

Type-locality: São José do Barreiro, São Paulo (Parque Nacional da Serra da Bocaina, Rio Mambucaba, 1400m) – 22.76° S 44.52° W

Putative barriers: Paraíba do Sul river valley in the North and mountain grasslands in the South.

• São Paulo northern and Rio de Janeiro southern coast (*LSRJ*) **nova**

Type-locality: Ubatuba, São Paulo (Parque Nacional da Serra do Mar, Picinguaba) – 23.33° S 44.8° W

Putative barrier: summits of Serra do Mar mountains in the North.

- Serra do Mar de São Paulo (*SMSP*) **nova**

Type-locality: Santo André, São Paulo (Estação Biológica Alto da Serra, Paranapiacaba) – 23.77° S 46.6° W

- Southern São Paulo (*SSP*) **nova**

Type-locality: Iporanga (Parque Estadual Turístico Alto do Ribeira) – 24.54° S 48.63° W

Putative barrier: Ribeira do Iguape river in the South.

- Paraná (*PR*) **nova**

Type-locality: Marumbi (Parque Estadual Marumbi) – 25.43° S 48.92° W

Putative barrier: Ribeira do Iguape river in the North.

- Santa Catarina (*SC*) **nova**

Type-locality: Blumenau (Parque Nacional Serra do Itajaí) – 27.02° S 49.13° W

Putative barrier: limits of ARF in the South.

Below, two putative AEs are listed which are based mainly on some Qualitative Combined Criteria. Neither of them was found in numerical analyses.

- Serra da Mantiqueira (*Mnt*)

Four species were not recorded in any of above delimited AEs, but they are restricted to the southern portion of Serra da Mantiqueira mountain range. There is not enough congruence among their ranges to find an AE by numerical analysis, but three species (*Acutisoma hamatum*, *Mitogoniella taquara* and *Moreiranula moreirae*,) have overlapping ranges in the Itatiaia National Park. Because these Mantiqueira localities are not in another AE and are in a topographical unity, delimited by a barrier, we used evidence from criteria E and F for this putative AE delimitation.

Province *Parana Forest* Morrone, 2001

- Serra do Espinhaço (*SEsp*)

This putative AE is the only one completely covered by Montane Semi-deciduous Seasonal Forest, an interior and drier forest than that of other areas, and included in Province *Parana Forest* (Morrone, 2001a). The species that determine this AE delimitation show little range overlap, probably because of lack of collections in the region, and the AE was thus not found by numerical analyses. Five such species have only two collection records each. On the other hand, these species are restricted to a same region and do not occur in other AEs. More harvestmen fauna data from this region may throw light on the patterns of endemism, indicating if this AE actually contains more areas, or if it should be fused with another area, as with *Mnt*.

DISCUSSION

Evaluation of numerical methods and Combined Criteria

The grid: its position and the cells size

There has been little discussion in literature about the use of grids for delimiting areas of endemism, such as how their size and position contribute to the results. Morrone & Escalante (2002) discussed the implications of cells size in PAE and conclude that “synapomorphies” (*i.e.*, informative species for cells-sets) increase as much as cells size, same conclusion of Deo & Desalle (2006). In the present study, as in Morrone & Escalante (2002), PAE using 0.5°-cell grids recovers a higher topological resolution in the resulting cladogram and in the number of “synapomorphies” than PAE with 0.25°-cell grids. NDM found 23 and 17 sets, using 0.5°-cell grids, much more than the analysis that used a more detailed grid (0.25°-cell grids), which resulted in 11 and 12 sets (fig. 3 and Supporting Information).

Although the use of a less detailed grid results in more AEs, its cells can include two AEs (as found in present results) and important barriers between them, such as valleys and large rivers, or different topographical or eco-geographical units (Moline & Linder, 2006). In the present analysis, many endemism patterns were hidden inside 0.5°-cells, since these units are indivisible in this kind of analysis. Some examples of this particular type of methodological artifact are: the 20-34 and a21-34 cells of the 0°-origin grid include localities of coastal plain (*LSRJ*) and of plateau (*Boc*) and the 19-36 cell includes *SMSP* and *LSRJ*. Rather than an a priori assumption based on a previous proposal of delimitation, these cells include range limits of endemic species with allopatric distributions. In changing the origin of the grid, as the 0.2° displacement used in present work, these problems continue but in other geographical points. This can be

seen in the figure 4, which shows the sensitivity of the analysis: *BA*, *ES* and *SSP* were found only in one position of grid of NDM analyzed with 0.5°-cells.

The effect of cells size can be seen in the sensitivity boxes (Fig. 4): *PE*, *BA* and *SSP* were only found with 0.5°-cells, while *LSRJ* could only be found with the 0.25°-cells.

The use of different grids for this type of analysis is a more appropriate way for obtaining more complete results (Morrone & Escalante, 2002; Deo & Desalle, 2006; Casagrande *et al.*, 2009) than just one grid placed in program default origin. This happens because different grids can be sensitive for different collecting efforts or patterns in a same geographical region, and the whole study area can have different endemism levels in different regions. This is clear in present study, in which the northern region (*PE* and *BA*) has wider areas of endemism than the southern regions. Thus, in the protocol presented here we state that these different results caused by different grids have to be complementary to achieve a final delimitation.

Numerical analyses of congruence versus Combined Criteria

Numerical methods already proposed for delimiting AEs aim to search for congruence patterns among individual species ranges (Casagrande *et al.*, 2009). PAE demands a complete congruence in presence/absence of species in the sets of cells, while NDM uses numerical criteria to relax this congruence requirement. Thus, previous works have shown that the former finds less AEs than the latter method (e.g., Carine *et al.*, 2009; Escalante *et al.*, 2009; Casagrande *et al.*, 2012).

Besides of the problems related to the use of grid analyses, different numerical analyses seem to give biased results (see, e.g., Moline & Linder, 2006; Carine *et al.*,

2009) and neglect other characteristics of a given AE. As an historical hypothesis of biotic isolation, AE includes in its concept more than mere congruences among ranges (*e.g.*, Harold & Mooi, 1994; Crother & Murray, 2011). Thus, we listed six criteria to obtain the most likely AEs as the smallest natural, spatial-historical unit. The evidence for AEs should include, in addition to the range congruence, an evaluation of the relationships among individual distributions of all species involved in the analysis, including those with little or no congruence. Thus, Combined Criteria classify all species as endemic, in different levels, by congruence (or exclusion of that; see criterion E), or widespread. As numerical methods do not aim for this characterization, the non-congruent species do not have any utility for the delimitation of AEs (as in Giokas & Sfenthourakis, 2008), even though all species were historically affected to some degree by events that created the areas of endemism.

