

MARCOS VINÍCIUS CARNEIRO VITAL

**CONSERVAÇÃO FILOGENÉTICA DE NICHOS E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE DE *Partamona* (APIDAE: MELIPONINI) EM UM
PANORAMA DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2009**

MARCOS VINÍCIUS CARNEIRO VITAL

**CONSERVAÇÃO FILOGENÉTICA DE NINCHO E CONSERVAÇÃO DE
BIODIVERSIDADE DE *Partamona* (APIDAE: MELIPONINI) EM
UM PANORAMA DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 30 de julho de 2009.

Dr. Anderson Oliveira Latini

Dra. Daniela Chaves Resende

Dr. Jorge A. Dergam dos Santos

Dr. Vander Calmon Tosta

Dr. Paulo De Marco Júnior
(Orientador)

A Juliana, minha esposa, minha alvorada, dedico.

Agradecimentos

Agradecer a todos que, de alguma forma, contribuíram com a minha formação e com este trabalho não é uma tarefa fácil. Não vou, então, fazer uma enorme lista de pessoas a quem eu gostaria de agradecer (até porque, inevitavelmente, eu iria acabar esquecendo alguém). É claro que isto não quer dizer que não estou agradecido! Muitas pessoas afetaram (direta e indiretamente) o desenvolvimento deste trabalho e a minha formação como um pesquisador: amigos, professores, colegas... Deixo aqui um simples ‘obrigado’ a todas estas pessoas e espero, sinceramente, poder contribuir de alguma forma com todos os que me ajudaram.

Mas é claro que não posso deixar de mencionar alguns nomes, pois este trabalho nunca teria chegado a existir sem a influência destas pessoas.

Aos meus pais, agradeço por toda a ajuda sem a qual eu provavelmente nunca faria todo este percurso acadêmico.

Agradeço por todo conhecimento e amizade aos professores que mais acompanharam a minha formação: meu orientador e amigo desde a minha “alfabetização científica”, o Prof Paulo De Marco; meu co-orientador, que também me acompanha há muitos anos, o Prof. Lúcio Campos; e ao meu orientador do mestrado, o Prof. José Alexandre, que influenciou os rumos dos meus interesses em pesquisa.

E agradeço à minha esposa, Juliana, **por tudo** (fica “só” o ‘por tudo’, porque não preciso explicar aqui o quanto é importante ter ao meu lado a pessoa que faz feliz).

Por fim, agradeço o apoio financeiro do CNPq, que foi essencial para a realização deste trabalho.

Sumário

RESUMO	
ABSTRACT	
APRESENTAÇÃO.....	1
INTRODUÇÃO GERAL.....	2
Referências bibliográficas.....	4
CAPÍTULO 1 – Evidências de conservação de nicho em abelhas do gênero <i>Partamona</i> (Apidae: Meliponini)	5
Resumo.....	7
Introdução.....	8
Metodologia.....	10
Resultados.....	14
Discussão.....	19
Referências bibliográficas.....	23
Material suplementar.....	25
CAPÍTULO 2 – Modelos de distribuição potencial de <i>Partamona</i> (Apidae: Meliponini): impactos de mudanças climáticas e lacunas na conservação.....	30
Resumo.....	32
Introdução.....	33
Metodologia.....	37
Resultados.....	40
Discussão.....	59
Referências bibliográficas.....	62
CAPÍTULO 3 – Autocorrelação filogenética do tamanho corporal e da distribuição geográfica de espécies de abelhas <i>Partamona</i> (Apidae: Meliponini).....	65
Resumo.....	67
Introdução.....	68
Metodologia.....	71
Resultados.....	74
Discussão.....	78
Referências bibliográficas.....	82
Material suplementar.....	85
CONCLUSÃO GERAL.....	87

Resumo

VITAL, Marcos Vinícius Carneiro, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2009. **Conservação filogenética de nicho e conservação da biodiversidade de *Partamona* (Apidae: Meliponini) em um panorama de mudanças climáticas globais.** Orientador: Paulo De Marco Júnior. Co-orientadores: Lúcio Antônio de Oliveira Campos e Evaldo Ferreira Vilela.

A resposta de espécies a mudanças de clima depende tanto de como elas são afetadas pelas condições ambientais quanto de como respondem a longo prazo a pressões evolutivas. Neste trabalho, mostramos evidências de conservação filogenética do nicho ecológico nas espécies *Partamona*, um gênero de abelhas sem ferrão neotropicais, indicando há uma tendência de manutenção das características de nicho neste grupo, e que esta tendência é maior do que a esperada por características que evoluíram por deriva genética. Criamos modelos de distribuição destas espécies, e verificamos que a maioria deve sofrer reduções de sua área de distribuição em resposta às mudanças climáticas globais. O atual sistema de Unidades de Conservação do Brasil representa menos de 10% da área de distribuição de algumas destas espécies, e como consequência, as espécies mais suscetíveis às mudanças climáticas podem vir a ser ameaçadas de extinção. Neste cenário, destacamos a importância de se verificar o status da conservação de: *P. helleri*, *P. rustica*, *P. cupira*, *P. seridoensis* e *P. sooretamae*. Não é possível correlacionar o tamanho corporal com a distribuição das espécies, mas ambas características mostram evidências de inércia filogenética, o que revela aspectos da história evolutiva do grupo.

Abstract

VITAL, Marcos Vinícius Carneiro, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2009. **Phylogenetic niche conservatism and biodiversity conservation of *Partamona* (Apidae: Meliponini) in a global climate change scenario.** Advisor: Paulo De Marco Júnior. Co-advisors: Lúcio Antônio de Oliveira Campos and Evaldo Ferreira Vilela.

Species responses to climate changes are dependent both on how they depend of environmental conditions and on how they react to evolutionary pressures. In this work, we exhibited evidences of a phylogenetic niche conservatism process in *Partamona* species, a neotropical stingless bee genus, showing a tendency to the maintenance of niche characteristics in this group, and that this tendency is larger then the expected by a genetic drift evolution. We built potential distributional models for these species, and found out that most of them are expected to undergo range reductions in response to global climate change. The current Brazilian network of protected areas represents less than 10% of some of these species range, thus species that are most susceptible to climate changes can become threatened. We highlight the need to verify the conservational status of *P. helleri*, *P. rustica*, *P. cupira*, *P. seridoensis* and *P. sooretamae*. It was not possible to establish a relationship between body size and species distribution, but both characteristics exhibited phylogenetic inertia evidence, revealing aspects of the group evolutionary history.

Apresentação

Cada capítulo desta tese foi escrito com o intuito de atender os requisitos de um artigo científico na área de ecologia. A formatação das referências bibliográficas de cada capítulo, a presença de seções de material suplementar em dois dos três capítulos e o tamanho relativamente curto são consequência deste formato. Nossa proposta é publicar o primeiro capítulo na revista *Biology Letters*, o segundo na revista *Biological Conservation*, e o terceiro na revista *Global Ecology and Biogeography*.

Porém, para não criar um trabalho de tese heterogêneo, dificultando a avaliação, não adequamos os capítulos às normas de submissão de artigos no que diz respeito à estrutura. Também tendo em mente o processo de avaliação, evitamos a repetição excessiva de informações: os capítulos omitem informações que já foram apresentadas em capítulos anteriores.

Introdução geral

O aumento na disponibilidade de informações filogenéticas e de distribuição dos organismos vivos permitiu o avanço de novas áreas e metodologias de pesquisa em ecologia e evolução nas últimas décadas, das quais podemos destacar a Macroecologia (Brown 1995), os métodos filogenéticos comparativos (Harvey & Pagel 1991) e os métodos de modelagem de distribuição potencial (Austin 2002).

O avanço destas abordagens trouxe uma série de novas idéias, conceitos e mudanças de perspectiva para áreas como a Biologia da Conservação e a Ecologia Evolutiva. Podemos, por exemplo, complementar medidas que buscam deter o declínio de espécies ameaçadas de extinção com previsões de quais espécies são mais propensas às ameaças (Purvis et al. 2000); avaliar a eficiência de Unidades de Conservação em representar a biodiversidade através de modelos de distribuição (Peterson & Kluza 2003); estudar a relação evolutiva entre características ecológicas das espécies, e inferir os processos evolutivos que moldaram os padrões observados atualmente (Nabout et al. 2009).

Os objetivos gerais desta tese são: compreender aspectos da evolução do nicho ecológico do gênero *Partamona*, prever os impactos das mudanças climáticas globais em sua conservação, e investigar a relação entre o tamanho corporal e a área de distribuição das espécies deste grupo.

No primeiro capítulo, utilizamos uma filogenia publicada para as espécies do gênero para testar a hipótese de que o processo de conservação de nicho ecológico (Wiens & Graham 2005) cria um efeito de inércia filogenética sobre as características de nicho que é maior do que o esperado para a evolução por deriva genética.

No segundo capítulo criamos modelos de distribuição potencial (Phillips et al. 2006) das espécies do gênero, para prever os impactos das mudanças climáticas globais sobre a sua distribuição e sobre a eficiência das Unidades de Conservação no Brasil em representar e preservar o grupo.

No terceiro e último capítulo buscamos compreender o padrão de autocorrelação filogenética (Diniz-Filho 2001) do tamanho corporal, da extensão de distribuição e da posição geográfica das espécies de *Partamona*, revelando aspectos do processo de diversificação do grupo.

Referências bibliográficas

- Austin, M. P. 2002 Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 101-118.
- Brown, J. H. 1995 *Macroecology*, 1st edn. Chicago: University of Chicago Press.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2001 Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55, 1104-1109.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. 1991 *The comparative method in evolutionary biology*, 1st edn. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Nabout, J. C., Terribile, L. C., Bini, L. M., and Diniz-Filho, J. A. F. 2009 Phylogenetic autocorrelation and heritability of geographical range size, shape and position of the fiddler crabs (Genus *Uca*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Peterson, A. T. and Kluza, D. A. 2003 New distributional modelling approaches for gap analysis. *Animal Conservation* 6, 47-54.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., and Schapire, R. E. 2006 Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
- Purvis, A., Agapow, P. M., Gittleman, J. L., and Mace, G. M. 2000 Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288, 328-330.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. 2005 Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36, 519-539.

CAPÍTULO 1

EVIDÊNCIAS DE CONSERVAÇÃO DE NICHOS EM ABELHAS DO GÊNERO *PARTAMONA* (APIDAE: MELIPONINI)

**EVIDÊNCIAS DE CONSERVAÇÃO DE NICHO EM ABELHAS DO GÊNERO
PARTAMONA (APIDAE: MELIPONINI)**

Marcos Vinícius Carneiro Vital¹, Paulo De Marco Jr²

¹ Programa de Pós-graduação em Entomologia, Departamento de Biologia Animal,
Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, CEP 36570-000

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil, CEP 74001-970

Resumo

A forma como processos ecológicos e evolutivos interagem e moldam a diversificação das espécies é um tema de grande interesse para a ecologia. Uma das formas pelas quais fatores ecológicos podem desempenhar papel importante na história evolutiva é através de um processo conhecido como conservação de nicho ecológico. Este processo pode ser descrito como a tendência das espécies em manter suas características de nicho ecológico, resultando, assim, em uma limitação na divergência entre os nichos de espécies aparentadas. Neste trabalho, nós verificamos se as semelhanças entre as espécies do gênero *Partamona* (Apidae: Meliponini) podem ser explicadas por este processo, e avaliamos se ele representa um sinal filogenética maior do que a esperada por evolução por movimento browniano. Nossos resultados indicam a influência da conservação de nicho a partir de duas perspectivas distintas: a distância ambiental entre as espécies está correlacionada com as distâncias filogenéticas; e os componentes de nicho apresentam maior autocorrelação filogenética do que o esperado por evolução por movimento browniano. O padrão de correlação sugere que interações competitivas possam mascarar os efeitos do processo de conservação de nicho em espécies próximas, mas nossas conclusões são limitadas pelo pequeno número de amostras de pares de espécies irmãs. Diferentes componentes de nicho apresentam padrões distintos, indicando que as respostas aos processos evolutivos não são uniformes. Estes resultados possuem implicações para a conservação destas espécies: os nichos podem atuar como restrições evolutivas, levando espécies que não podem acompanhar geograficamente as mudanças ambientais à extinção.

Palavras-chave: Conservação de nicho; Nicho ecológico; Movimento browniano; Autocorrelação filogenética; Meliponini; *Partamona*.

Introdução

Um dos paradigmas centrais da Ecologia é a explicação dos padrões de distribuição e abundância dos organismos a partir dos processos evolutivos que os moldaram (Pickett et al. 1994). Esses padrões de distribuição devem resultar da história da diversificação das espécies que é, por sua vez, diretamente afetada por fatores ecológicos e, novamente, históricos. Um destes processos é a conservação de nicho ecológico, que pode ser descrita como a tendência das espécies em reter as características ancestrais de seu nicho fundamental ao longo do tempo evolutivo (Wiens 2004; Peterson et al. 1999; Harvey & Pagel 1991). Deste processo podemos prever que as diferenças ou distâncias entre os nichos ecológicos das espécies devem estar diretamente correlacionadas ao tempo de sua divergência evolutiva (Wiens & Graham 2005).

A existência de bases de dados ambientais e topográficos de fácil acesso permite produzir estimativas do nicho ecológico de uma espécie a partir das localidades onde essa espécie é encontrada (Kozak et al. 2008). Esta representação do nicho da espécie é, obviamente, restrita às condições ecológicas associadas à ocorrência do organismo de estudo, e não possui informações sobre recursos e interações com outras espécies. É conveniente, então, esclarecer que estamos lidando aqui com uma representação “Grinnelliana” do nicho ecológico (Soberon 2007), que é especialmente útil para discutir padrões de distribuição com menor resolução, para os quais as condições ambientais devem ser mais importantes do que as interações ecológicas.

Como padrão resultante do processo de conservação de nicho, esperamos encontrar um sinal filogenético nas características associadas ao nicho ecológico. Espera-se, então, uma correlação entre as distâncias filogenéticas e as diferenças entre os nichos ao se estudar um grupo monofilético de espécies (Wiens & Donoghue 2004).

Losos (2008a) sugere que deveríamos procurar por evidências de inércia filogenética que sejam maiores do que o esperado por um simples modelo de evolução por movimento browniano (que por si só geraria sinal filogenético). Apesar disto não ser um requisito para determinarmos a existência do processo de conservação de nicho (Losos 2008b; Wiens 2008), consideramos que esta pode ser uma maneira interessante de compreender o quanto as restrições filogenéticas atuam sobre as características de nicho.

A conservação de nicho pode, entretanto, atuar de maneira diferente em diferentes escalas da hierarquia de relacionamento entre as espécies, evidenciando outros processos importantes na definição das características de nicho das espécies (Ackerly 2004). Seria possível encontrar, por exemplo, uma maior divergência do que a esperada pelo acaso entre espécies irmãs, se os processos que levaram à sua separação envolvem competição (Peterson & Holt 2003).

Partamona Schwarz (1939) é um gênero de abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponina) exclusivamente neotropical e de ampla distribuição geográfica, que ocorre desde o sul do Brasil até o México, com 33 espécies descritas. Podem ser encontradas em ambientes de matas, cerrado, caatinga ou mesmo em regiões montanhosas. São abelhas agressivas que nidificam em uma grande variedade de substratos, com muitas espécies termitófilas obrigatórias (Barreto & Castro 2007; Camargo & Pedro 2003; Pedro & Camargo 2003). Este grupo é um excelente modelo para avaliar o conceito de conservação de nicho, uma vez que existem informações suficientes sobre a distribuição da maioria das espécies (Pedro & Camargo 2003) e uma proposta de filogenia (Camargo & Pedro 2003).

Neste trabalho, nós testamos se a conservação de nicho pode explicar as semelhanças encontradas nas espécies do gênero *Partamona*, avaliando até quais níveis

de proximidade filogenética esses efeitos podem ser observados, e se eles representam uma restrição filogenética maior do que a esperada por um modelo de evolução por movimento browniano.

Metodologia

Distribuição geográfica do gênero Partamona

Construímos um banco de dados de distribuição geográfica do gênero *Partamona* a partir das informações de coleções científicas e da literatura, depositadas na rede *Species Link* (<http://splink.cria.org.br>). A partir da planilha de dados bruta fornecida, seguimos um protocolo para adequar as informações obtidas aos objetivos deste trabalho:

1. Eliminação dos dados com informação taxonômica incompleta.
2. Eliminação de dados sem coordenadas geográficas e sem possibilidade de georreferenciamento posterior.
3. Georreferenciamento dos dados sem coordenadas: i) Busca interna no banco de dados (uma vez que as informações são originadas de diferentes coleções); ii) Busca por coordenadas de localidades, com a ferramenta *geoloc* do *Species Link* e iii) Busca por coordenadas de municípios - dando prioridade aos dados do IBGE, no caso de municípios brasileiros.
4. Comparação entre dados georreferenciados manualmente com os dados georreferenciados originalmente, buscando por inconsistências.
5. Visualização dos pontos de ocorrência em SIG, buscando por coordenadas incorretas (por exemplo, pontos de ocorrência no mar ou em outros continentes).

O banco de dados bruto da rede *species link* sobre o gênero *Partamona* conta com 24164 registros de ocorrências. Após seguir o protocolo de adequação destes dados, obtivemos um novo banco com 21913 registros de ocorrência das 33 espécies descritas no gênero (mais detalhes na seção Material Suplementar).