In delimiting CCs, species ranges can be restricted to it or have a wider range. The latter species can be present in only one or more CC. This simple criterion to classify them in three levels of endemism (criterion B) can define correctly the limits of AEs and resolve incongruence and patterns of partial sympatry, which can create doubts and problems about the identity of AEs defined by the congruence (Hausdorf, 2002; Carine *et al.*, 2009). Thus, in using criterion B, the general delimitation hypothesis achieves an explanatory power for all analyzed species (not only to endemic and congruent ones), something a numerical method cannot do.

The criteria of exclusivity of patterns (D and E) and independent geographic evidence (F) were applied for delimiting putative AEs *Mnt* and *SEsp* (and, to some degree, *Boc*). Their endemic species (four and five species, respectively) do not occur in any CC and live exclusively in each topographical unity with some overlap among each other, despite their non-congruent ranges.

It is a common result of NDM to find sets that include two or more areas of endemism, encompassed by one large area (Moline & Linder, 2006; Carine *et al.*, 2009; Casagrande *et al.*, 2012). This happens because NDM finds any pattern of congruence, including ones formed by widespread species. In the present work, those sets are 16, 17, 18 and 22, 27-29, 34 and 36 , and 43 (Figs. 3 C–F). Thus, it is important to use the consensus option (step 2 of protocol) in NDM. Furthermore, criterion D, which concerns mutual exclusivity among AEs, states that two AEs cannot overlap or sum in a lowest hierarchic level, since AEs are the result of geographical isolation. A hierarchy of levels of endemism has to be treated as a hypothesis of relationships of AEs and can be used in regionalization as provinces, regions and realms. This has been widely used for the inference of historical relationships (Porzecanski & Cracraft, 2005). Thus, this kind of result must be interpreted in a critical way, since such “wide congruences” can result from many biogeographical phenomena, such as dispersal after isolation or lack of response to some isolation events.

In conclusion, results of numerical methods should not be read directly as AEs. Such results are a guide for further analysis by objective criteria, as combined criteria, based on the concepts of AEs, eliminating unstable sets and noise in the results.

Areas of endemism of ARF for harvestmen

From 12 delimited AEs herein, only two were found, with similar boundaries, for other group of organisms: *PE* and *BA*. *ES* was found by only one other work (NRJ of Amorim & Pires, 1996). The other nine were “subdivisions” of the large central area of ARF, considered as a single AE by several previous works (e.g., *Serra do Mar*, see

Supporting Material), even though some barriers inside that were cited in literature (see below).

Some characteristics of harvestmen in ARF probably helped them reach such high isolation and diversification levels, such as hygrophily and (due to a proclivity to dehydrate) and low dispersal abilities in open vegetation (Santos, 2007). These characteristics restrict harvestmen to very humid habitats, which are most likely found in more mature and less anthropically disturbed forests (Bragagnolo *et al.*, 2007). Some works have shown high phylopatry of harvestmen in ARF (Gnaspini, 1996; Machado *et al.*, 2000; Willemart & Gnaspini, 2004; Mestre & Pinto-da-Rocha, 2004). Thus, any event separating forest areas, such as tectonic events, rivers, glaciation or vegetation changes can affect harvestmen fauna.

Main events that created AEs

In the present work, three kinds of possible barriers can be found between AEs (Fig. 4): large rivers reaching Atlantic Ocean, as São Francisco (*PE x BA*), Doce (*BA x ES*), Paraíba do Sul (*ES x Org*; *Boc x Mnt*, *Org x SEsp*) and Ribeira do Iguape (*PR x SSP*); the tops of mountain ranges (*LSRJ x Boc*); and interruption of forestal physiognomy, as around Paraíba do Sul river, where there is xeromorphic vegetation (Joly *et al.*, 1999; *ES x Org*) and around São Francisco river, where Cerrado reaches the coast (IBGE, 1983a; *PE x BA*).

In the remaining AE boundaries, there are no clear barriers (*PR x SC*; *SSP x SMSP*; *SMSP x LSRJ*; *LSRJ x Org*; *Mnt x SEsp*), which suggests we should look for past events that separated them.

The Doce river as a barrier has been found in many previous studies, such as historical biogeographic works (Amorim & Pires, 1996; Silva *et al.*, 2012), phylogeography works (Pellegrino *et al.*, 2005; Cabanne *et al.*, 2007, Thomé *et al.*, 2010, D'Horta *et al.*, 2011), and as separation of AEs (Müller, 1973; Prance, 1982a; Silva *et al.*, 2004; Goldani *et al.*, 2006). Paraíba do Sul was recognized by Amorim & Pires (1996) and Pellegrino *et al.* (2005). Large rivers are logical barriers, but two types of past events can be related to those separations: marine transgressions and tectonic activities that created river valleys. The former is related with Neogenic climatic fluctuations, in interglacial periods, with records of transgressions in Brazil at least since early Pleistocene, reaching 20 metres above the present sea level (Suguio *et al.*, 2005). As those rivers drained in wide valleys, with lacustrine systems and marine sedimentation found hundreds of kilometres away from the coast, transgressions should have greatly affected forestal biota. In the Paraíba do Sul and São Francisco valleys, transgressions could have influenced the open vegetation which previous forested areas. Tectonic activities occurred in those rifts since the Oligocene for the Paraíba do Sul River and recorded since Quaternary at least for the Doce River (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005).

The wide valley of the São Francisco river is covered by Cerrado vegetation near the coast, which reaches southwardly until Baía de Todos os Santos bay (Salvador, Bahia) (IBGE, 1983a). In our results, MRE of *PE* reaches this bay, which reduces the importance of the river as a barrier and increases the importance of the physiognomy transition. Baía de Todos os Santos bay and the Paraguaçu river that flows into it was found as a biotic division (Müller, 1973; Amorim & Pires, 1996; Pellegrino *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2012).

Between *LSRJ* and *Boc*, the top of the front scarpe of the plateau of Serra da Bocaina has an open vegetation known as “rocky fields”, which separates the slope forest from a plateau forest. Here the topography is directly responsible for the isolation, but in other AE limits, there are indirect suggestions of mountainous terrain in differentiation of forest biota.

The origins of mountain ranges east of the Brazilian Plataform are related to tectonic activity that started in the Palaeocene, which uplifted the continental platform adjacent to the Santos basin, covered by the sea (Almeida & Carneiro, 1998). Similar movements occurred through whole Cenozoic and formed the “Continental Rifts System of Serra do Mar,” which caused the parallel faults of the mountain ranges and opened mainly the Rio Paraíba do Sul valley, a fundamental weakness zone (Saadi *et al.*, 2005). The same process formed the present rough terrain, forming mountain ranges, valleys and sedimentary basins, especially after differential erosion during the Quaternary (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005). The main fault, the Paraíba do Sul valley, separated Serra da Mantiqueira from Serra do Mar, and Serra da Bocaina and Serra dos Órgãos mountain ranges. Other evidence of tectonism are tectonic basins, such as Guanabara Bay, Angra dos Reis Bay, the Curitiba basin and the São Paulo basin (Almeida & Carneiro, 1998; Saadi *et al.*, 2005), or even Baía de Todos os Santos Bay.

These tectonic events could have affected the forest biota during catastrophic events of uplift, separating some AEs, or after, such as between *LSRJ* x *Boc*, already cited above. This rough terrain today causes a reduction of forest on top of mountain ranges and on wide valleys, where there is less orographic rain, as in the Paraíba do Sul and São Francisco rivers. Orographic rain maintains the very moist forest on the slopes to the sea, up to 4000 mm per year. Thus, the Paraíba do Sul valley is mostly in the rain

shadow of Serra dos Órgãos and Serra da Bocaina (Pinto-da-Rocha *et al.*, 2005), which should have separated those AEs biotas.

If the present terrain is responsible for different physiognomies and the interruption of present-day forests, past climatic fluctuations during the Neogene obviously affected species ranges. Many pieces of geological, geomorphological, palaeoclimatological and biogeographical evidence point to climatic fluctuations, with moist and warm periods alternating with dry and cold periods which affected tropical South America (*e.g.*, Bigarella & Andrade-Lima, 1982; Haffer, 1987; Saia *et al.*, 2008). Palaeopalynological works have provided evidence for climate fluctuations in the Neotropical region (Van der Hammen, 1974; Salgado-Laboriau *et al.*, 1998; Ledru *et al.*, 2005), showing landscape changes, with reduction of forested areas, and the expansion of savannahs during dry and cold periods. Despite several critiques of the so called “Refuge Model” to explain the high diversity of Amazonia (*e. g.*, Amorim, 1991; Colinvaux *et al.*, 2000), the hypothesis of the reduction of forest physiognomies during drier periods is highly corroborated. Carnaval & Moritz (2008) inferred the locations of refuges during the Last Glacial Maximum (LGM, 21 Ma) based on distribution modelling of the ARF biome, showing at least two large refuges congruent with the present *PE* and *BA* AEs. Authors state that other refuges could likely be found in the southern region, but their model was not sufficiently sensitive to find them, mainly due to the rough terrain of that region. Thomé *et al.* (2010) modelled the distribution of *Rhinella* spp. (Anura) in biome at LGM and found *PE* refuge and some other in southeastern region (larger than present AEs). Some phylogeography works have also shown Late Pleistocene demographic expansions congruent with a refuge model to ARF (Martins *et al.*, 2009, Carnaval *et al.*, 2009, Thomé *et al.*, 2010, D’Horta *et al.*, 2011). These recent expansions resulted in MRE, which is formed by harvestmen species

ranges that surpass the limits of CC (see discussion below). Another important issue is that climatic fluctuations should have generated more complex AEs in South America, with asymmetry and asynchrony in these changes, as evidence of moist and cold periods in some areas, as in northeastern region (Oliveira *et al.*, 1999).

ARF refuges should be located in mountain ranges slopes that seem to have better conditions to maintain forests due to orographic rains (Haffer, 1987). Regions of wide valleys, regions with marine sediments, top of mountains, regions of rain shadow, as today, should likely have had a reduction of forest. Thus, most of our AE limits (*PR* x *SC*; *SSP* x *SMSP*; *SMSP* x *LSRJ*; *LSRJ* x *Org*; *Mnt* x *SEsp*) could be related to sites of forest reduction, since the CCs of these AEs is on slopes of mountain ranges.

An integrated explanation is needed to address the forms of diversification of ARF biota or any continental biota. The role of tectonism in the Tertiary period in separating species still works millions of years later in the rough geomorphology of ARF. Tectonism opened valleys which subsequently had marine transgressions and where forest may have been reduced in drier periods. The uplift of mountains still works in separate ranges by the rivers and keeps very moist slopes where orographic rains maintain a more developed forest, even during glacial periods. We have used phylogenetic data of harvestmen to relate historically these AEs (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011; detailed data not published yet). Results of cladistic biogeographical analyses point to the main divisions (oldest for the subfamily level) at the Doce river and near south of São Paulo state and secondary ones at Paraíba do Sul river and Baía de Todos os Santos bay. The divisions of southern São Paulo were not recognized by any particular event and are not directly related to the Ribeira do Iguape river, since *SSP*, *PR* and *SC* compose a same historical block, but it was also found by phylogeographical (Grazziotin *et al.*, 2006; Batalha-Filho *et al.*, 2011) and

panbiogeographical (Silva *et al.*, 2012) works. There is evidence of tectonic events in this region since the Tertiary opening of the valley that changed the structure of the Serra do Mar range, forming a more interior Paranapiacaba and southern Itatins mountain ranges (Suguio *et al.*, 2005).

There is no dating for the different taxa of harvestmen of ARF, but we can speculate that the last speciation events would be too recent to be directly related to tectonic events that uplifted the mountains. Thus, probably the oldest speciations can be related to tectonic events or marine transgressions in valleys, and the more recent divisions with Neogenic refuges. An important result of phylogenetic relationships of areas (DaSilva & Pinto-da-Rocha, 2011) is the discovery of occurrence of reiterative barriers (D.S. Amorim pers. comm.), as refuges or marine transgressions, in shaping present harvestmen diversification.

Congruence Cores, Maximum Regions of Endemism and transition zones

The definition of the limits of AEs is a hard task because species ranges are always partially sympatric, which can give rise to many methodological or biological interpretations (Hausdorf, 2002). Combined Criteria resolves this problem characterizing AEs with CCs and MREs (criterion B, fig. 2). CC is the core of the AE hypothesis, where congruence can be objectively demonstrated, thus species restricted to them have their distribution explained by a common origin of the AE.

MREs can be interpreted as hypotheses of individual events, *e.g.*, dispersal, in an ontological interpretation, or as an indicator of ways to falsify AE delimitations, in a methodological interpretation. MREs have an important implication related to gradient of environmental changes between AEs, or transition zones. Transition zones have been

recognized in quantitative studies of community substitution in Ecological Biogeography (*e.g.*, Williams *et al.*, 1999). Explanations about environmental changes between AEs or biogeographical regions need to evaluate a pattern of gradual substitution of species. In an extreme view, the gradual substitution of species in a region—such as latitudinal, altitudinal, or coastal-interior gradients of ARF—is an alternative explanation of distributional patterns to the AE framework, seen as an artificial biogeographical classification (Riddle, 1998; Crother & Murray, 2011).