Caracterização do nicho das espécies de Partamona

Para construir representações dos nichos das espécies de *Partamona*, utilizamos dez variáveis ambientais (precipitação anual, sazonalidade da precipitação, precipitação no trimestre mais quente, precipitação no trimestre mais chuvoso, temperatura média anual, sazonalidade da temperatura, temperatura máxima no mês mais quente, temperatura mínima no mês mais frio, temperatura média no mês mais chuvoso, temperatura média no mês mais seco) retiradas da base de dados WORLDCLIM (<http://www.worldclim.org/>), e duas variáveis topográficas (altitude e inclinação) do modelo digital de elevação global Hydro-1K (<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>), todas convertidas para resolução de 0.0417 graus.

Os centróides (médias dos valores de todas as variáveis ambientais nas localidades onde cada espécie foi observada) foram utilizados como a representação do nicho da espécie. Essa estratégia desconsidera a largura do nicho, e busca explicar apenas a localização do centro do nicho no espaço ecológico.

Filogenia das espécies de Partamona

A partir da filogenia para as espécies do gênero, proposta no trabalho de Camargo & Pedro (2003) (ver Material Suplementar), criamos uma matriz de distâncias filogenéticas, considerando como unidade de distância o comprimento do ramo de

menor tamanho (ou seja, o comprimento do ramo que separa o par de espécies que se separaram mais recentemente).

Utilizamos a mesma filogenia para realizar 100 simulações de evolução de uma característica por movimento browniano, e calculamos os valores de I de Moran (e sua significância estatística) para os valores finais das características ao fim de cada simulação (Diniz-Filho 2001).

Análises estatísticas

Realizamos dois conjuntos distintos de análises: análises de correlação entre matrizes de distância e análises de autocorrelação filogenética.

Correlação entre matrizes de distância

No total, realizamos quatro conjuntos de análises comparando matrizes de distância. Fizemos as comparações a partir de medidas de correlação de Pearson e testes de Mantel (Manly 1994), que buscaram medir a correlação entre as distâncias filogenéticas e as distâncias entre os centróides dos nichos das espécies.

Lidamos com as distâncias filogenéticas a partir de duas perspectivas distintas: uma matriz única de distância filogenética e um conjunto de matrizes que representa as classes de distância na filogenia do gênero. A matriz de distância filogenética representa as distâncias entre as espécies do gênero de acordo com o comprimento dos ramos da filogenia; portanto, representa a distância filogenética total entre as espécies. As matrizes de classes de distâncias são nove matrizes binárias, que codificam as espécies como pertencentes ou não a uma classe, que corresponde a cada um dos valores de

distância filogenética. A partir destas matrizes de classes construímos correlogramas filogenéticos, relacionando a distância entre os modelos de nicho às classes de distância filogenética.

As matrizes de distâncias entre os modelos de nicho das espécies foram criadas a partir de duas métricas: distância Euclidiana e distância de Mahalanobis. A principal diferença entre essas duas métricas é que a distância de Mahalanobis leva em consideração a covariância entre as variáveis ambientais. Isso sugere que uma mudança evolutiva na mesma direção da correlação entre as variáveis ambientais é “mais fácil”, ou seja, representa uma distância menor, do que uma mudança em qualquer outra direção. Os dados ambientais foram padronizados antes do cálculo dos valores de distância entre as espécies.

Autocorrelação filogenética

Para criar representações dos nichos das espécies para a análise de autocorrelação, realizamos uma análise de componentes principais (Manly 1994) com o intuito de reduzir a dimensionalidade das 12 variáveis que representam o nicho de cada espécie. Os *scores* dos eixos da PCA foram então utilizados como representantes de componentes do nicho Grineliiano das espécies.

Realizamos medidas de autocorrelação filogenética dos scores da PCA em relação à matriz de distância filogenética utilizando o coeficiente *I* de Moran, usando quatro classes de distância de tamanhos aproximadamente iguais. A significância estatística dos valores do coeficiente *I* de Moran foi calculada assumindo uma distribuição normal de seu erro padrão, e corrigida pelo critério de Bonferroni levando em consideração o número de classes (Diniz-Filho 2001). Os resultados das análises de

autocorrelação foram utilizados para a construção de correlogramas filogenéticos. Para comparar os resultados das medidas de autocorrelação dos componentes de nicho com os resultados esperados pela evolução por movimento browniano, comparamos os valores de autocorrelação de nicho com as médias dos valores das simulações de movimento browniano acompanhadas de medidas de intervalo de confiança de 95%.

Resultados

Correlação entre matrizes de distância

Os testes de Mantel comparando as matrizes de distância ambiental com a matriz única de distância filogenética apresentaram correlações positivas e significativas: $r = 0,3757$ e $p < 0,001$ para a comparação com a matriz de distância Euclidiana; $r = 0,2895$ e $p = 0,001$ para a comparação com a matriz de distância de Mahalanobis. Em ambos os casos, há uma tendência de aumento da distância entre os centróides dos nichos conforme aumenta a distância filogenética (Figura 1).

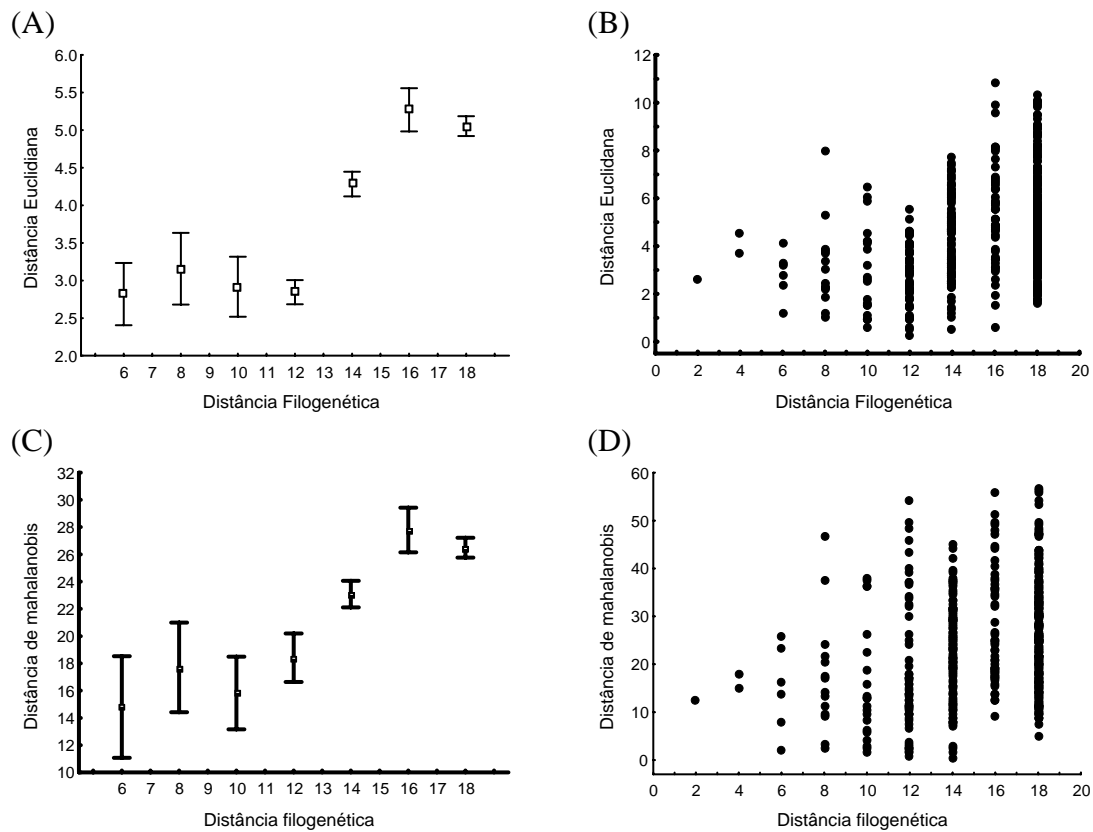


Figura 1: Relação entre a distância entre os centróides dos nichos das espécies do gênero *Partamona* – calculada por distância euclidiana (A e B) e de mahalanobis (C e D) e a distância filogenética entre as espécies, vistos a partir das médias (quadrados) e erro padrão (barras), excluindo dados de distância 2 e 4 ($N = 1$ e 2 , respectivamente) (A e C); e a partir dos dados brutos (B e D).

Apesar de ser evidente a tendência para o aumento da divergência de nicho conforme aumenta a distância filogenética (Figura 1 A e C), podemos notar que o padrão observado não é explicado apenas pelo processo de conservação de nicho. Observando a Figura 1 (B e D), vemos que espécies filogeneticamente próximas possuem pequena divergência de nicho; mas à medida que observamos os pares de espécies mais distantes, notamos que estas podem tanto possuir nichos divergentes quanto nichos semelhantes.

Comparando as matrizes de distância entre os centróides dos nichos com as matrizes binárias que representam as classes de distância da filogenia do gênero, encontramos correlações significativas da primeira até a sexta classe, para as duas matrizes de distância ambiental (Tabela 1). Apesar da diferença nos valores de correlação, as comparações realizadas a partir dos dois métodos de cálculo de distância apresentam o mesmo padrão: os correlogramas mostram que há um aumento dos valores de correlação de Pearson entre a primeira e a terceira classes de distância, que diminuem a partir daí (Figura 2, A e B).

Tabela 1: Valores de correlação de Pearson e valores de p segundo teste de Mantel da relação entre as matrizes de distância de nicho (medidas por distância euclidiana e de mahalanobis) e as matrizes de classes de distância filogenética para as espécies do gênero *Partamona*. Os valores de p menores do que 0,05 estão destacados em negrito.

Classe de distância	Dist. Euclidiana		Dist. Mahalanobis	
	r	p	r	p
1	0,2731	0,003	0,1951	0,005
2	0,3636	0,001	0,2671	0,018
3	0,3939	< 0,001	0,283	< 0,001
4	0,2207	< 0,001	0,2036	< 0,001
5	0,145	0,001	0,1373	0,007
6	0,09222	0,034	0,1045	0,029
7	0,03236	0,269	0,05937	0,178
8	0,04108	0,195	0,04398	0,188

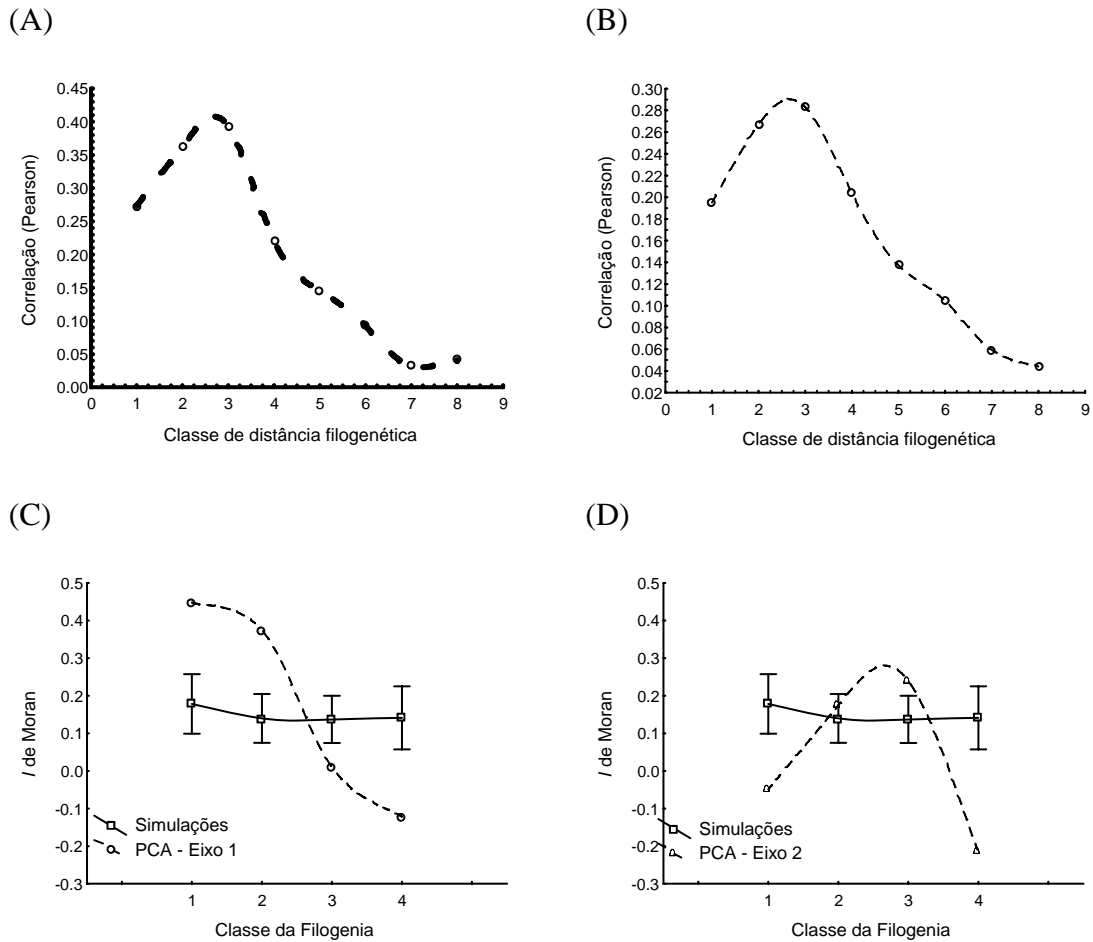


Figura 2: Correlogramas filogenéticos mostrando: os valores de correlação de Pearson entre as distâncias entre os modelos de nicho das espécies de *Partamona* e as classes de distância da filogenia do gênero, com as distâncias entre os modelos de nicho medidas por distância euclidiana (A) e de mahalanobis (B); os valores de autocorrelação pelo coeficiente I de Moran para as simulações por movimento browniano (valores médios representados pelos quadrados, e intervalo de confiança de 95% representado pelas barras) e para os valores dos *scores* do primeiro (C) e do segundo (D) eixos da PCA das 12 variáveis ambientais.

Autocorrelação filogenética

A partir da análise de componentes principais, selecionamos os dois primeiros eixos – que explicam 60,29 e 22,28% da variação dos dados ambientais – como representação do nicho ecológico das espécies. O primeiro eixo está relacionado principalmente às variáveis de temperatura média, altitude e inclinação, enquanto o

segundo eixo relaciona-se mais fortemente com as variáveis de precipitação e de sazonalidade (ver seção Material suplementar para os resultados da PCA).

Tabela 2: Correlogramas filogenéticos dos *scores* dos dois primeiros eixos da PCA das 12 variáveis ambientais e das simulações por movimento browniano, utilizando o coeficiente *I* de Moran calculado para quatro classes de distância filogenética. Entre parênteses estão a porcentagem de valores significativos (em 100 simulações) e os valores de *p* (que são significativos quando menores que 0.0125 pelo critério de Bonferroni).

Classe	<i>I</i> de Moran		
	Movimento Browniano (%)	PCA – 1º eixo (<i>p</i>)	PCA – 2º eixo (<i>p</i>)
1	0,17807 (21)	0,448 (0,123)	-0,049 (0,956)
2	0,13977 (21)	0,374 (0,009)	0,175 (0,183)
3	0,13687 (16)	0,01 (0,412)	0,239 (< 0,001)
4	0,14104 (17)	-0,122 (0,001)	-0,216 (< 0,001)

A autocorrelação média dos valores simulados por movimento browniano diminuiu da primeira para a segunda classe de distância, para depois variar pouco entre as classes restantes (Tabela 2 e Figura 2, C e D). A autocorrelação dos *scores* do primeiro eixo da PCA diminuiu da primeira até a última classe, e os valores de *I* de Moran da segunda e quarta classes foram estatisticamente significativos (Tabela 2, Figura 2C). A autocorrelação dos *scores* do segundo eixo aumentaram da primeira até a terceira classe, para depois diminuir na última; apenas os valores de *I* das duas últimas classes foram estatisticamente significativos (Tabela 2, Figura 2D). Nos dois casos, os valores estatisticamente significativos de autocorrelação foram diferentes do intervalo de confiança de 95% dos valores médios esperados pela evolução por movimento browniano.

Discussão

Os resultados das comparações dos modelos de nicho com a filogenia completa evidenciam a existência do processo de conservação de nicho ecológico na história evolutiva do grupo, um resultado compatível com evidências referentes a diversos outros grupos de organismos e métodos distintos de verificar a existência deste processo (Ackerly 2004; Hawkins et al. 2007; Peterson et al. 1999; Prinzing et al. 2001). Mas este não é um processo sempre presente; veja Knouft et al. (2006) e Silvertown et al. (2006) para exemplos nos quais não há este efeito. Estas comparações realizadas com a filogenia completa, entretanto, não nos permitem entender em detalhe como este processo pode ter atuado durante a diversificação destas espécies nem saber se este processo é diferente do sinal filogenético que se espera que uma característica qualquer deva apresentar.

Quando realizamos as comparações de matrizes a partir das classes de distância da filogenia, a presença de conservação de nicho ainda é evidente, mas só detectamos os efeitos deste processo entre a primeira e sexta classes. Uma explicação biológica para este resultado seria a presença de processos competitivos durante (ou logo após) a diversificação dos grupos: se espécies irmãs recém separadas compartilham sua área de distribuição (ou parte dela), pode ter existido pressão de seleção que tenha criado mais divergência de nicho do que seria esperado por um processo de especiação alopátrica no qual não há interação entre as novas espécies formadas. Esta seria uma interpretação coerente com resultados de outros trabalhos que mostram a diferença entre nichos de espécies irmãs (Knouft et al. 2006; Losos et al. 2003).