CCs of *SMSP* x *SSP* and *SMSP* (fig. 4) x *LSRJ*, for example, are far from each other, but there are no large gaps of records or different vegetational physiognomies between them in MREs (fig. 4). These harbour several widespread species and some with much more restrict range limits. Thus, transition zones like that can harbour a high faunistic complexity, marked by a high richness of species from different origins, created by historical and ecological changes that combine biotic elements (Morrone, 2006). Thus, it can be hypothesized that there has been a recent dispersal of that species in this region, by expansion ranges from CCs, as expected in a refuge model of diversification of ARF. Although this model could explain the patterns of transition of AEs, as presented above, we prefer to be careful about this explanation, since MREs are recognized by individual ranges of a few species and are influenced by methodological artifacts, as discussed below. A transition zone in a more phytophysiological sense can be found between *PE* and *BA*, for example, where there is a present reduction of forests around São Francisco river south until Baía de Todos os Santos and Cerrado vegetation (savannah) reaches the coast (IBGE, 1983a). There spreads two wide MREs with a current environmental difference from forests of CCs where most endemic species cannot live. On the other hand, the abrupt transition of *PR* x *SC* (Fig. 4) does not present a barrier, and their CCs are almost parapatrid, which is a surprising pattern.

This fact corroborates a natural/ontological aspect of AEs and their CCs and MREs, since one could expect a gradual substitution of species in the latitudinal or coast-inland gradients of ARF. In this case, it would be expected a same pattern of large MREs and small CCs in all extension of the gradient.

In a methodological explanation, the MREs can be regions that lack sufficient data, which prevent recognizing congruence. With more records, an extension of the CC or a new AE could be found. For example, *PR* has an MRE northward to the Ribeira do Iguape river (Fig. 4), and *Cadeadoius niger* spreads from this CC to part of the MRE, while *Serracutisoma* sp. occurs in the MRE but not in the CC. This discordant pattern could indicate a new AE for this region, needing one more endemic species between *PR* and Ribeira do Iguape river to corroborate a new division. The same interpretation can be applied to other here proposed AEs. MREs can also indicate a possible fusion of AEs. The weak congruence among endemic species of *Mnt*, for example, can be the result of a general pattern of endemism lumping it with to *SEsp*. This would explain why both MREs overlap with each other in their present delimitation (fig. 4). This hypothesis needs more data to be tested.

In this way, a likely criticism to the AEs framework of range patterns is that range congruences could be caused by an artifact, that is, CCs would occur in more heavily sampled locations, creating false patterns of congruence. We can compare our data to those of Pinto-da-Rocha *et al.* (2005), which included 26 well-sampled locations in southern and southeastern regions of ARF. Eight of those localities present high richness and are delimited as MREs in present work. Four of this 26 localities have Cerrado or Semideciduous vegetation and, despite harbouring some of the same species here analyzed, do not delimit any AE. That is, they harbour only widespread species

living from the coast to very far inland (*e.g.*, *Acrogonyleptes spinifrons*, *Acutisoma longipes*).

FINAL REMARKS

If there is a difference in the levels of endemism for harvestmen and most other organisms of ARF, can the AEs proposed here be extrapolated to other taxonomic group? Because harvestmen have diversified more than most other organism and maintained their distributions for longer periods of time due to lower dispersal capability, one could state that our conclusions may not be generalizable. The present AEs are marks of vicariance events in the ARF which should have affected differently the taxa that inhabit it. These events caused many speciations in harvestmen, while in other groups they could have caused population isolation or unequal speciation, maintaining the distributions of widespread species (*e.g.*, phylogeography works, as Pellegrino *et al.*, 2005; Grazziotin *et al.*, 2006; Cabanne *et al.*, 2007). Therefore, we propose that taxa more dependent on conditions of moist forest and which have lower mobility will have endemism patterns or populational structure similar to that found for harvestmen, such as has been found in crickets (Mello, 1994) and some frogs (Heyer & Maxson, 1983; Pavan *et al.*, 2001).

CCs of our AEs are good representations of regions of taxa origins in the forest. MREs or regions between areas can represent transition zones with unique communities and high richness in some cases, due to mixing of taxa of different origins. Some of these regions are characterized by geographical and vegetation differences, compared to core areas of ARF, which allows exclusive communities, as in the Rio Doce valley, where there is a transition of southern slope-forest and northern wide-plain-forest

(Tabuleiro forest of the northeast region). Thus, proposed AEs are also important as markers of historical complexity of diversification in ARF.

Herein proposed AEs represent the spatial partition of Atlantic Forest biodiversity, in a species or populational level, in a historically large scale. We propose this delimitation as an hypothesis to be tested with other forestal taxa and biogeographical programs (as phylogeography) and can be used to choose priorities areas for conservation by biodiversity representativeness criterion.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Sílvia Nihei, Claudia Szumik, Ronald Clouse, Dalton Amorim, Antonio Marques, and Adriano Kury for comments on previous versions of manuscript; Ronald Clouse and Cristina Rheims for language review; André Nogueira, Cibele Bragagnolo, Everton Lorenzo, Fabiana Pioker, Gustavo Kaneto, Humberto Yamaguti, Lia Bezerra, Luiz Araújo-da-Silva, Marco Silveira, and Marcos Hara for help during collecting trips. M.B.S. was supported by FAPESP (Ph.D. #03-02673-0). R.P.R. was supported by FAPESP (#08-06604-7) and CNPq (#472960/2008-3). A.M.S is supported by Reuni/CAPES (PPGCB-UFPB).

REFERENCES

- Almeida, F.F.M. & Carneiro, C.D.R. (1998) Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, **28**(2), 135-150.
- Amorim, D.S. (1991) Refuge model simulations: testing the theory. *Revista Brasileira de Entomologia*, **35**(4), 803-812.

Amorim, D.S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation. *Biodiversity in Brazil. A first approach.* (ed. by C.E.M. Bicudo and N.A. Menezes), pp. 183-219. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, São Paulo.

Batalha-Filho, H., Waldschmidt, A.M., Campos, L.A.O., Tavares, M.G. & Fernandes-Salomão, T.M. (2010) Phylogeography and historical demography of the neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, **41**, 534-547.

Bigarella, J.J. & Andrade Lima, D. (1982) Paleoenvironmental changes in Brazil. *Biological diversification in the tropics.* (ed. by G.T. Prance), pp. 27-40. Columbia University Press, New York.

BirdLife International (2003) BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation. Version 2.0. Cambridge, UK: BirdLife International. Available at: <http://www.birdlife.org/>.

Bragagnolo, C., Nogueira, A.A., Pinto-da-Rocha, R. & Pardini, R. (2007) Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. *Biological Conservation*, **139** (3-4), 389-400.

Cabanne, G.S., Santos, F.R. & Miyaki, C.Y. (2007) Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **91**, 73-84.

Carine, M.A., Humphries, C.J., Guma, I.R., Reyes-Betancort, J.A. & Guerra, A.S. (2009) Areas and algorithms: evaluating numerical approaches for the delimitation of areas of endemism in the Canary Islands archipelago. *Journal of Biogeography*, **36**, 593-611.

Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.

Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Moritz, C. (2009) Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**, 785-789.

Casagrande, M.D., Arias, J.S., Goloboff, P.A., Szumik, C.A., Taher, L.M., Escalante, T. & Morrone, J.J. (2009) Proximity, Interpenetration, and Sympatry Networks: A Reply to Dos Santos et al. *Systemic Biology*, **58**(2), 271-276.

Casagrande, M.D., Taher, L., & Szumik, C.A. (2012) Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, **1**, 1-10.

Collinvaux, P.A., Oliveira, P.E. & Bush, M.B. (2000) Amazonian and neotropical communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 141-169.

Costa, L.P., Fonseca, G.A.B. & Fonseca, M.T. (2000) Biogeography of South America forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, **32**(4b), 872-881.

Cracraft, J. (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, **36**, 49-84.

Crother, B.I. & Murray, C.M. (2011) Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **38**, 1009-1015.

DaSilva, M.B. & Gnaspini, P. (2009) A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones : Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. *Invertebrate Systematics*, **23**, 530-624.

DaSilva, M.B. & Pinto-da-Rocha, R. (2010) Systematic review and cladistic analysis of the Hernandariinae (Opiliones: Gonyleptidae). *Zoologia*, **27**(4), 577-642.

DaSilva, M.B. & Pinto-da-Rocha R. (2011) A história da Mata Atlântica através da distribuição dos opiliões (Arachnida). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. (ed. by C.J.B. Carvalho and E.A.B. Almeida), pp. 221-238. Editora Roca, São Paulo.

Deo, A.J. & DeSalle, R. (2006) Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, **33** (9), 1511-1526.

D'Horta, F.M., Cabanne, G.S., Meyer, D. & Miyaki, C.Y. (2011) The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. *Molecular Ecology*, **20**, 1923-1935.

dos Santos, D.A., Fernández, H.R., Cuezco, M.G., & Domínguez, E. (2008) Sympatry Inference and Network Analysis in Biogeography. *Systematic Biology*, **57**(3), 432-448.

Ebach, M.C., Morrone, J.J., Parenti, L.R. & Vilorio, A.L. (2008) International Code of Area Nomenclature. *Journal of Biogeography*, **35**, 1153-1157.

Escalante, T., Szumik C., & Morrone, J.J. (2009) Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**, 468-478.

Giokas, S. & Sfenthourakis, S. (2008) An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *Journal of Biogeography*, **35**, 893-902.

Gnaspini, P. (1996) Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Zoology*, **239**, 417-435.

Goldani, A., Carvalho, G.S. & Bicca-Marques, J.C. (2006) Distribution patterns of Neotropical primates (Platyrrhini) based on parsimony analysis of endemism. *Brazilian Journal of Biology*, **66**(1A), 61-74.

Goloboff, P. (1999) *Nona*. Version 2.0. Tucumán, Argentina. Distributed by the author. Available at: http://www.cladistics.com/about_nona.htm

Goloboff, P. (2005) *NDM/VNDM: Programs for identification of areas of endemism*. Version 2.5. Tucumán, Argentina. Distributed by the author. Available at: www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism/

Grazziotin, F.G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. & Bonatto, S.L. (2006) Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, **15**, 3969-3982.

Haffer, J. (1987) Biogeography of Neotropical birds. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. (ed. by T.C. Whitmore and G.T. Prance), pp. 105-150. Clarendon Press, Oxford.

Hara, M.R. & Pinto-da-Rocha, R. (2008) A new species and new distribution records of *Pickeliana* (Opiliones: Laniatores: Stygnidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **25**(3), 515-522.

Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, **43**(2), 261-266.

Hausdorf, B. (2002) Units in biogeography. *Systematic Biology*, **51**(4), 648-652.

Hausdorf, B. & Hennig, C. (2003) Biotic elements analysis in biogeography. *Systematic Biology*, **52**(5), 717-723.

Heyer, W.R. & Maxson, L.R. (1983) Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arquivos de Zoologia*, **30**(5), 341-373.

IBGE (1983a) Folha SC.24/25 Aracaju/Recife. *Levantamento de recursos naturais*. v. 30. Fundação Instituto de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.

Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.A., McGrath, D.G., Moreira, A.G., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A. Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura, Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, **51** (5/6), 331-348.

Kury, A.B. (2003) Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, vol. esp. monográfico nº. **1**, 5-337.

Linder, H.P. (2001) On areas of endemism, with an example from the african Restionaceae. *Systematic Biology*, **50**(6), 892-912.

Ledru, M.P., Rousseau, D.D., Cruz Jr., F.W., Riccomini, C., Karmann, I., Martin, L. (2005) Paleoclimate changes during the last 100,000 yr from a record in the Brazilian Atlantic rainforest region and interhemispheric comparison. *Quaternary Research*, **64**, 444-450.

Machado, G., Raimundo, R.L.G. & Oliveira, P.S. (2000) Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestmen *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Natural History*, **34**, 587-596.

Martins, F.M., Templeton, A.R., Pavan, A.C.O., Kohlbach, B.C. & Morgante, J.S. (2009) Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 294.

Mello, F.A.G. (1994) *Sistemática, distribuição e diferenciação de grilos do gênero Aracamby Mello, 1992 nas matas costeiras do sudeste do Brasil e sistema insular adjacente: aspectos morfológicos, cromossômicos e comportamentais (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae)*. PhD Thesis, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Brasil.

Mendes, A.C. (2011) Phylogeny and taxonomic revision of Heteropachylinae (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, 437-483.

Mestre, L.A.M. & Pinto-da-Rocha, R (2004) Populational biology of the harvestmen *Ilhaia cuspidata* (Opiliones; Gonyleptidae) in an Araucaria Forest fragment (Curitiba - Paraná, Brazil). *Journal of Arachnology*, **32**(2), 208-220.

Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoureux, J. & Fonseca, G.A.B. (2005) *Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Conservation International, Washington.

Moline, P. M. & Linder, H. P. (2006) Input data, analytical methods and biogeography of *Elegia* (Restionaceae). *Journal of Biogeography*, **33**, 47-62.

Morrone, J.J. (2001a) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, **7**, 297-300.

Morrone, J. J. (2001b) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA, 3, Zaragoza.

Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467-494.

Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **26**, 373-401.

Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, **29**, 1095-1104.

Müller, P. (1973) The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape. *Biogeographica*, **2**, 1-250.

Murray-Smith, C., Brummitt, N.A., Oliveira-Filho, A.T., Bachman, S., Moat, J., Lughadha, E.M.N. & Lucas, E.J. (2008) Plant Diversity Hotspots in the Atlantic Coastal Forests of Brazil. *Conservation Biology*, 23(1), 151-163.

Nelson, G. & Platnick, N. (1981). *Systematics and biogeography, cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

Nixon, K.C. (1999) *Winclada (BETA)*. Version 0.9.9. Ithaca, New York, USA. Distributed by the author. Available at: http://www.cladistics.com/Winclada_agree_no_buttons.htm.