Por outro lado, é possível explicar estes resultados como um mero artefato estatístico: existem poucas espécies nas últimas duas classes de distância filogenética, e o pequeno número de graus de liberdade tornaria impossível detectar efeitos

estatisticamente significativos. Neste caso, a evidência de competição como um fator importante durante a história de diversificação deste grupo só seria óbvia se existisse correlação negativa entre as distâncias ambientais e filogenéticas, uma vez que tal resultado não poderia surgir como consequência de pequeno tamanho amostral.

Apesar da tendência de que um aumento na distância filogenética esteja associado a um aumento na divergência ambiental, observamos que espécies filogeneticamente distantes podem apresentar nichos próximos. Este padrão é compreensível se pensarmos em outros processos que podem ter afetado a história evolutiva deste grupo: mudanças de distribuição por migração, posteriores aos processos de especiação que levaram à separação entre as espécies, podem explicar porque alguns pares de espécies são filogeneticamente distantes, mas possuem nichos semelhantes. Um exemplo evidente surge se compararmos dois pares de espécies com distância filogenética máxima: *P. peckolti* e *P. nigrior* possuem distância filogenética 18, e a distância entre os centróides de seus nichos, quando calculada por distância de mahalanobis é de 5,15; *P. vitae* e *P. sooretamae* possuem a mesma distância filogenética, mas uma distância ambiental de 56,42, mais de dez vezes maior. À medida que aumenta o tempo de divergência entre as espécies, podemos pensar na conservação de nicho como um processo que estabelece uma tendência de divergência ambiental (com um limite máximo esperado em relação a cada grau de divergência evolutiva), enquanto processos migratórios podem “deslocar” as espécies para nichos mais semelhantes.

Os resultados das medidas de autocorrelação filogenética dos *scores* dos dois primeiros eixos da PCA mostram correlogramas que claramente não seguem o padrão esperado por movimento browniano. O padrão observado pelas simulações de evolução por movimento browniano é o resultado esperado de uma característica que evolui por

deriva genética (Diniz-Filho 2001). Espera-se, então, que padrões diferentes destes indiquem a ação da seleção natural, criando padrões de autocorrelação maiores ou menores do que aqueles esperados pelo acaso.

No caso do correlograma dos *scores* do primeiro eixo da PCA, observamos um valor de autocorrelação na primeira classe de distância maior que o esperado pela evolução por deriva genética. Isto evidencia que, além do resultado já evidente pela comparação entre matrizes, o processo de conservação de nicho teve um efeito na evolução do grupo que é maior do que o sinal filogenético que poderia ser encontrado na evolução de uma característica qualquer. Este é um resultado coerente com a idéia de que diversos mecanismos (seleção estabilizadora, fluxo gênico, pleiotropia e falta de variabilidade genética) podem afetar o nicho ecológico das espécies, gerando a conservação desta característica (como descrito em Wiens & Graham (2005)). O restante do correlograma mostra um aumento – também maior do que esperado por evolução ao acaso – da divergência de nicho à medida que se aumenta a distância evolutiva entre as espécies. Este cenário sugere que, após o surgimento de uma nova linhagem, processos seletivos a afastam das linhagens próximas, o que pode significar o efeito de processos competitivos na evolução das espécies do grupo.

O padrão é um pouco diferente quando observamos os resultados de autocorrelação filogenética do segundo eixo da PCA. Neste caso, os valores de *I* de Moran das duas primeiras classes não mostram evidências de conservação de nicho, uma vez que não são diferentes de sua expectativa nula. Já o mesmo padrão observado para o primeiro eixo é observado se olharmos isoladamente para as duas últimas classes, cujos valores de *I* são estatisticamente significativos. Esta diferença indica que componentes distintos do nicho ecológico das espécies podem ter respostas evolutivas independentes. Ou seja, os processos responsáveis por gerar os padrões evolutivos nas

características de nicho ecológico destas espécies podem ter atuado de maneiras diferentes em cada componente de nicho ecológico, o que só se tornou evidente ao “desmembrarmos” os nichos a partir da PCA.

Em resposta a Losos (2008a), Wiens (2008) chama a atenção de que testes com o objetivo de se verificar a existência da conservação de nicho ecológico dependem do contexto específico a ser estudado. Neste trabalho, as abordagens metodológicas adotadas revelaram resultados consistentes entre si, mas que chamam a atenção para diferentes aspectos do problema. Ao comparar as matrizes de distância filogenética, podemos comprovar a existência do processo de conservação de nicho, e como a diferença entre os nichos das espécies aumenta com a distância filogenética. As medidas de autocorrelação, associadas às simulações de evolução por movimento browniano complementaram este cenário, indicando: (i) como o processo de conservação de nicho pode ser maior do que o esperado por evolução por deriva genética, e (ii) como diferentes componentes do nicho ecológico podem responder de maneiras distintas aos processos evolutivos subjacentes.

Por fim, é importante chamar a atenção de que a existência do processo de conservação de nicho tem grande importância da perspectiva da biologia da conservação (Holt & Gomulkiewicz 2004). Uma vez que as espécies estão submetidas a uma tendência global de mudança climática, podemos esperar que este processo possa levar espécies à extinção, por não conseguirem se adaptar a estas mudanças (Holt & Gomulkiewicz 2004; Wiens & Graham 2005). Os nichos funcionariam, nesta situação, como uma restrição na resposta das espécies às mudanças ambientais (Martínez-Meyer et al. 2004), e se os efeitos da conservação de nicho forem muito fortes, espera-se que conjuntos inteiros de espécies aparentadas possam ser perdidos, representando a perda de uma grande quantidade de história filogenética. No entanto, os padrões que

observamos em *Partamona* podem evidenciar que espécies próximas podem ter uma separação de nicho ainda recente e que a sobrevivência ou a capacidade de algumas delas em resistir às mudanças climáticas pode preservar a história evolutiva do grupo.

Referências bibliográficas

- Ackerly, D. D. 2004 Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist* 163, 654-671.
- Barreto, L. S. and Castro, M. S. 2007 Ecologia de nidificação de abelhas do gênero *Partamona* (Hymenoptera: Apidae) na caatinga, Mlagres, Bahia. *Biota Neotropica* 7, 137-142.
- Camargo, J. M. F. and Pedro, S. R. M. 2003 Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia* 47, 311-372.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2001 Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55, 1104-1109.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. 1991 *The comparative method in evolutionary biology*, 1st edn. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A., and Soeller, S. A. 2007 Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *American Naturalist* 170, S16-S27.
- Holt, R. D. and Gomulkiewicz, R. 2004 Conservation implications of niche conservatism and evolution in heterogeneous environments. In *Evolutionary conservation biology* (eds. R. Ferrière, U. Dieckmann, and D. Couvert), pp. 244-264. Cambridge: Cambridge University Press.
- Knouft, J. H., Losos, J. B., Glor, R. E., and Kolbe, J. J. 2006 Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 87, S29-S38.
- Kozak, K. H., Graham, C. H., and Wiens, J. J. 2008 Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 141-148.
- Losos, J. B., Leal, M., Glor, R. E., Queiroz, K., Hertz, P. E., Schettino, L. R., Lara, A. C., Jackman, T. R., and Larson, A. 2003 Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* 424, 542-545.

- Losos, J. B. 2008a Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11, 995-1003.
- Losos, J. B. 2008b Rejoinder to Wiens (2008): Phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters* 11, 1005-1007.
- Manly, B. F. J. 1994 *Multivariate Statistical Methods: A Primer*, 2nd edn. London: Chapman and Hall.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., and Hargrove, W. W. 2004 Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13, 305-314.
- Pedro, S. R. M. and Camargo, J. M. F. 2003 Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47, 1-117.
- Peterson, A. T. and Holt, R. D. 2003 Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* 6, 774-782.
- Peterson, A. T., Soberon, J., and Sanchez-Cordero, V. 1999 Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265-1267.
- Pickett, S. T. A., Kolasa, J., and Jones, C. G. 1994 *Ecological understanding*, 1st edn. San Diego: Academic Press.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., and Brandl, R. 2001 The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268, 2383-2389.
- Silvertown, J., McConway, K., Gowing, D., Dodd, M., Fay, M. F., Joseph, J. A., and Dolphin, K. 2006 Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 39-44.
- Soberon, J. 2007 Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10, 1115-1123.
- Wiens, J. J. 2004 Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58, 193-197.
- Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004 Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 639-644.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. 2005 Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36, 519-539.
- Wiens, J. J. 2008 Commentary on Losos (2008): Niche conservatism deja vu. *Ecology Letters* 11, 1004-1005.

Material suplementar – Capítulo 1

Dados de distribuição

A Tabela S1 mostra o número de registros únicos (i.e., registros espacialmente independentes em relação à resolução dos dados ambientais) para cada espécie.

O banco de dados fornecido conta com informações das coleções: Coleção Entomológica Moure & Costa (CEMeC), Coleção Entomológica Paulo Nogueira-Neto - IB/USP (CEPANN), Coleção Entomológica do Depto. de Sistemática e Ecologia/UFPB (DSEC), Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (Hymenoptera) (DZUP-Hymenoptera), Coleção de Hymenoptera (INPA-Hymenoptera), Plebeia - Coleção Entomológica de Polinizadores (Plebeia-UFPE) e Coleção de Abelhas do Departamento de Biologia - FFCLRP/USP (RPSP). Boa parte destes registros de distribuição está presente no trabalho de Pedro & Camargo (2003).

Tabela S1: Número de registros de ocorrência espacialmente únicos para cada espécie descrita do gênero *Partamona*.

Espécie	Nº de registros
<i>P. aequatoriana</i>	7
<i>P. ailyae</i>	137
<i>P. auripennis</i>	24
<i>P. batesi</i>	14
<i>P. bilineata</i>	31
<i>P. chapadicola</i>	16
<i>P. combinata</i>	68
<i>P. criptica</i>	11
<i>P. cupira</i>	37
<i>P. epiphytophila</i>	58
<i>P. ferreirai</i>	35
<i>P. grandipennis</i>	4
<i>P. gregaria</i>	12
<i>P. helleri</i>	79
<i>P. littoralis</i>	2
<i>P. mourei</i>	42
<i>P. mulata</i>	12
<i>P. musarum</i>	18
<i>P. nhambiquara</i>	67
<i>P. nigrilabis</i>	1
<i>P. nigrior</i>	8
<i>P. orizabaensis</i>	26
<i>P. pearsoni</i>	31
<i>P. peckolti</i>	46
<i>P. rustica</i>	8
<i>P. seridoensis</i>	31
<i>P. sooretamae</i>	8
<i>P. subtilis</i>	5
<i>P. testacea</i>	146
<i>P. vicina</i>	131
<i>P. vitae</i>	1
<i>P. xanthogastra</i>	3
<i>P. yungarum</i>	4

A figura S1 mostra a localização dos registros de ocorrência conhecidos para todas as espécies do gênero *Partamona*. Apesar de existirem regiões onde o esforço de coleta foi obviamente maior, podemos notar que as informações de ocorrência estão bem distribuídas ao longo do que é a área de distribuição conhecida para as espécies do gênero.

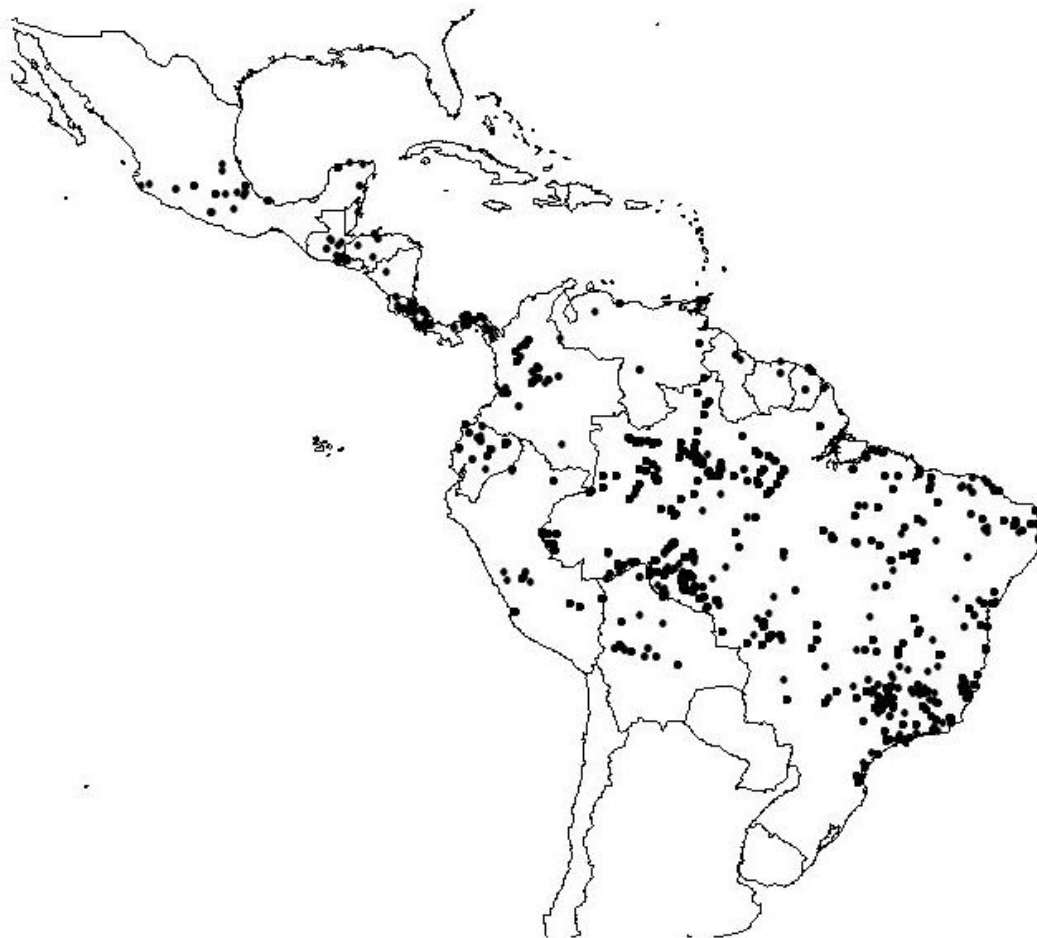


Figura S1: Localização dos registros de ocorrência espacialmente únicos de todas as espécies do gênero *Partamona*.

Filogenia

A figura S2 mostra a reprodução da filogenia de 32 das 33 espécies de *Partamona*, conforme o trabalho de Camargo e Pedro (2003). Esta hipótese filogenética foi construída com base na combinação de caracteres de morfologia de indivíduos e de ninhos. *P. nigrilabis*, a única espécie descrita que não está presente na filogenia, é quase indistinguível morfologicamente de *P. nigrior*, e só é considerada uma espécie distinta devida à descontinuidade geográfica em relação a esta espécie.

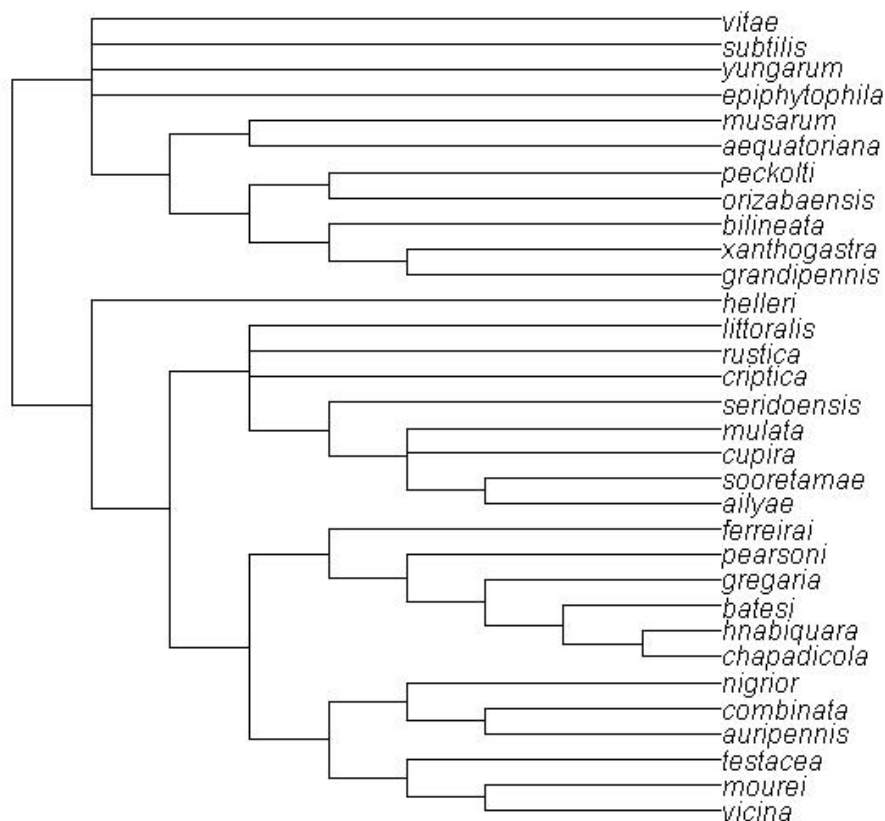


Figura S2: Hipóteses filogenética para 32 espécies do gênero *Partamona*, proposta por Camargo e Pedro (2003). A espécie *P. nigrilabris* é a única espécie descrita para o gênero ausente na filogenia.