Oliveira, P.E., Barreto, A.M.F. & Suguio, K. (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **152**, 319-337.

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of the climate. *Biotropica*, **32**, 793-810.

Pavan, D., Narvaes, P & Rodrigues, M.T. (2001) A new species of leptodactylid frog from the Atlantic forests of southeastern Brazil with notes on the status and on the speciation of the *Hylodes* species groups. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **41**(23), 407-425.

Pellegrino, K.C.M., Rodrigues, M.T., Waite, A.N., Morando, M., Yassuda, Y.Y. & Sites Jr., J.W. (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 13-26.

Pinto-da-Rocha, R. (2002) Systematic review and cladistic analysis of the brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). *Arquivos de Zoologia*, **36**(4), 357-464.

Pinto-da-Rocha, R. & Bragagnolo, C. (2010) Systematic revision and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Sodreaninae (Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebrate Systematics*, **24**, 509-538.

Pinto-da-Rocha, R., DaSilva, M.B. & Bragagnolo, C. (2005) Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. *The Journal of Arachnology*, **33**, 290-299.

Platnick, N.I. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, **4**, 11-12.

Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. (2005) Cladistic Analysis of Distributions and Endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography*, **32** (2), 261-275.

Prance, G.T. (1982) Forest refuges: evidence from woody angiosperms. *Biological diversification in the tropics*. (ed. by G.T. Prance), pp. 137-158. Columbia University Press, New York.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141-1153.

Riddle, B.R. (1998) The historic assembly of continental biotas: Late Quaternary range-shifting, areas of endemism, and biogeographic structure in the North American mammal fauna. *Ecography*, **21**, 437-446.

Saadi, A., Bezerra, F.H.R., Costa, R.D., Igreja, H.L.S. & Franzinelli, E. (2005). Neotectônica da plataforma brasileira. *Quaternário do Brasil*. (ed. by C.R.G. Souza, K. Suguio, A.M.S. Oliveira and P.E. Oliveira), pp. 211-234. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário/Holos Editora, Ribeirão Preto.

Saia, S.E.M.G., Pessenda, L.C.R., Gouveia, S.E.M., Aravena, R. & Bendassolli, J.A. (2008) Last glacial maximum (LGM) vegetation changes in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Quaternary International*, **184**, 195-201.

Salgado-Labouriau, M.L., Barberi, M., Ferraz-Vicentini, K.R. & Parizzi, M.G. (1998) A dry climatic event during the Late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **99**, 115-129.

Santos, C.M.D. (2005) Parsimony Analysis of Endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, **32**, 1284-1286.

Santos, F.H. (2007) Ecophysiology. *Harvestmen: the biology of Opiliones*. (ed. by R. Pinto-da-Rocha, G. Machado and G. Giribet), pp. 473-488. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London.

Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. (2005) Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. (ed.by C. Galindo-Leal and I.G. Câmara), p. 43-59. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo.

Silva, J.M.C., Sousa, M.C. & C.H.M. Castelletti (2004) Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 85-92.

Silva, S.M., Moraes-Barros, N., Ribas, C.C., Ferrand, N., & Morgante, J.S. (2012) Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**(1), 39-55.

Suguio, K., Angulo, R.J., Carvalho, A.M., Corrêa, I.C.S., Tomazelli, L.J., Willwock, J.A. & Vital, H. (2005) Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. *Quaternário do*

Brasil. (ed. by C.R.G. Souza, K. Suguio, A.M.S. Oliveira, and P.E. Oliveira), pp. 114-129. Associação Brasileira de Estudos do Quaternário/Holos Editora, Ribeirão Preto.

Soderstrom, T.R., Judziewicz, E.J. & Clark, L.G. (1988) Distribution patterns of Neotropical bamboos. *Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns*. (ed. by P.E. Vanzolini and W.R. Heyer), pp. 121-157. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Szumik, C.A. & Goloboff, P. (2004) Areas of endemism: improved optimality criteria. *Systematic Biology*, **53**(6), 968-977.

Szumik, C.A., Cuezco, F., Goloboff, P. & Chalup, A.E. (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, **51**(5), 806-816.

Szumik, C., Casagrande, D. & Roig-Juñent, S. (2006) Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. *Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos*, Año V, **3**, 1-26.

Thomé, M.T.C., Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera, F.A. Jr & Alexandrino, J. (2010) Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 1018-1031.

Van der Hammen, T. (1974) The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, **1**, 3-26.

Willemart, R.H. & Gnaspini, P. (2004) Spatial distribution, mobility, gregariousness and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Animal Biology*, **54**(3), 221-235.

Williams, P.H., de Klerk, H.M. & Crowe, T.M. (1999) Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, **26**, 459-474.

Yamaguti, H.Y. & Pinto-da-Rocha, R. (2009) Taxonomic review of Bourguyiinae, cladistic analysis, and a new hypothesis of biogeographic relationships of the Brazilian Atlantic Rainforest (Arachnida: Opiliones, Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **156**(2), 319-362.

BIOSKETCHES

Marcio Bernardino DaSilva is a professor at Universidade Federal da Paraíba (UFPB).

His interest is historical biogeography and its integration to other biogeographic schools, as well as the systematics of Opiliones. Present work is part of his doctorate thesis.

Ricardo Pinto-da-Rocha is a professor at Universidade de São Paulo and curator of the arachnid collection of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. His interest is the systematics, biogeography and evolution of Opiliones.

Adriano Medeiros DeSouza is a master student at Universidade Federal da Paraíba (UFPB). His interest is geographic distribution patterns of Arachnids in Atlantic rainforest of northeastern Brazil.

EDITOR: Malte Ebach

Tab. 1: Number of species restricted to Congruence Core (CC), Maximum Region of Endemism (MRE) and widespread, cell-sets resulting from numerical analyses, as shown in fig. 3, and number of published studies citing each AE.

AE	CC	MRE	Endemic	Widespread	Literature citations	Sets of numerical analyses (fig. 4)
PE	7	4	11	0	7	13,24
BA	3	7	10	0	4	1,25
ES	2	2	4	1	1	2, 10, 14, 33, 41
SEsp	0	6	6	3	0	-
Mnt	0	4	4	11	0	-
Org	14	0	14	11	*	3, 5, 11, 15, 26, 34, 42
Boc	3	0	3	11	*	44
LSRJ	2	2	4	12	4	37,45
SMSP	11	4	15	12	*	6, 12, 19, 30, 38, 46
SSP	2	1	3	8	*	7, 20
PR	4	5	9	11	*	8, 21, 31, 39, 47
SC	4	5	9	5	*	9, 23, 32, 40, 48
Total	52	40	92	31		

* all of this AEs are cited in four studies as a single AE.

LIST OF FIGURE LEGENDS

Fig. 1: All records and four grids used in the analyses, left above – 0.5°-cell grids, right below – 0.25°-cell grids, up and down 0'-origin and 12'-origin grids, respectively, with cell-numbers. Dark-gray is moist coastal forest, light-gray is interior forest.