Variáveis de nicho

A figura S3 mostra a relação das 12 variáveis de nicho ecológico usadas com os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) feita para reduzir a dimensionalidade dos dados.

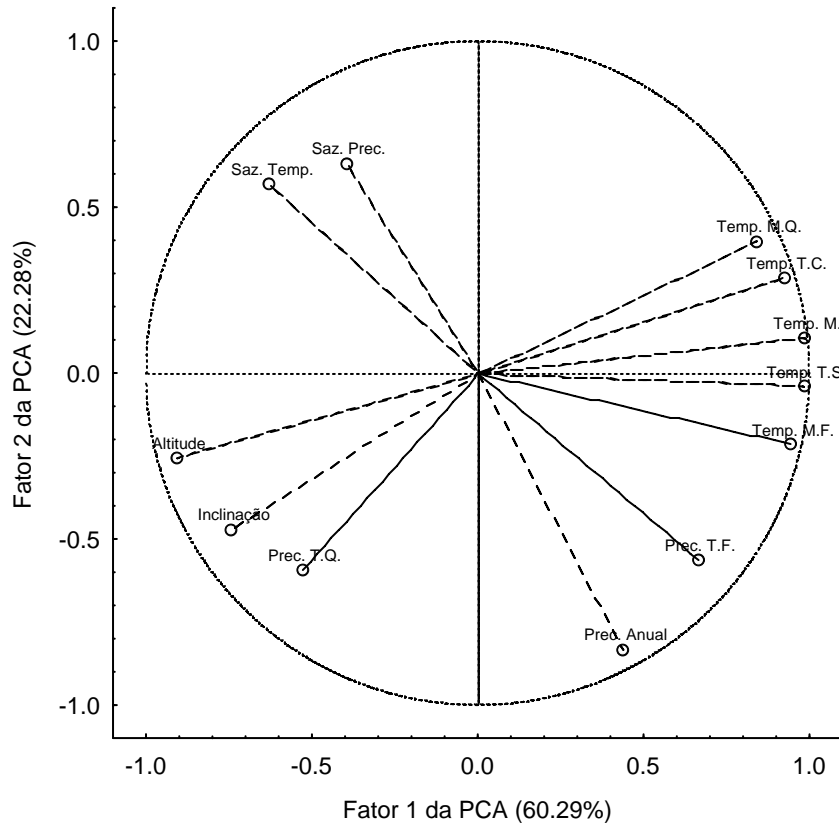


Figura S3: Relaçes das 12 variveis ambientais com os dois primeiros eixos da PCA. Abreviaçes: Saz. = Sazonalidade, Temp. = Temperatura, T.Q. = Trimestre mais quente, T.F. = trimestre mais frio, M.F. = ms mais quente, T.S. = trimestre mais seco, M. = mdia, T.C. – trimestre mais chuvoso, M.Q. = ms mais quente.

CAPÍTULO 2

MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE *PARTAMONA* (APIDAE: MELIPONINI): IMPACTOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS E LACUNAS NA CONSERVAÇÃO

**MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE PARTAMONA (APIDAE:
MELIPONINI): IMPACTOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS E LACUNAS NA
CONSERVAÇÃO**

Marcos Vinícius Carneiro Vital¹, Paulo De Marco Jr²

¹ Programa de Pós-graduação em Entomologia, Departamento de Biologia Animal,
Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, CEP 36570-000

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil, CEP 74001-970

Resumo

Um dos esforços para mitigar a atual taxa de extinção de espécies é a criação de áreas de preservação que possam representar, idealmente, a diversidade biológica existente em uma região. O ambiente destas áreas, entretanto, pode deixar de ser adequado devido a mudanças climáticas. Métodos de modelagem de distribuição potencial permitem lidar com escassez de informações sobre as espécies e projetar modelos de distribuição em cenários de mudanças de clima. Neste trabalho, criamos modelos de distribuição potencial para as espécies de *Partamona*, e projetamos estes modelos em um cenário de clima futuro. Utilizamos destes modelos para avaliar a eficiência das Unidades de Conservação no Brasil em representar as espécies do grupo e para medir alterações desta eficiência como consequência das mudanças do clima. Nossos resultados indicam que a maior parte das espécies de *Partamona* terá sua distribuição reduzida no futuro, e que as UCs terão menor eficiência em representá-las. Usando critério de que pelo menos 10% da distribuição das espécies deveriam estar representados nas UCs e a redução esperada na distribuição futura, destacamos a importância de avaliar o status da conservação de destacamos *P. helleri*, *P. cupira*, *P. seridoensis* e *P. sooretamae*. Este tipo de abordagem (que pode ser considerada otimista do ponto de vista da conservação) pode ser útil em situações nas quais não há expectativa *a priori* do risco de extinção das espécies de um grupo, funcionando como um estudo preliminar que pode indicar a necessidade de pesquisar determinadas espécies.

Palavras-chave: Maxent; Análise de Lacunas; Modelagem de distribuição potencial; Mudanças climáticas; *Partamona*; Meliponini.

Introdução

A taxa de extinção de espécies observada atualmente (e sua conseqüente extrapolação para o futuro) é no mínimo alarmante (Pimm & Raven 2000). Testemunhamos perdas na diversidade biológica (em diversas escalas) numa proporção que aparentemente só possui equivalência nos episódios passados de extinção em massa (Pimm et al. 1995). Portanto, medidas que promovam a conservação de áreas naturais visando regiões de alta riqueza de espécies são essenciais (Margules 2000; Myers et al. 2000). A idéia básica por trás destas medidas é a de que, se boa parte das espécies existentes for representada em áreas na qual a influência antrópica (direta ou indireta) é mínima, as taxas de extinção devem diminuir.

Um cenário ideal para a conservação de uma região seria uma rede de áreas protegidas que incluíssem todas as espécies que ocorrem na área. Tal objetivo pode ser alcançado a partir de um processo sistemático de planejamento para a conservação, que pode ser dividido em seis etapas (Margules 2000): (i) compilação de dados de biodiversidade; (ii) identificação de metas para a conservação; (iii) revisão de áreas protegidas existentes; (iv) seleção de áreas protegidas adicionais; (v) implementação de ações de conservação; e (vi) manutenção das áreas protegidas.

Uma das metas estabelecidas em 1993 pelo Quarto Congresso Mundial de Parques e Áreas Protegidas (IUCN 1993) para a rede global de áreas protegidas era atingir no mínimo a proporção de 10% de proteção das áreas naturais do mundo. Em 2003, o quinto congresso (IUCN 2003) relatou que a meta fora alcançada e que 11,5% da superfície terrestre estava representada em áreas protegidas. O planejamento de novas áreas deveria, então, partir da avaliação da eficiência das áreas existentes em representar a diversidade de espécies. Uma das maneiras de se verificar o estado de

conservação de um grupo de espécies é avaliar a proporção de sua distribuição nos sistemas de áreas protegidas. Esta abordagem, conhecida como análise de lacunas busca identificar ambientes ou espécies que não se encontram suficientemente protegidos, auxiliando no estabelecimento de prioridades para a conservação (Jennings 2000; Rodrigues et al. 2004; Scott et al. 2001). Uma vez identificadas espécies que não estão suficientemente protegidas, podemos então utilizar esta informação para o planejamento das novas áreas de proteção.

Esta visão de preservação de espécies apresentada até o momento assume (mesmo que apenas implicitamente) que os sistemas de unidades de conservação, uma vez funcionando de maneira eficiente, poderão manter as taxas de extinção em níveis aceitáveis a longo prazo. Entretanto, adotar esta visão atualmente deveria ser considerado, no mínimo, ingenuidade. Dado o atual panorama de aquecimento do clima (Peterson et al. 2001; Peterson et al. 2002) e de mudanças climáticas (sejam elas drásticas ou graduais) esperadas para o futuro, a eficiência das unidades de conservação poderá ficar comprometida, na medida em que seu clima local pode deixar de ser adequado para as espécies presentes (Hannah et al. 2007). Portanto, o planejamento de áreas para a conservação deveria levar em consideração os impactos destas mudanças sobre a distribuição dos organismos, agrupando novas áreas que farão parte das mudanças de distribuição das espécies (Hannah et al. 2002). Seria conveniente, então, prever qual deverá ser a distribuição futura de espécies ameaçadas (ou que possam vir a ser ameaçadas) em um cenário de mudanças climáticas, e qual o impacto esperado das mudanças sobre o tamanho da área de distribuição das espécies.

Um dos obstáculos mais importantes na escolha e planejamento de áreas para a conservação é a escassez de informações de distribuição geográfica das espécies (Lewinsohn et al. 2005). Este é um problema particularmente grave em regiões de

grande diversidade biológica, e mais ainda em grupos extremamente diversos, mas pouco conhecidos, como os insetos (Leather et al. 2008). A ausência de informações detalhadas sobre a distribuição pode prejudicar esforços de um planejamento sistemático voltado para a conservação destes grupos. Uma solução, então, seria reunir informações disponíveis em museus e na literatura científica sobre registros de ocorrência das espécies, e criar estimativas de sua distribuição para avaliar seu *status* de conservação. Existe uma ampla variedade de métodos desenvolvidos com o intuito de se modelar os fatores que determinam a distribuição das espécies e “aplicá-los” em diferentes regiões de forma a prever sua distribuição potencial (Austin M.P. 2002; Farber & Kadmon 2003; Phillips et al. 2006; Segurado & Araujo 2004). Estes métodos também podem ser facilmente extrapolados e aplicados em diferentes cenários climáticos, na tentativa de prever a distribuição dos organismos frente a mudanças ambientais, a partir de projeções climáticas para o futuro (Peterson et al. 2002; Rodríguez et al. 2007).

As abelhas compõem um grupo interessante para a definição de estratégias de conservação, sendo extremamente diversas em sistemas neotropicais, com 1576 espécies descritas (e uma estimativa de 3000 espécies existentes) (Silveira et al. 2002). Seu conhecimento taxonômico é bem desenvolvido, mas ainda restam muitas lacunas de conhecimento sobre as espécies. Sua preservação está associada à manutenção de “serviços” de polinização, o que as tornam interessantes do ponto de vista econômico: a manutenção de matas nativas e a conseqüente preservação da fauna de abelhas presente aumentam, por exemplo, a produtividade de café (De Marco & Coelho 2004). Desta forma, a preservação de abelhas pode servir de estímulo para a preservação de habitats e, conseqüentemente, para a preservação de outros grupos de organismos. Esta abordagem apóia-se na idéia de que existe uma coincidência dos efeitos ambientais e

históricos que geram e mantêm a diversidade de diferentes grupos de organismos (Lamoreux et al. 2006). Se este pressuposto for verdadeiro para a maior parte dos organismos, então esta estratégia pode apresentar resultados adequados. Deste ponto de vista, o uso de insetos pode ser bastante interessante, pois devem responder às variáveis ambientais em escalas espaciais muito menores do que os vertebrados normalmente usados (como aves e mamíferos).

O uso de modelos de distribuição potencial para prever a distribuição das espécies no futuro depende de um pressuposto importante, de que as espécies tendem a acompanhar as mudanças climáticas ocupando áreas com clima adequado e sendo extintas em áreas que deixam de ser favoráveis. Esta resposta das espécies pode ser esperada se existirem pressões seletivas que favoreçam a manutenção das características associadas ao nicho ecológico, em oposição à possibilidade de adaptação às novas condições climáticas: pressões associadas ao processo de conservação de nicho ecológico (Harvey & Pagel 1991; Peterson et al. 1999; Wiens & Graham 2005). No primeiro capítulo deste trabalho, mostramos evidências deste processo na evolução das espécies do gênero *Partamona*, e assumimos que as espécies deste grupo têm a tendência de responder a mudanças de clima através de mudanças na distribuição.

Neste capítulo, tivemos como objetivo gerar modelos de distribuição potencial das espécies de *Partamona* a partir de seus registros conhecidos de ocorrência e projetar estes modelos em um cenário de clima futuro que prevê efeitos do aumento da quantidade de carbono na atmosfera terrestre para os próximos 100 anos, medindo os possíveis efeitos das mudanças climáticas globais sobre as espécies do gênero. Mais especificamente, foi nosso objetivo:

- Gerar estimativas do tamanho da área ocupada por cada espécie, e medir as diferenças de tamanho das áreas de distribuição potencial atuais e futuras.

- Gerar mapas de distribuição da riqueza potencial de espécies de *Partamona* a partir dos modelos de distribuição potencial de cada espécie e medir os efeitos das mudanças de clima sobre a distribuição de riqueza do gênero.
- Comparar a distribuição das espécies com a distribuição das Unidades de Conservação (UCs) do Brasil, medindo os efeitos da mudança de clima sobre a área potencialmente ocupada pelas espécies nas áreas protegidas.
- Comparar a distribuição de riqueza potencial do gênero com a distribuição das UCs, medindo os efeitos das mudanças sobre a riqueza potencial que ocorre nas áreas protegidas.

Metodologia

Utilizamos as mesmas informações de distribuição geográfica do gênero *Partamona* descritas no primeiro capítulo desta tese. De posse destes dados, criamos modelos da distribuição potencial de cada uma das espécies utilizando o Maxent (Phillips et al. 2006). Como algumas das espécies possuem apenas uma pequena quantidade de dados de ocorrência, não criamos modelos para aquelas com menos de cinco registros únicos de distribuição (registros independentes dentro da resolução dos dados ambientais). Este limite foi estabelecido porque, apesar do Maxent ser uma metodologia adequada para espécies raras (Hernandez et al. 2006), modelos criados com menos do que cinco pontos de ocorrência têm sua precisão seriamente reduzida (Pearson et al. 2007).

O Maxent é uma técnica de *machine-learning* que busca caracterizar probabilidades de distribuição de uma espécie a partir de informações de registros de ocorrência. Este método encontra a probabilidade de distribuição que possui a máxima

entropia (aproximando-se da distribuição uniforme) com a restrição de que os valores esperados para as variáveis ambientais estejam de acordo com os valores reais observados nos pontos de ocorrência (Phillips et al. 2006).

Utilizando a mesma base de dados ambientais (WORLDCLIM) usada no primeiro capítulo, selecionamos seis variáveis ambientais para a construção dos modelos de distribuição potencial: temperatura média anual, sazonalidade da temperatura, temperatura máxima no mês mais quente, temperatura mínima no mês mais frio, precipitação anual e sazonalidade da precipitação.

Como critério para que o Maxent defina um limiar a partir do qual um ambiente é considerado adequado para uma determinada espécie, utilizamos o menor limiar obtido para uma ocorrência utilizada na construção do modelo (*Minimum training presence*). Este critério, considerado adequado especialmente para a modelagem de espécies com objetivos de conservação (Pearson et al. 2007), significa que os modelos resultantes compõem um cenário otimista da distribuição das espécies analisadas.

Como critério de avaliação dos modelos, utilizamos os valores de área abaixo das curvas ROC (AUC, *area under curve*), que são as curvas entre a sensibilidade (proporção de previsões corretas da presença de uma espécie) e o inverso da especificidade (proporção de previsões corretas da ausência da espécie). Os valores de AUC podem variar de 0 a 1; um valor de 0.5 representa um modelo com a mesma eficiência de uma previsão aleatória, enquanto um valor igual a 1 representa um ajuste perfeito. Os modelos foram considerados adequados apenas quando apresentaram um valor de AUC maior do que 0.7 (Elith et al. 2006).

Para prever os possíveis efeitos de mudanças climáticas sobre a distribuição das espécies estudadas, projetamos os modelos em um “cenário climático” futuro de acordo com o modelo de clima *Community Climate System Model* - CCSM 3, composto por

quatro modelos distintos de simulação simultânea da atmosfera terrestre, oceanos, superfície terrestre e geleiras, e um componente central de engate, que permite avaliação do futuro climático esperado. Este é considerado um cenário otimista, que estima um aumento da temperatura de 2,6 °C nos próximos 100 anos (<http://www.cesm.ucar.edu/>).

A partir dos modelos produzidos, calculamos a área (em quilômetros quadrados) de distribuição predita a partir do limiar mínimo e consideramos estes valores como uma estimativa da área de vida das espécies, para, então, calcularmos a alteração proporcional esperada no tamanho desta área como consequência das mudanças climáticas globais esperadas para os próximos 100 anos.

Os modelos criados para cada espécie (e suas respectivas projeções para o clima futuro) foram somados para produzir mapas de riqueza potencial de espécies (ou seja, mapas que indicam o número de espécies do gênero para as quais uma determinada localidade seria adequada).

Os mapas de riqueza potencial e os de distribuição potencial das espécies com registros no país foram, então, sobrepostos com um mapa das Unidades de Conservação do Brasil (tanto as de proteção integral quanto as de uso sustentável, disponível em <http://www.ibama.gov.br/zoneamento-ambiental>). Desta forma, calculamos a área ocupada pelos modelos que coincide com as UCs e medimos a diferença entre a área potencial ocupada atualmente e no futuro dentro de áreas protegidas (comparando por espécie e por cada valor de riqueza potencial). Calculamos também o número de registros únicos de ocorrência de cada espécie que coincidem com UCs, e a proporção da área de distribuição de cada espécie que se encontra dentro de UCs.

Resultados

Os modelos de distribuição não foram criados para seis espécies do gênero, das quais possuímos menos do que cinco registros únicos de ocorrência (veja Tabela S1 na Seção Material Suplementar do primeiro capítulo): *P. vitae*, *P. yungarum*, *P. xanthogastra*, *P. grandipennis*, *P. littoralis* e *P. nigrilabis*.

Todos os modelos gerados tiveram valores de AUC maiores do que 0,9, indicando sua adequabilidade em relação a uma previsão aleatória de distribuição (Tabela 1).

A área total predita como adequada para a ocorrência de pelo menos uma das espécies de *Partamona* analisadas foi de 18.348.408 km². Quando projetamos os modelos para o cenário de clima futuro, este valor sobe para 18.628.711 km², o que representa um aumento de pouco mais de 1% da área predita. Entretanto, quando comparamos as previsões de áreas adequadas para cada valor de riqueza potencial de espécies no clima atual e no futuro (Figura 1 A e B, e Figura 2 A e B), podemos observar que as áreas de menor riqueza tendem a aumentar de proporção, enquanto as áreas de maior riqueza tendem a diminuir: há uma drástica redução de áreas com riqueza potencial maior do que dezesseis espécies.

Além da mudança no tamanho das áreas de riqueza potencial, podemos observar uma mudança na localização destas áreas (Figura 2 A e B). As áreas de maior riqueza apresentam a tendência de desaparecer na região leste no futuro quando comparadas com as áreas atuais. Também há uma redução da riqueza potencial máxima para o futuro, de 25 para 23 espécies.

Tabela 1: Número de registros únicos usados na construção dos modelos, e valores de AUC (*area under the curve*) das curvas ROC dos modelos gerados pelo Maxent para cada espécie.

Espécie	Número de registros	AUC
<i>P. aequatoriana</i>	7	0,9829
<i>P. ailyae</i>	138	0,9746
<i>P. auripennis</i>	24	0,985
<i>P. batesi</i>	14	0,9921
<i>P. bilineata</i>	32	0,9775
<i>P. chapadicola</i>	16	0,9856
<i>P. combinata</i>	69	0,9759
<i>P. criptica</i>	12	0,9543
<i>P. cupira</i>	37	0,9856
<i>P. epiphytophila</i>	58	0,9725
<i>P. ferreirai</i>	35	0,9963
<i>P. gregaria</i>	12	0,9742
<i>P. helleri</i>	85	0,9915
<i>P. mourei</i>	42	0,9839
<i>P. mulata</i>	12	0,9838
<i>P. musarum</i>	19	0,9906
<i>P. nhambiquara</i>	67	0,9943
<i>P. nigrior</i>	11	0,9738
<i>P. orizabaensis</i>	27	0,9883
<i>P. pearsoni</i>	32	0,9886
<i>P. peckolti</i>	48	0,9887
<i>P. rustica</i>	8	0,9521
<i>P. seridoensis</i>	32	0,9912
<i>P. sooretamae</i>	9	0,9624
<i>P. subtilis</i>	5	0,9183
<i>P. testacea</i>	147	0,9768
<i>P. vicina</i>	131	0,9747

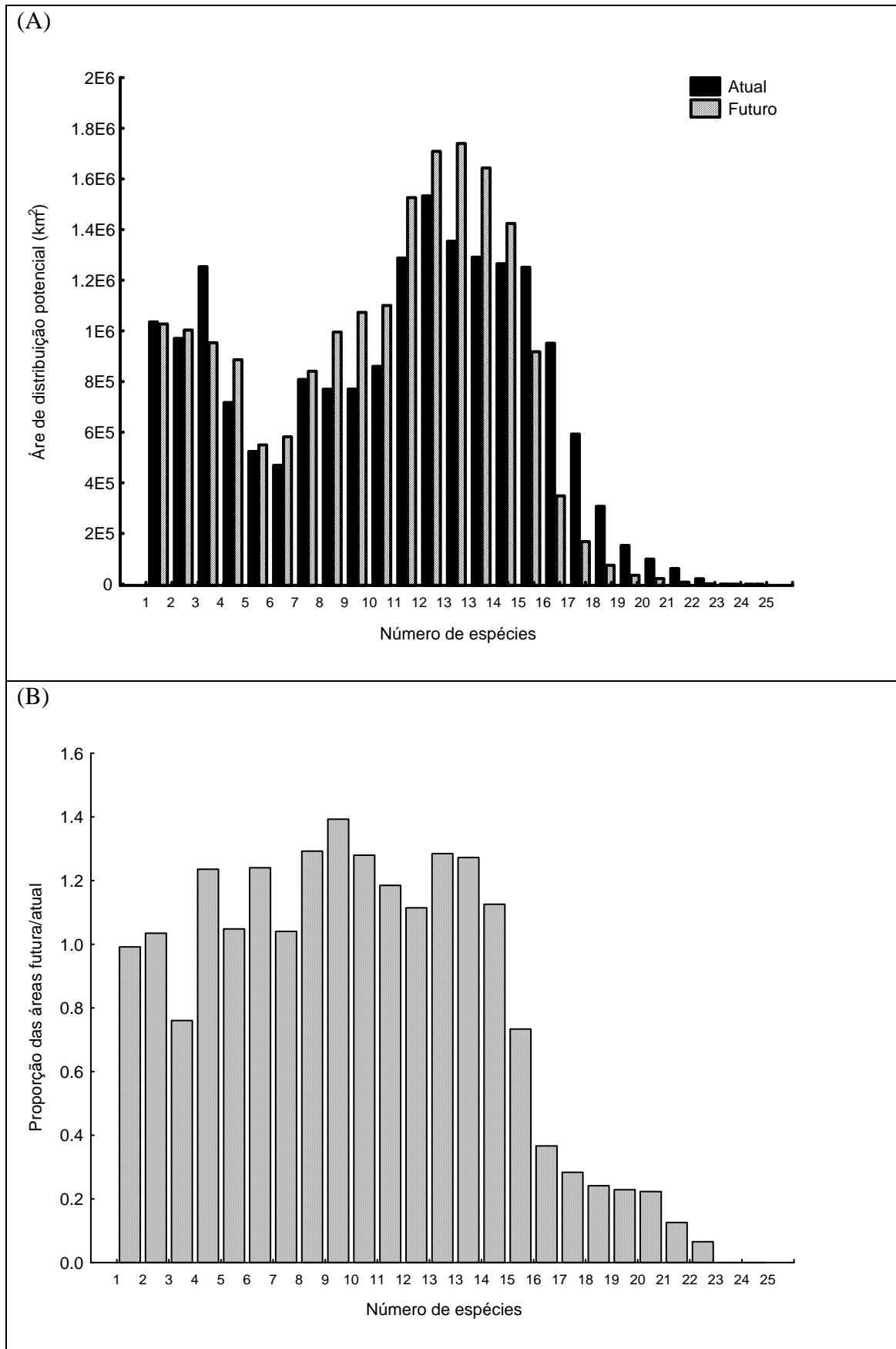


Figura 1: Área ocupada (em km²) por cada valor de riqueza potencial nos cenários de clima atual e futuro (A), e a proporção do tamanho da área ocupada no cenário futuro em relação ao atual (B).

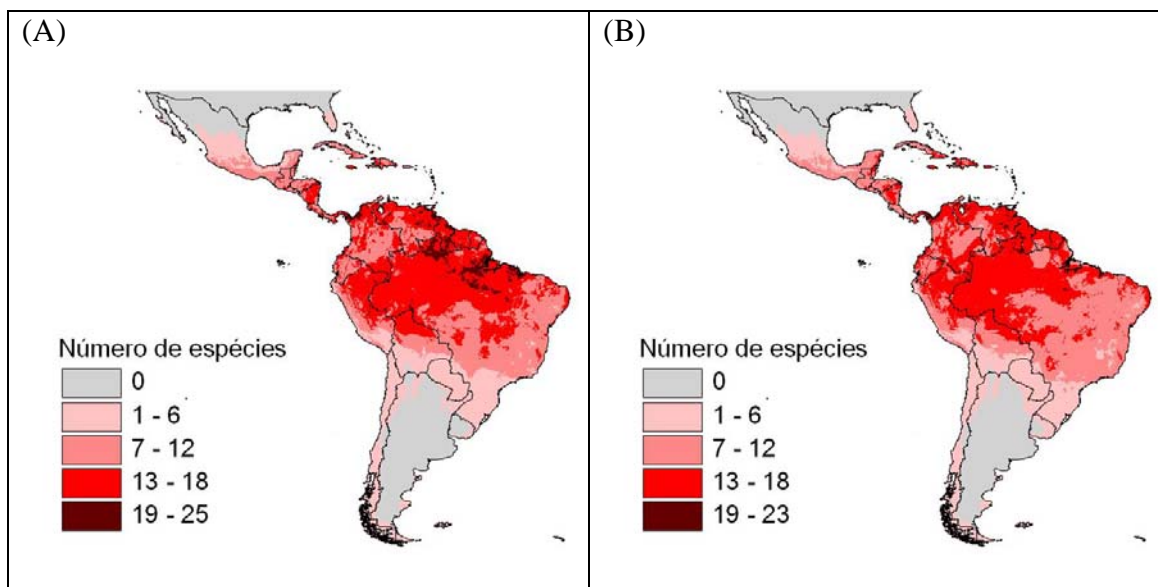


Figura 2: Riqueza potencial de espécies de *Partamona*, gerada pela soma dos modelos de distribuição potencial de cada espécie, projetados no clima atual (A) e futuro (B).

As diferenças encontradas nas áreas de riqueza potencial estão, obviamente, ligadas aos modelos individuais das espécies. Quando observamos o tamanho da área potencial de cada espécie e sua projeção para o futuro (Tabela 2, Figuras 3 a 11), podemos notar que grande parte das espécies sofrerão redução na área potencial. Doze espécies que sofrerão uma redução de pelo menos 10% no tamanho da área, enquanto para seis espécies a área potencial aumentará em pelo menos 10%. As espécies nas quais se espera a maior quantidade de mudanças são *P. batesi* (que deve ter sua área reduzida em mais de 50%) e *P. ferreirai* (cujá área deve aumentar em duas vezes de tamanho).

As figuras 3 a 11 mostram os mapas da distribuição potencial de cada espécie (agrupadas três a três nas figuras) e as projeções para o cenário de clima futuro, começando da espécie com maior proporção de redução (*P. batesi*), e em ordem crescente, até a espécie com maior proporção de aumento de área (*P. ferreirai*).

Tabela 2: Área ocupada (em km²) pelos modelos de distribuição potencial de cada espécie de *Partamona* nos cenários de clima atual e futuro. A última coluna mostra a proporção do tamanho da área ocupada no cenário futuro em relação ao atual.

Espécie	Área ocupada (km ²)		Proporção
	Clima atual	Clima futuro	
<i>P. batesi</i>	3443752	1551069	0,450
<i>P. aequatoriana</i>	4975400	3056500	0,614
<i>P. nhambiquara</i>	4038253	2652206	0,657
<i>P. pearsoni</i>	3339938	2372493	0,710
<i>P. seridoensis</i>	4715570	3636252	0,771
<i>P. helleri</i>	11583213	9094513	0,785
<i>P. combinata</i>	9467836	7803611	0,824
<i>P. epiphytophila</i>	9118688	7609259	0,834
<i>P. peckolti</i>	8525786	7131175	0,836
<i>P. rustica</i>	5966979	5007803	0,839
<i>P. cupira</i>	10508839	8967028	0,853
<i>P. testacea</i>	10539705	9460766	0,898
<i>P. orizabaensis</i>	10493311	9741784	0,928
<i>P. bilineata</i>	5741488	5404186	0,941
<i>P. nigrior</i>	3684561	3546704	0,963
<i>P. criptica</i>	16568712	16369101	0,988
<i>P. musarum</i>	3190655	3156464	0,989
<i>P. sooretamae</i>	5324968	5295133	0,994
<i>P. ailyae</i>	13075620	13212068	1,010
<i>P. vicina</i>	11556365	12086082	1,046
<i>P. mourei</i>	5039385	5540192	1,099
<i>P. subtilis</i>	8825362	10357473	1,174
<i>P. mulata</i>	2480557	3249716	1,310
<i>P. auripennis</i>	3812614	5101476	1,338
<i>P. gregaria</i>	7561876	10266199	1,358
<i>P. chapadicola</i>	3645594	4955770	1,360
<i>P. ferreirai</i>	2089350	4230669	2,025

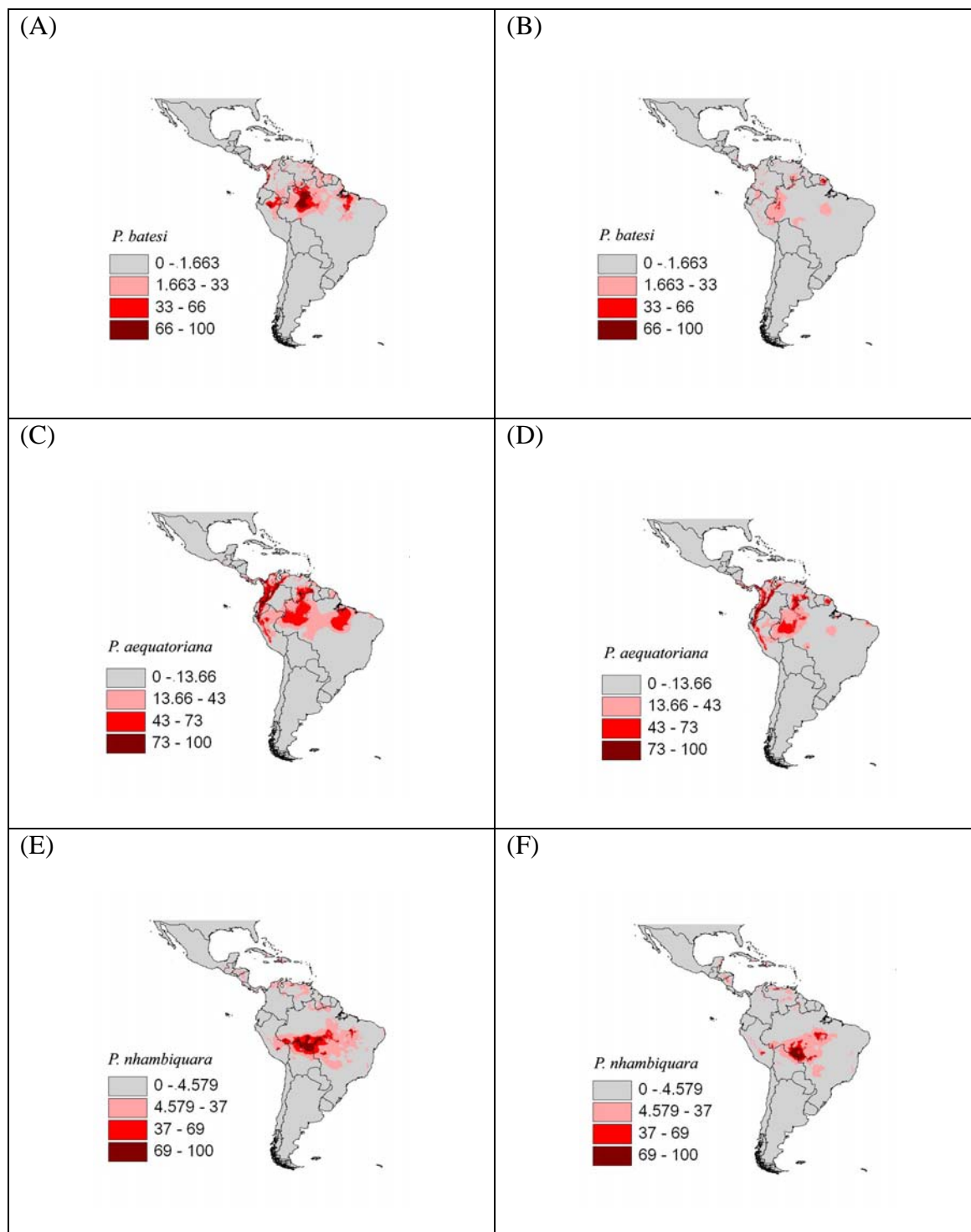


Figura 3: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro) *P. batesi* (A e B), *P. aequatoriana* (C e D) e *P. nhambiquara* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