Fig. 2: Example of the use of Combined Criteria, with 14 species of the present study, for delimiting four adjacent AEs. Criterion A allows three Congruence Cores (CCs, black line). Criterion B fits all species in three levels: restricted to CC (w&b symbols), delimiting Maximum Region of Endemism (yellow dashed line for MRE, yellow symbols for species) and widespread (purple symbols). Criterion C would avoid a delimitation of AE by congruence range of another species with *Pseudotrogulus mirim* (widespread in purple). Criterion D would avoid overlapping CCs. Criterion E indicates that three northern endemic species (*Acutisoma hamatum*, *Asarcus ingenuus* and *Mitogoniella taquara*, in yellow) may be evidence of another AE. Criterion F corroborates this new northern AE because it is on the other side of a large river and on a same topographical unit, a mountain range.

Figure 3. Results of numerical analyses on map. (A-B) Cell-sets are the consensus of PAE with (A) 0.5° and (B) 0.25° cell-grids. (C-F) Cell-sets are the consensus of NDM with (C-D) 0.5° and (E-F) 0.25° cell-grids and (B and E) 0'-origin and (C and F) 12'-origin grid. In each map, legend shows the numbers of sets.

Fig. 4: Delimitation of AEs on a topographical map of Atlantic Forest. Full lines are the Congruence Core of AEs, dashed lines are Maximum Region of Endemism of AEs.

Main geographical locations of barriers are indicated. Inset: diagram (Navajo rug) showing results of analyses for each AE. In each one, four left above boxes are NDM results, two left below are PAE results and six boxes at right are Combined Criteria. Gray boxes: in SEsp means that there is some congruence range among endemic species, despite AE not being found in numerical analyses; in Boc means that congruence is based on a single locality and it was only found manually in NDM with 12'-origin and 0.25°-cell grid.

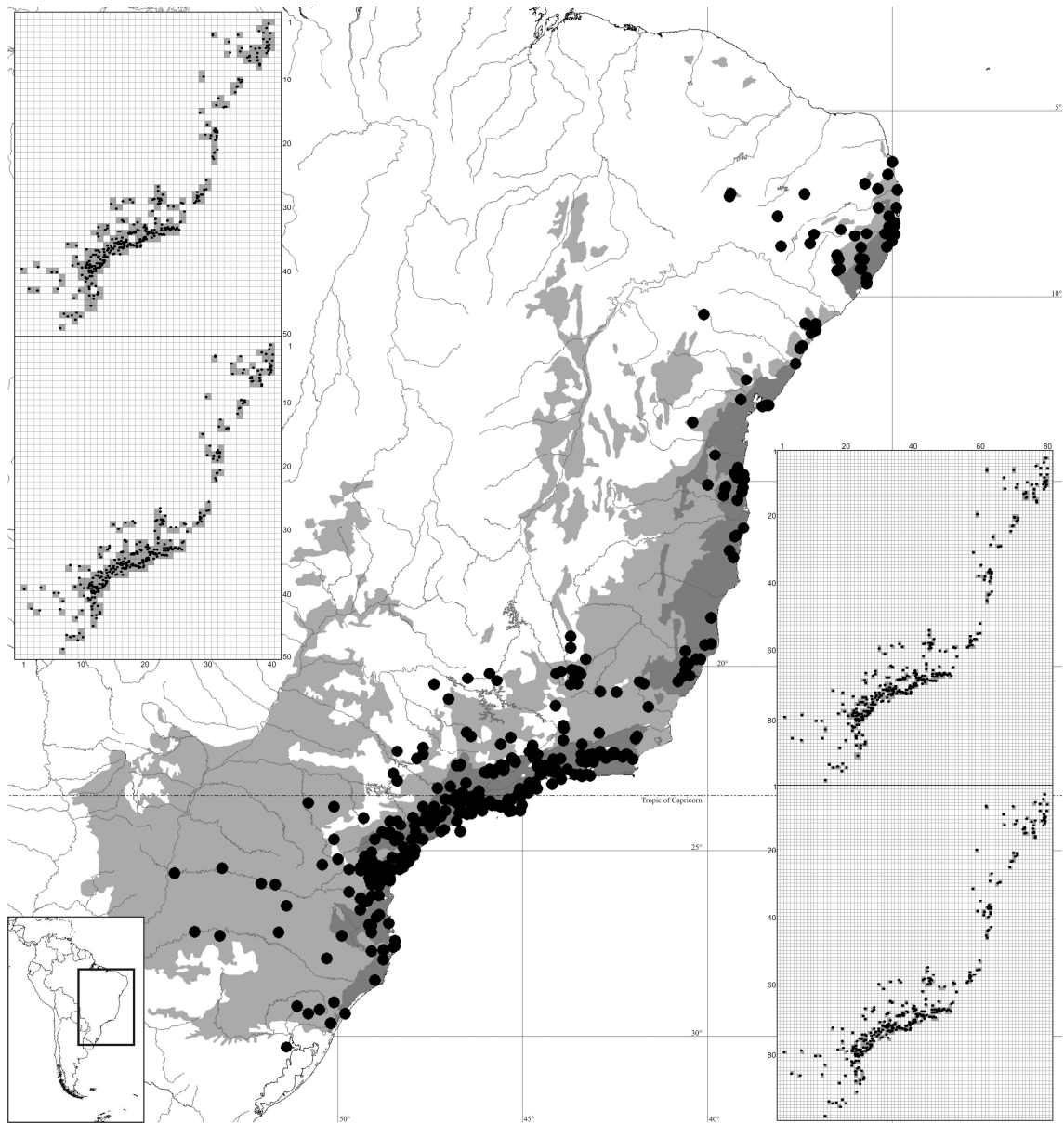


Figure 1.