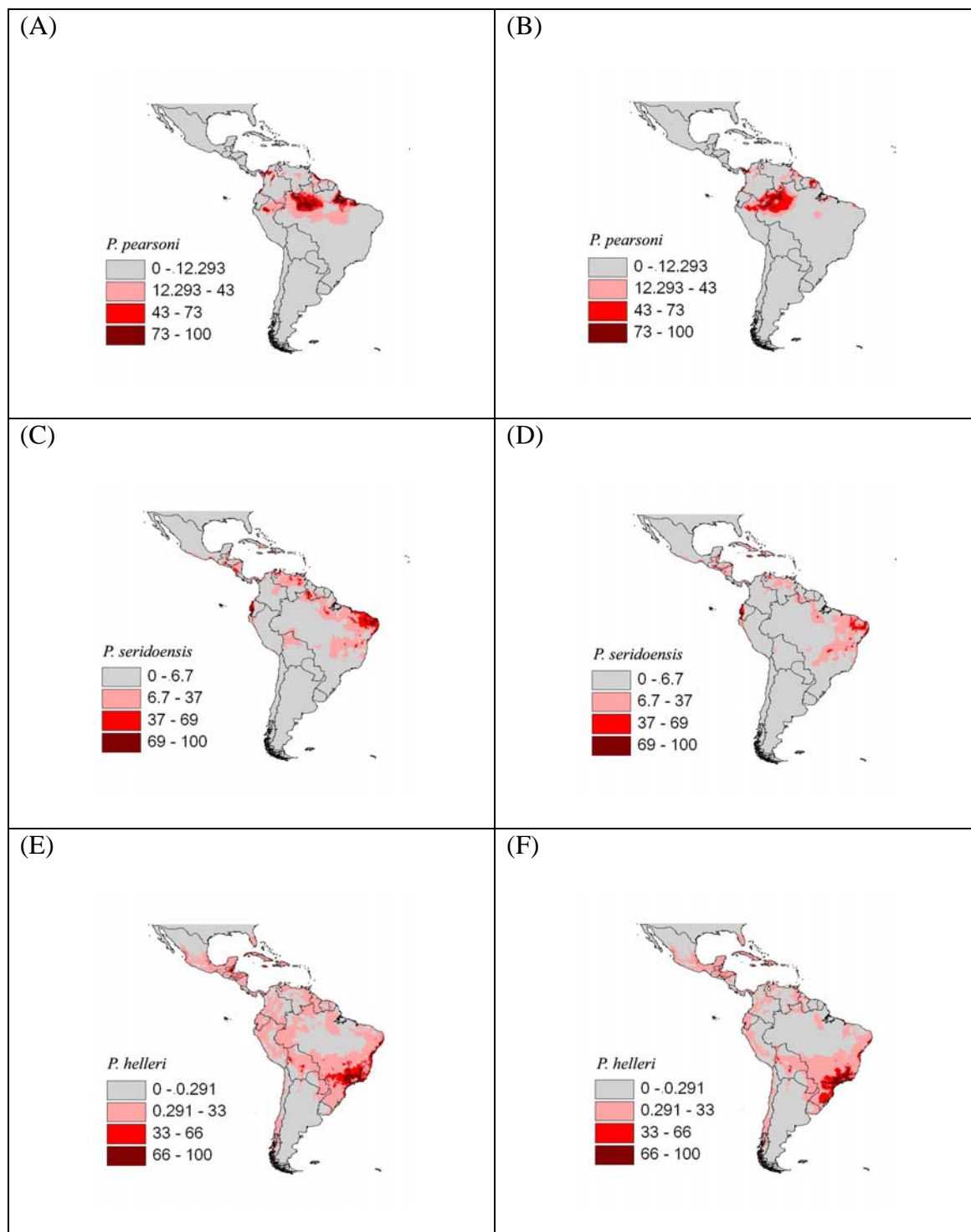


Figura 4 Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. pearsoni* (A e B), *P. seridoensis* (C e D) e *P. helleri* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

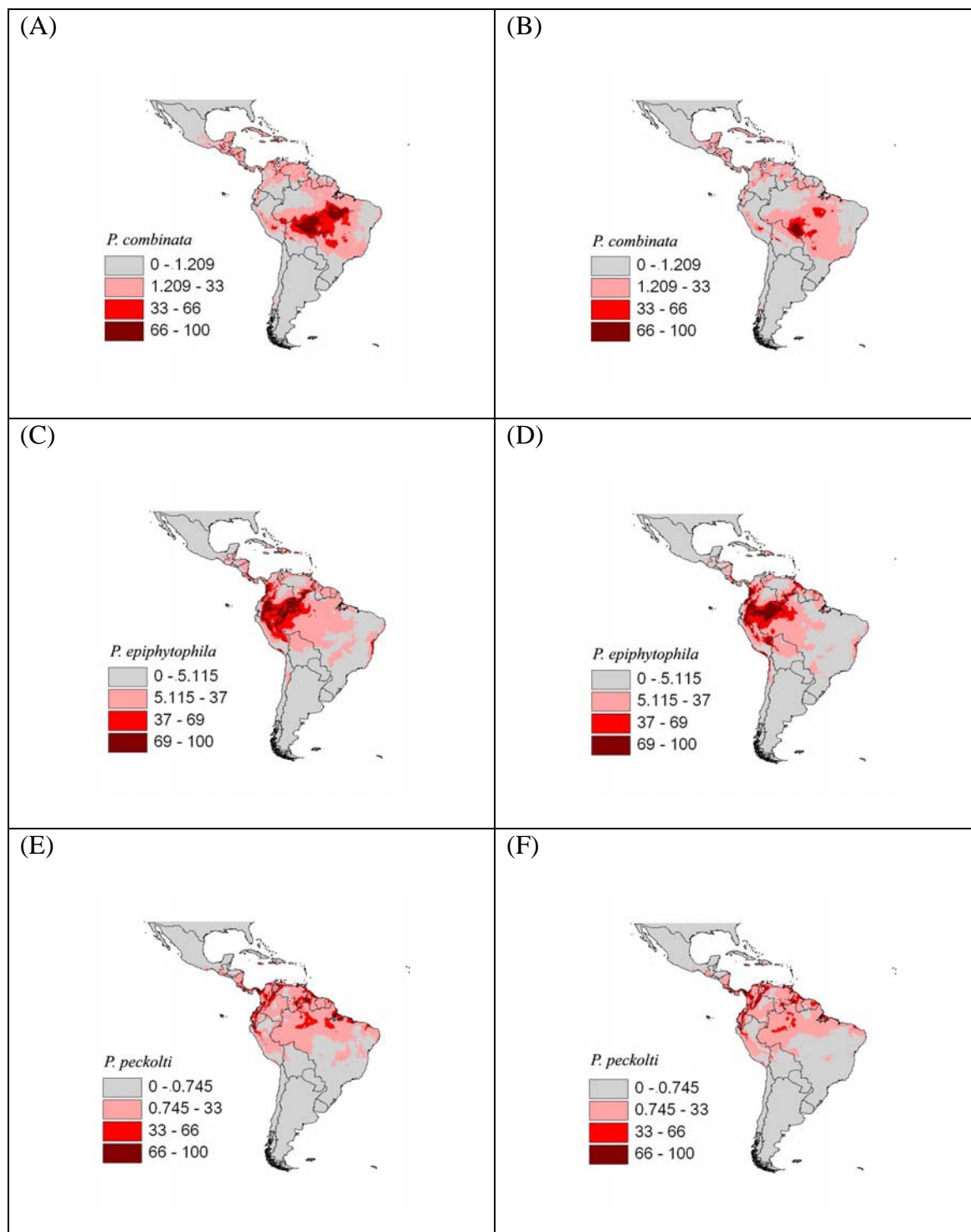


Figura 5: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. combinata* (A e B), *P. epiphytophila* (C e D) e *P. peckolti* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

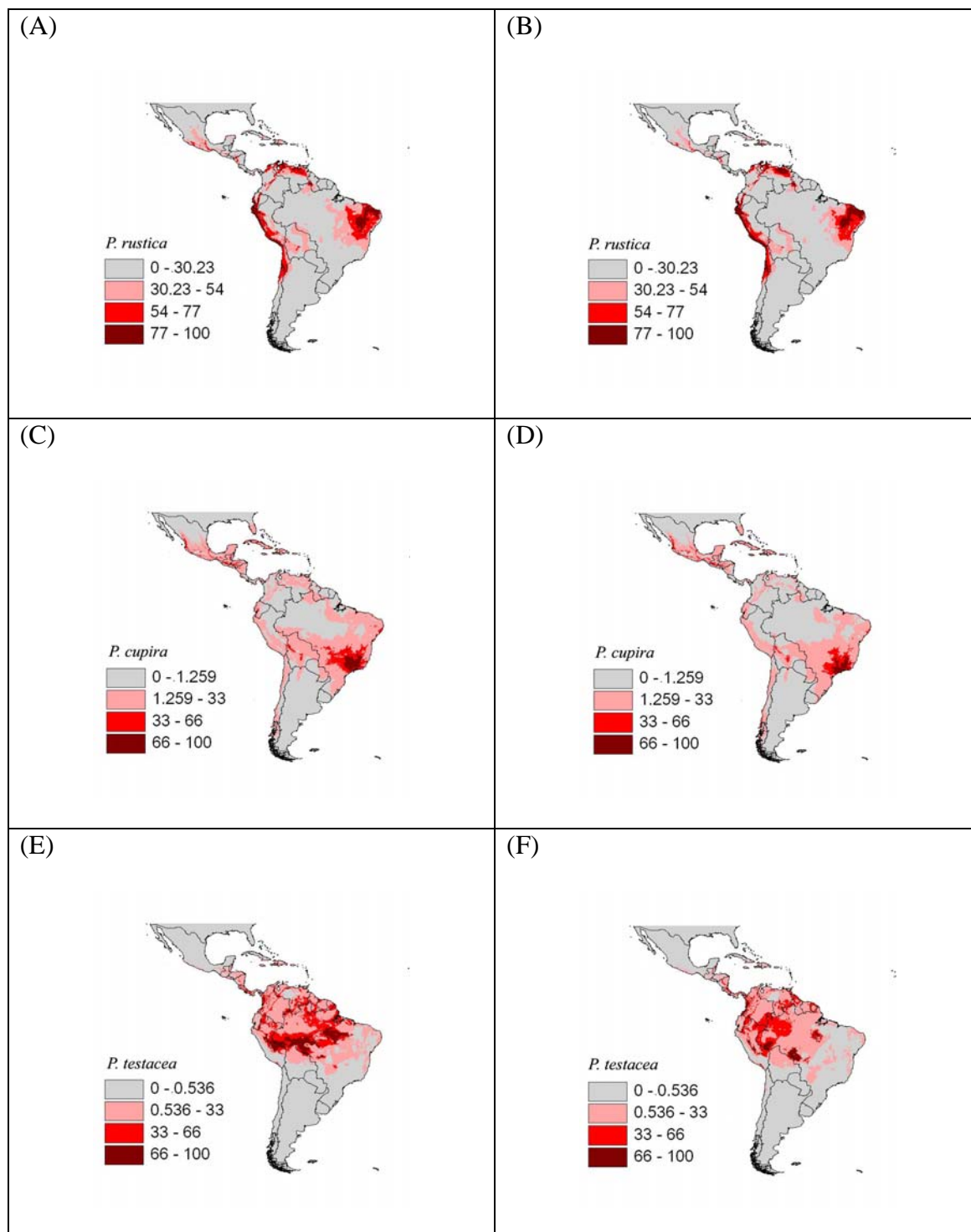


Figura 6: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. rustica* (A e B), *P. cupira* (C e D) e *P. testacea* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

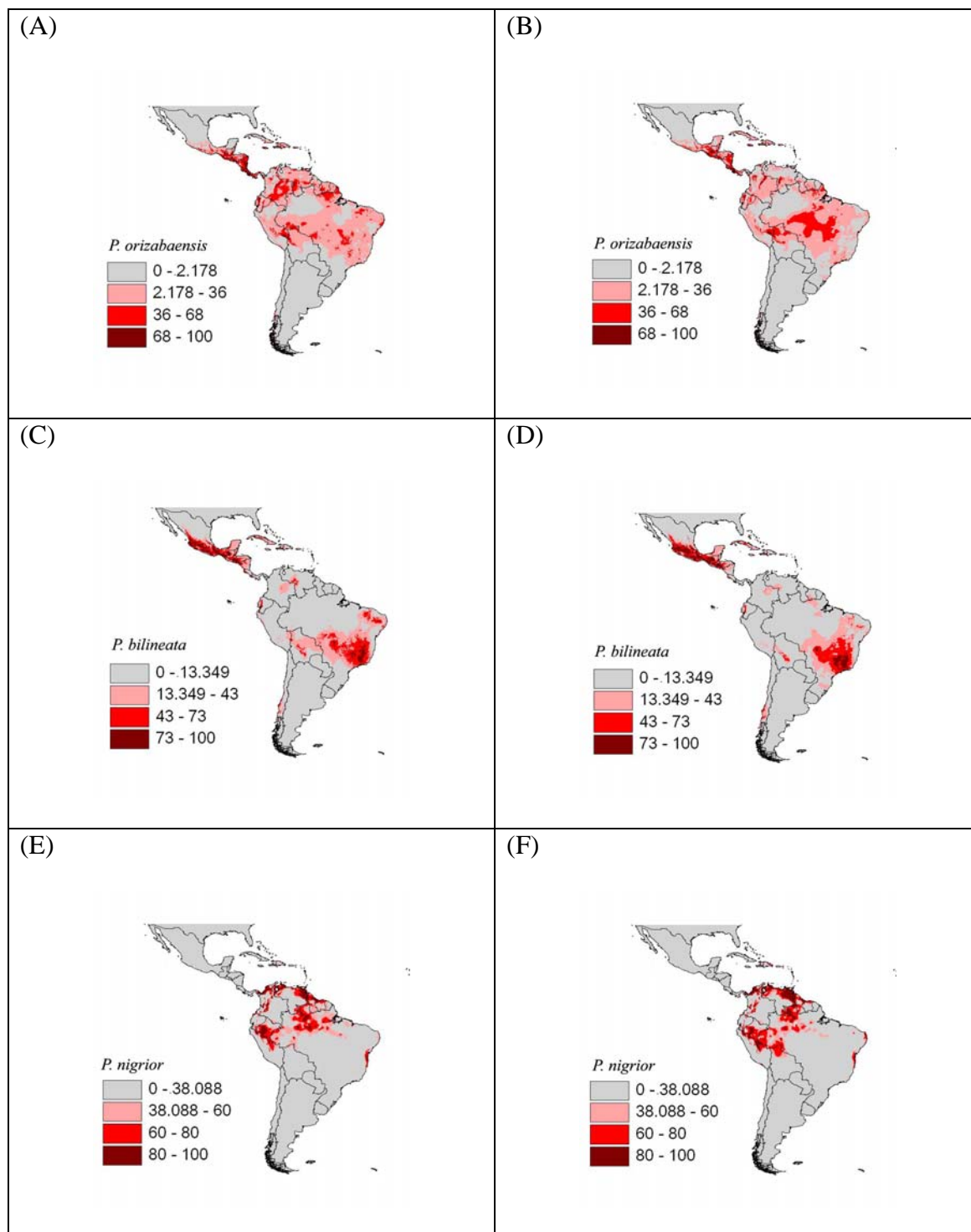


Figura 7: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. orizabaensis* (A e B), *P. bilineata* (C e D) e *P. nigrior* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

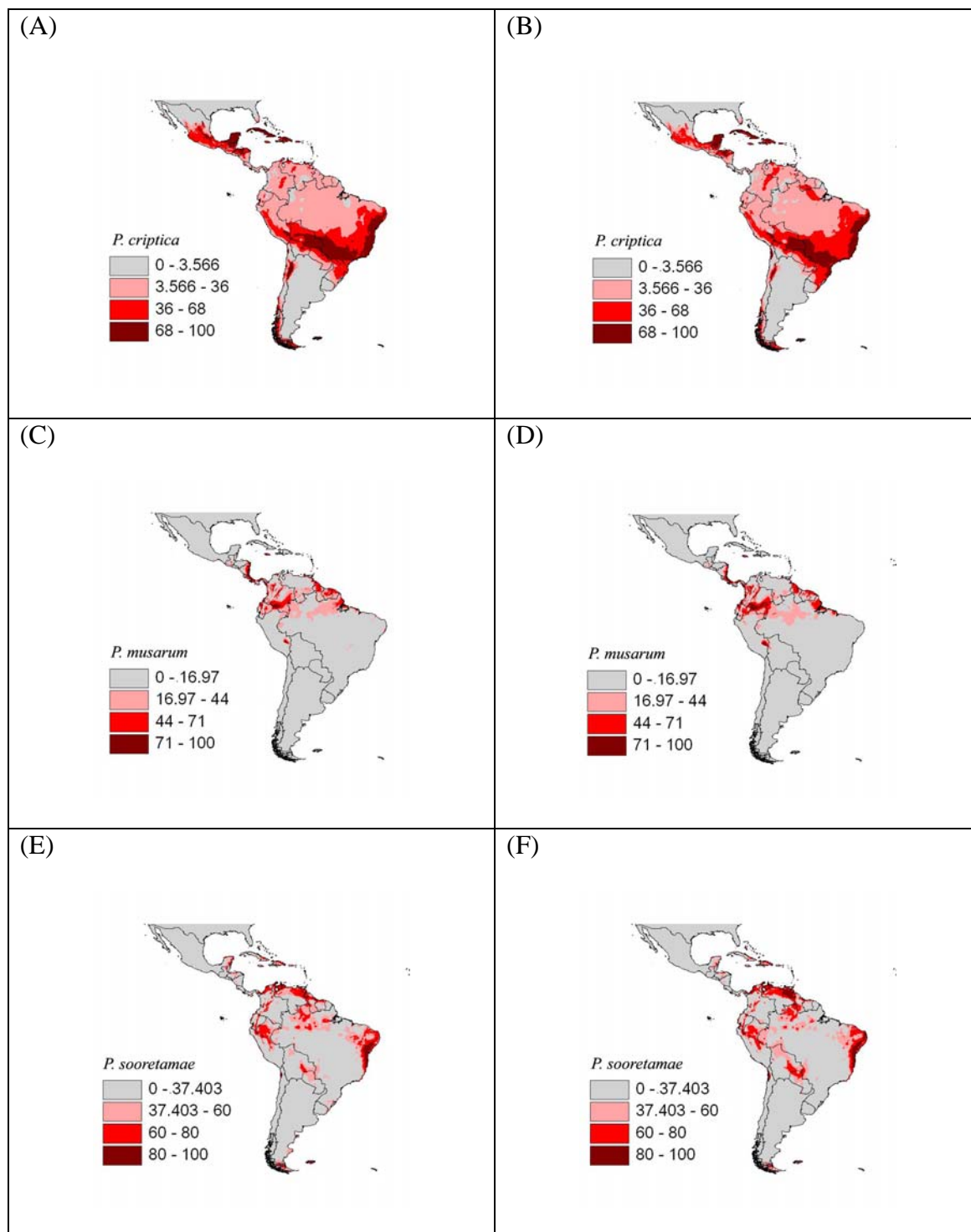


Figura 8: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. criptica* (A e B), *P. musarum* (C e D) e *P. sooretamae* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

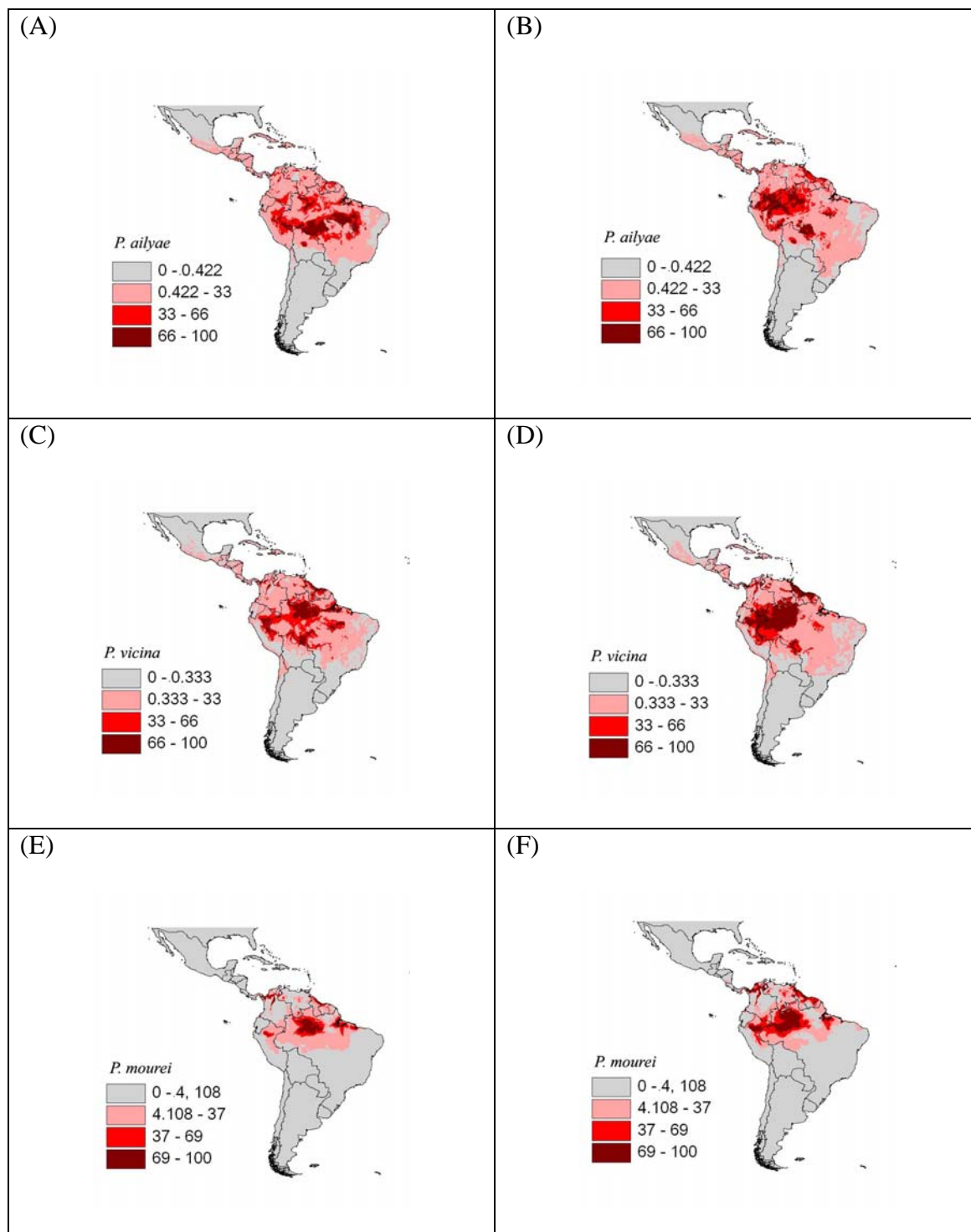


Figura 9: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. ailyae* (A e B), *P. vicina* (C e D) e *P. mourei* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

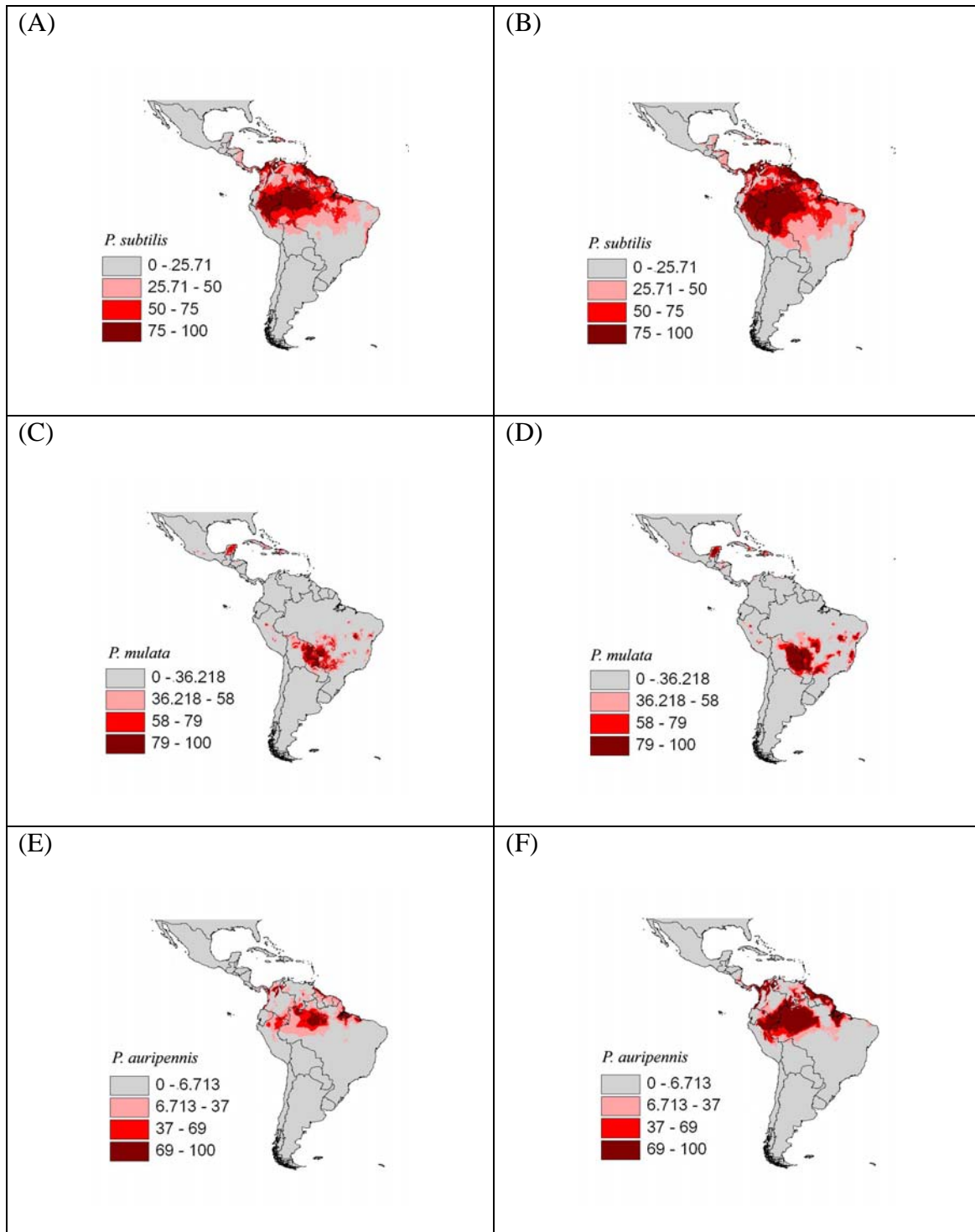


Figura 10: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. subtilis* (A e B), *P. mulata* (C e D) e *P. auripennis* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

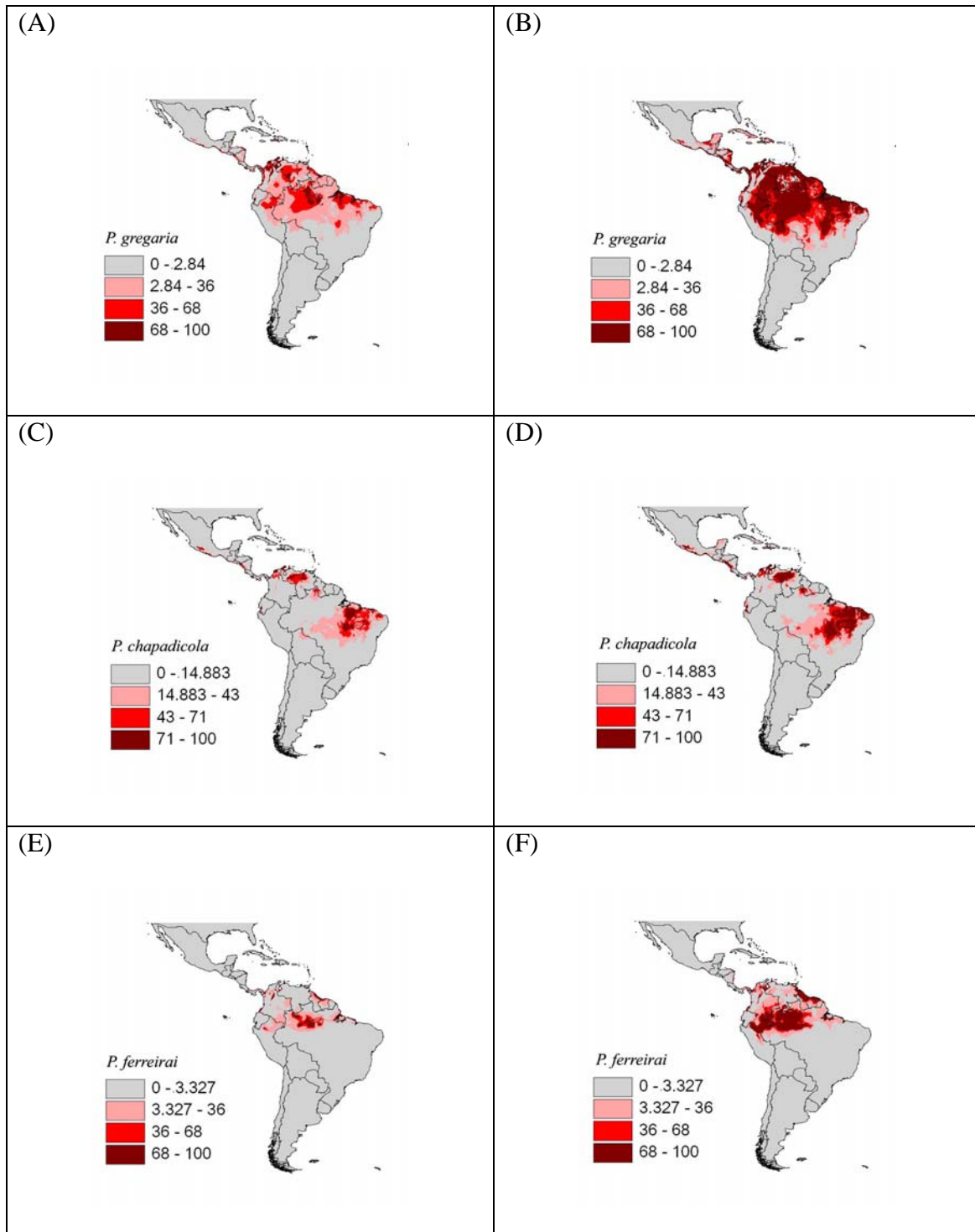


Figura 11: Distribuição potencial das espécies (em clima atual e futuro): *P. gregaria* (A e B), *P. chapadicola* (C e D) e *P. ferreirai* (E e F). Os valores das legendas representam a adequabilidade do modelo a cada determinada localidade geográfica, a partir do limiar mínimo gerado pelo Maxent.

Atualmente, o país conta com aproximadamente 1.559.275 km² de Unidades de Conservação, segundo os mapas utilizados neste trabalho. Quase toda esta área (1.538.402 km², mais de 98%) é considerada adequada para a ocorrência de pelo menos uma das espécies do gênero. Comparando os mapas de riqueza potencial atual e futura com as áreas das UCs, vemos que esta proporção de áreas de UCs consideradas adequadas para pelo menos uma espécie praticamente não muda em relação à mudança de clima (Figura 12; Figura 13, A e B). Existem, porém, grandes diferenças quando observamos as mudanças esperadas para cada valor de riqueza potencial: há uma clara diminuição do número de áreas adequadas para mais de 16 espécies quando projetamos os modelos para o cenário de clima futuro, bem como um aumento de áreas com riquezas intermediárias (entre oito e onze).

Quando comparamos os modelos de distribuição de cada espécie com registro no país com as áreas protegidas, podemos observar um padrão semelhante ao esperado pela área total ocupada por cada espécie: mais espécies sofreram reduções do que aumento de áreas dentro das UCs. Dentre as espécies cuja distribuição foi modelada, *P. criptica* e *P. mulata* são as únicas que não possuem nenhum registro original de ocorrência dentro de uma UC. Dentre as espécies não modeladas, apenas duas ocorrem no Brasil: *P. nigrilabis*, cujo único registro de ocorrência ocorre em uma UC, e *P. littoralis*, sem nenhum registro em UC (Tabela 3).

A proporção de área de distribuição potencial atual dentro de UCs variou de menos de 5% (para *P. mulata*) até aproximadamente 20% (*P. pearsoni*) (Tabela 4). Quando os modelos são projetados para o futuro, apenas três espécies apresentam um pequeno aumento na proporção de áreas em UCs (*P. nhambiquara*, *P. criptica* e *P. mulata*), enquanto as demais sofrem reduções que chegam a mais de 30% da área (*P. helleri*) (Tabela 4).

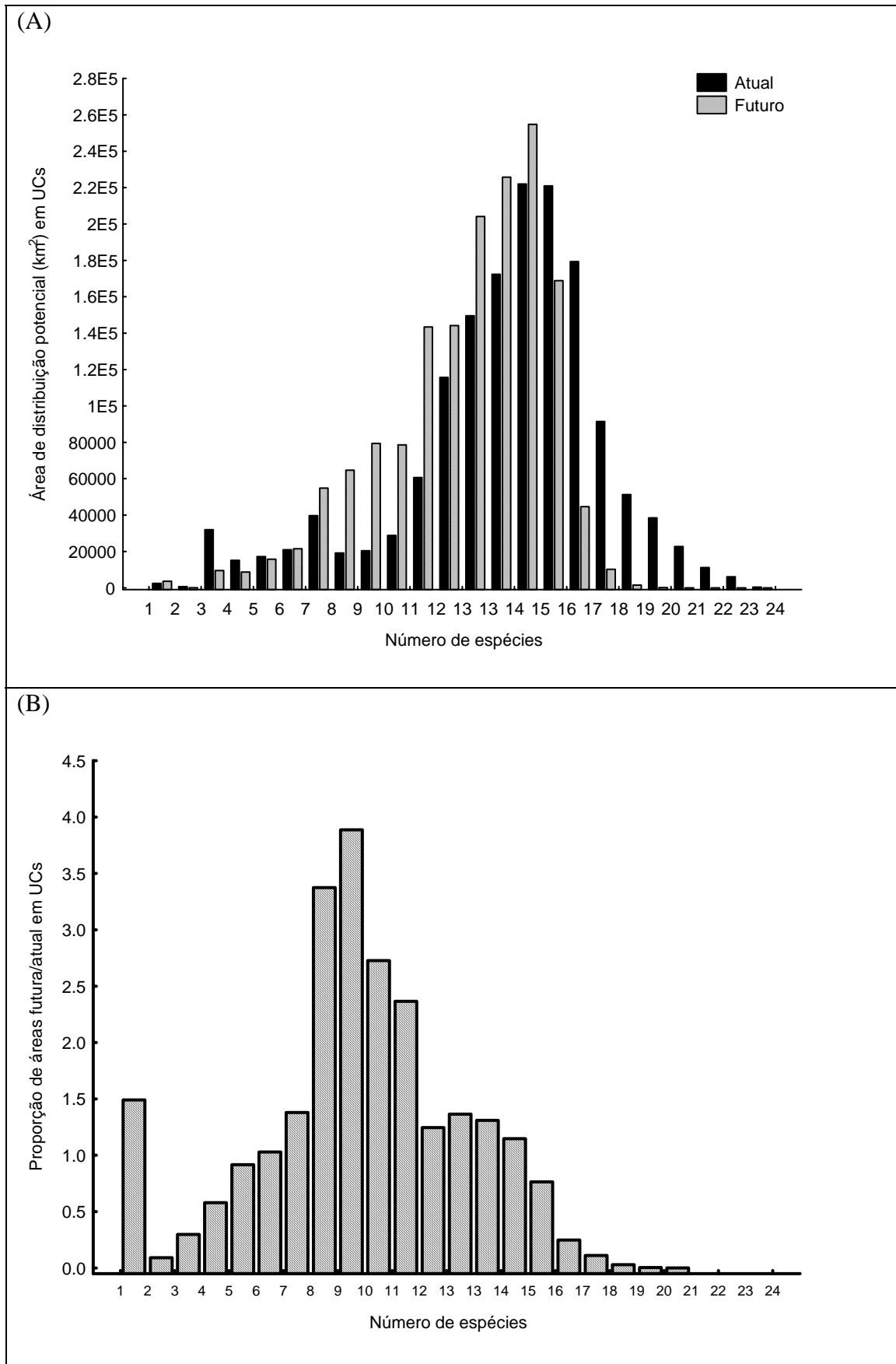


Figura 12: Área ocupada (em km²) por cada valor de riqueza potencial nos cenários de clima atual e futuro dentro de Unidades de Conservação no Brasil (A), e a proporção do tamanho da área ocupada no cenário futuro em relação ao atual (B).