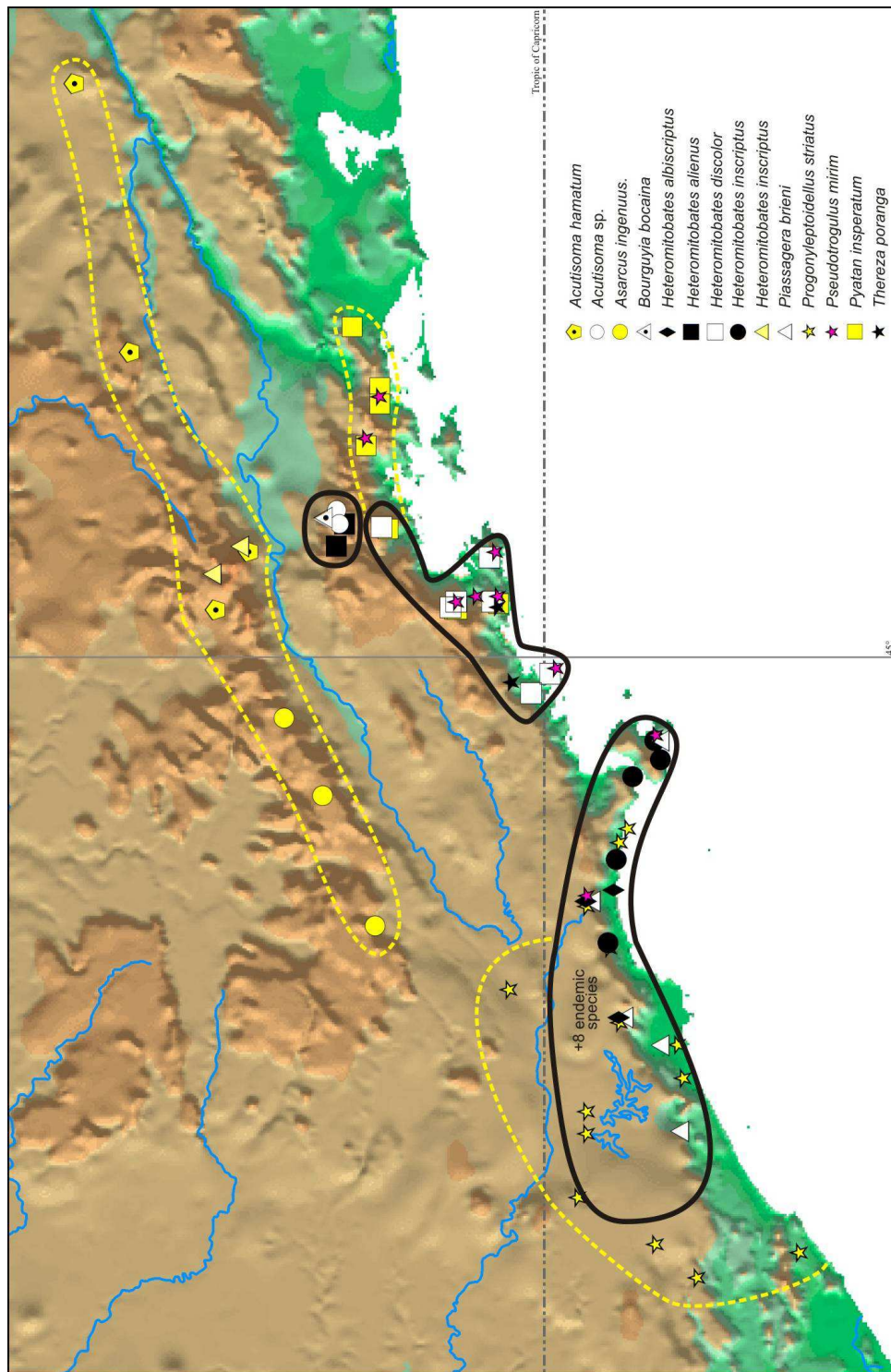


Figure 2.

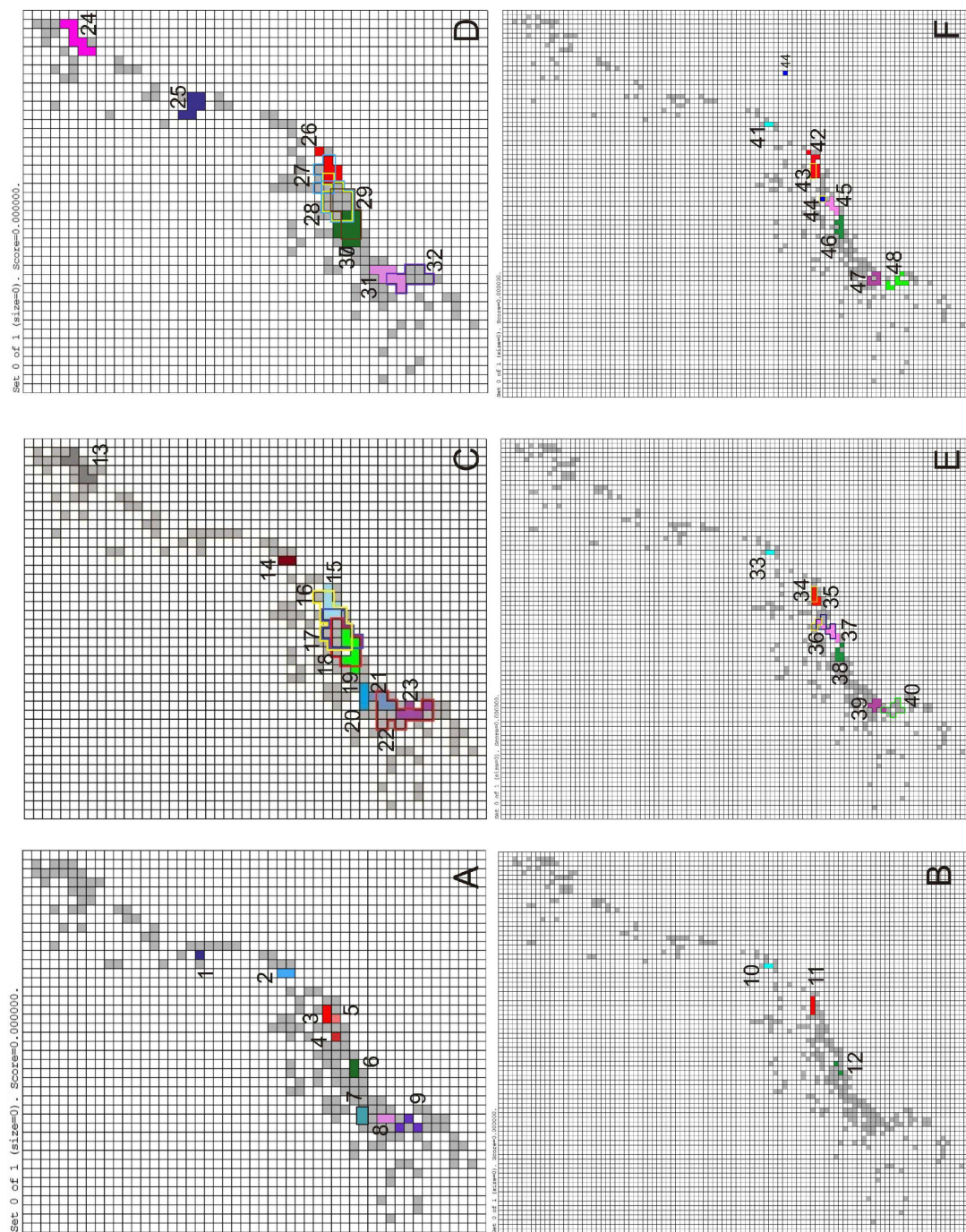


Figure 3.



Figure 4.