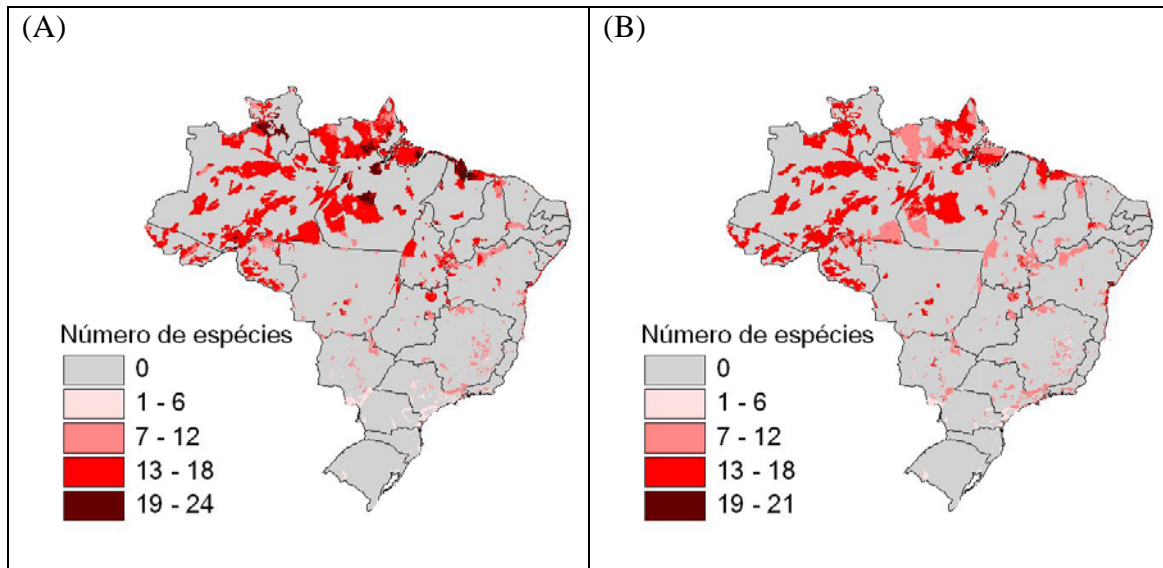


Figura 13: Riqueza potencial de espécies de *Partamona* em Unidades de conservação do Brasil, gerada pela soma dos modelos de distribuição potencial de cada espécie dentro das UCs, projetados no clima atual (A) e futuro (B).

Tabela 3: Área ocupada (em km²) pelos modelos de distribuição potencial de cada espécie de *Partamona* nos cenários de clima atual e futuro dentro de Unidades de Conservação no Brasil. A última coluna mostra a proporção do tamanho da área ocupada no cenário futuro em relação ao atual.

Espécie	Registros em UCs	Área em UCs (km ²)		Proporção
		Clima atual	Clima futuro	
<i>P. batesi</i>	2	642894	227090	0,353
<i>P. helleri</i>	6	722954	390555	0,540
<i>P. pearsoni</i>	4	671278	365748	0,545
<i>P. rustica</i>	2	332988	212972	0,640
<i>P. seridoensis</i>	1	448332	292821	0,653
<i>P. nhambiquara</i>	7	578131	381171	0,659
<i>P. cupira</i>	6	683524	451172	0,660
<i>P. nigrior</i>	1	585054	415993	0,711
<i>P. combinata</i>	9	1171518	898874	0,767
<i>P. epiphytophila</i>	13	1203983	933107	0,775
<i>P. sooretamae</i>	1	443619	387525	0,874
<i>P. testacea</i>	10	1335445	1198618	0,898
<i>P. mourei</i>	10	961007	892435	0,929
<i>P. ailyae</i>	21	1453630	1432000	0,985
<i>P. vicina</i>	22	1377652	1373423	0,997
<i>P. subtilis</i>	2	1265338	1300013	1,027
<i>P. criptica</i>	0	1413905	1486369	1,051
<i>P. gregaria</i>	2	1141346	1305862	1,144
<i>P. auripennis</i>	4	695685	820961	1,180
<i>P. chapadicola</i>	1	441830	575817	1,303
<i>P. mulata</i>	0	99984	139877	1,399
<i>P. ferreirai</i>	7	373070	629954	1,689

Tabela 4: Proporção da área total de distribuição potencial das espécies de *Partamona* que se encontra dentro de Unidades de Conservação do Brasil nos cenários de clima atual e futuro. A última coluna mostra a proporção destes valores no modelo para clima futuro em relação ao atual.

Espécie	Proporção de área em UCs (km ²)		Proporção
	Clima atual	Clima futuro	
<i>P. helleri</i>	0,062	0,043	0,688
<i>P. nigrior</i>	0,159	0,117	0,739
<i>P. rustica</i>	0,056	0,043	0,762
<i>P. pearsoni</i>	0,201	0,154	0,767
<i>P. cupira</i>	0,065	0,050	0,774
<i>P. batesi</i>	0,187	0,146	0,784
<i>P. ferreirai</i>	0,179	0,149	0,834
<i>P. gregaria</i>	0,151	0,127	0,843
<i>P. mourei</i>	0,191	0,161	0,845
<i>P. seridoensis</i>	0,095	0,081	0,847
<i>P. subtilis</i>	0,143	0,126	0,875
<i>P. sooretamae</i>	0,083	0,073	0,878
<i>P. auripennis</i>	0,182	0,161	0,882
<i>P. epiphytophila</i>	0,132	0,123	0,929
<i>P. combinata</i>	0,124	0,115	0,931
<i>P. vicina</i>	0,119	0,114	0,953
<i>P. chapadicola</i>	0,121	0,116	0,959
<i>P. ailyae</i>	0,111	0,108	0,975
<i>P. testacea</i>	0,127	0,127	1,000
<i>P. nhambiquara</i>	0,143	0,144	1,004
<i>P. criptica</i>	0,085	0,091	1,064
<i>P. mulata</i>	0,040	0,043	1,068

Discussão

Os modelos criados neste trabalho são, do ponto de vista preditivo, otimistas: assumem um baixo limiar para determinação da presença, não assumem limitações geográficas para a distribuição e o cenário de mudança climática assume apenas mudanças moderadas. Esta abordagem significa que podemos estar superestimando a distribuição das espécies analisadas e que uma espécie efetivamente ameaçada de extinção devido a uma distribuição restrita pode não ser identificada como tal. Por outro lado, riscos eventualmente identificados neste cenário merecem grande atenção. Tal tratamento otimista foi escolhido como base para este trabalho, que vez que as espécies estudadas não possuem qualquer risco de extinção que possa ser assumido *a priori*.

O panorama geral dos resultados deste estudo indica que mudanças no clima deverão levar a uma redução das áreas de maior riqueza de espécies de *Partamona*. Este processo deverá acontecer por consequência da redução do tamanho de áreas consideradas adequadas para a ocorrência da maior parte das espécies, paralelamente ao aumento do tamanho das áreas favoráveis a poucas espécies do gênero. Todo este processo assume que não há barreiras para dispersão que afetarão as mudanças de posição destas espécies, o que significa que as estimativas de mudanças devam representar um cenário otimista em relação às mudanças que devem acontecer.

A identificação de espécies como ameaçadas de extinção pelos critérios da IUCN é realizada a partir de informações sobre tamanho populacional, perspectivas de diminuição (ou flutuações) deste tamanho, e reduções na área de distribuição (IUCN 2001). Informações deste tipo com detalhamento suficiente dificilmente estão disponíveis para a maior parte das espécies de grupos de alta diversidade, como os insetos, o que dificulta a tomada de decisões. Neste caso, a maior parte da informação disponível para avaliar o *status* de conservação das espécies restringe-se à informação

de distribuição. A modelagem de distribuição de espécies é uma importante ferramenta neste contexto, e torna-se especialmente interessante quando dados de distribuição são os únicos dados disponíveis para todas as espécies de um grupo (Peterson & Kluza 2003).

Mudanças no clima podem alterar a distribuição dos organismos de tal forma que espécies que se encontram protegidas por áreas de conservação podem perder esta proteção (Araújo et al. 2004). Os resultados deste trabalho mostram que o atual sistema de unidades de conservação do país deve perder eficiência, como consequência das mudanças climáticas esperadas nas próximas décadas. Esperamos tanto uma redução geral da riqueza representada em áreas preservadas, quanto a redução da representação das áreas de ocorrência de várias espécies dentro destas áreas, um resultado coerente com outros estudos semelhantes (Araújo et al. 2004; Hannah et al. 2007).

Como identificar riscos de extinção neste tipo de cenário? A análise de lacunas pode contribuir como um primeiro passo: espécies mal representadas pelas unidades de conservação deveriam receber atenção. Adicionalmente, este grau de atenção deveria aumentar no caso de espécies que, além de pouco representadas, irão sofrer reduções em sua distribuição total como consequência de mudanças do clima.

Como estabelecer, então, um critério para definir uma espécie como uma “espécie-lacuna”? Um critério ideal deveria ser estabelecido para cada espécie individualmente, com base em seus requerimentos mínimos de área para a manutenção de uma população. Na ausência destas informações, porém, podemos adotar um critério grosseiro, como o proposto por Rodriguez et al (2004): assumir a meta para conservação mundial, que envolve 10% de todos ambientes dentro de áreas protegidas (IUCN 1993), como um critério mínimo de representação das espécies. Ou seja, pelo

menos 10% da área de distribuição de cada espécie deveriam estar representados dentro de áreas protegidas.

A partir deste critério, sete das espécies estudadas deveriam ser destacadas: *P. helleri*, *P. rustica*, *P. cupira*, *P. seridoensis*, *P. sooretamae*, *P. criptica* e *P. mulata*. Todas estas espécies possuem uma distribuição potencial que é menor do que o necessário para representar pelo menos 10% de sua distribuição em UCs do país. Em todas as sete, a estimativa continua abaixo dos 10% na projeção para o clima futuro e, com exceção de *P. criptica* e *P. mulata*, espera-se que esta representação diminua com as mudanças climáticas. O critério de 10% de área coberta por unidades de conservação pode ser complementado com a previsão de alteração do tamanho da área total de distribuição no cenário futuro. Neste aspecto, destacamos *P. helleri*, *P. rustica*, *P. cupira*, *P. seridoensis* e *P. sooretamae*, que devem ter a distribuição reduzida em mais de 10% nas projeções para o futuro.

Nenhuma destas cinco espécies se encaixa nos critérios de ameaça descritos pela IUCN, se levarmos em consideração os valores de área potencial ocupada, mesmo quando consideramos apenas as áreas dentro de Unidades de Conservação (IUCN 2001). Isto não significa, porém, que o *status* de conservação destas espécies não possa sofrer impactos das mudanças de clima: todas devem ter suas áreas reduzidas em resposta às mudanças climáticas e são representadas apenas por uma pequena parcela das áreas protegidas do país. A longo prazo, a combinação da redução da área de distribuição com a degradação ambiental em áreas não protegidas (e conseqüente fragmentação de áreas que suportam populações destas espécies) podem levar estas espécies a redução na área ocupada em uma escala maior do que a prevista neste trabalho. Seria interessante, então, direcionar esforços para a pesquisa sobre estas espécies, visando identificar seu status real de conservação.

A abordagem utilizada neste trabalho pode ser um interessante protocolo para uma análise preliminar do status de conservação de espécies que sejam pouco conhecidas e que ainda não foram identificadas como correndo algum tipo de risco de extinção. Informações sobre distribuição geográfica são cada vez mais disponíveis para muitas espécies (a rede *speciesLink* é um bom exemplo disso: <http://splink.cria.org.br/>), permitindo a construção de modelos que possam destacar a importância de realizar pesquisas com espécies que estejam pouco representadas em Unidades de Conservação e/ou que possam sofrer grandes impactos decorrentes de mudanças climáticas.

Referências bibliográficas

- Araújo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., and Williams, P. H. 2004 Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10, 1618-1626.
- Austin M.P. 2002 Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 101-118.
- De Marco, P. Jr. and Coelho, F. M. 2004 Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., and Zimmermann, N. E. 2006 Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151.
- Farber, O. and Kadmon, R. 2003 Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling* 160, 115-130.
- Hannah, L., Midgley, G., Anselman, S., Araújo, M., Hughes, G., Martínez-Meyer, E., Pearson, R., and Williams, P. 2007 Protected area needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 131-138.
- Hannah, L., Midgley, G., and Millar, D. 2002 Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography* 11, 485-495.

- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. 1991 *The comparative method in evolutionary biology*, 1st edn. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., and Albert, D. L. 2006 The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29, 773-785.
- IUCN 1993 *Parks For Life: Report of the IVth World Congress on National Parks and Protected Areas*, 1st edn. Cambridge: IUCN.
- IUCN 2001 *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*, 1st edn. Cambridge: IUCN Publications Services Unit.
- IUCN 2003 *United Nations List of Protected Areas*, 1st edn. Cambridge: IUCN.
- Jennings, M. D. 2000 Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology* 15, 5-20.
- Lamoreux, J., Morrison, J., Ricketts, T., Olson, D., Dinerstein, E., McKintosh, M., and Shugart, H. 2006 Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* 440, 212-214.
- Leather, S. R., Basset, Y., and Hawkins, B. A. 2008 Insect conservation - finding the way forward. *Insect Conservation and Diversity* 1, 67-69.
- Lewinsohn, T. M., Freitas, A. V. L., and Prado, P. I. 2005 Conservação de invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Megadiversidade* 1, 62-69.
- Margules, C. R. 2000 Systematic conservation planning. *insight review articles*, 243-253.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., and Kent, J. 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., and Peterson, A. T. 2007 Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34, 102-117.
- Peterson, A. T. and Kluza, D. A. 2003 New distributional modelling approaches for gap analysis. *Animal Conservation* 6, 47-54.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sanchez-Cordero, V., Soberon, J., Buddemeier, R. H., and Stockwell, D. R. B. 2002 Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416, 626-629.
- Peterson, A. T., Sanchez-Cordero, V., Soberon, J., Bartley, J., Buddemeier, R. W., and Navarro-Siguenza, A. G. 2001 Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144, 21-30.
- Peterson, A. T., Soberon, J., and Sanchez-Cordero, V. 1999 Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265-1267.

- Phillips, S. J., Anderson, R. P., and Schapire, R. E. 2006 Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
- Pimm, S. L. and Raven, P. 2000 Biodiversity - Extinction by numbers. *Nature* 403, 843-845.
- Pimm, S. L., Russel, G. J., Gittleman, J. L., and Brooks, T. M. 1995 The future of biodiversity. *Science* 269, 347-360.
- Rodrigues, A. S. L., Akçakaya, H. R., Andelman, S. J., Bakkar, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Chanson, J. S., Fishpool, L. D. C., Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., and Yan, X. 2004 Global Gap Analysis: Priority Regions for Expanding the Global Protected-Area Network. *BioScience* 54, 1092-1100.
- Rodríguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J., and Seoane, J. 2007 The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 13, 243-251.
- Scott, J. M., Davis, F. W., McGhie, R. G., Wright, R. G., Groves, C., and Estes, J. 2001 Nature reserves: do they capture the full range of America's biological diversity? *Ecological Applications* 11, 999-1007.
- Segurado, P. and Araujo, M. B. 2004 An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 1555-1568.
- Silveira, F. A., Melo, G. A. R., and Almeida, E. A. B. 2002 *Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação*. Belo Horizonte: Edição do Autor.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. 2005 Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36, 519-539.

CAPÍTULO 3

AUTOCORRELAÇÃO FILOGENÉTICA DO TAMANHO CORPORAL E DA DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE ESPÉCIES DE ABELHAS *PARTAMONA* (APIDAE: MELIPONINI)

**AUTOCORRELAÇÃO FILOGENÉTICA DO TAMANHO CORPORAL E DA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE ESPÉCIES DE ABELHAS *PARTAMONA*
(APIDAE: MELIPONINI)**

Marcos Vinícius Carneiro Vital¹, Paulo De Marco Jr²

¹ Programa de Pós-graduação em Entomologia, Departamento de Biologia Animal,
Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, CEP 36570-000

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil, CEP 74001-970

Resumo

Um dos aspectos fundamentais da Macroecologia é estudar características como tamanho corporal e distribuição geográfica a partir de um contexto evolutivo. A distribuição de uma espécie pode ser explorada em mais de um aspecto, como tamanho e posição, e os padrões evolutivos destas características podem nos auxiliar a compreender processos de diversificação. O tamanho corporal é uma característica que pode estar associadas a várias outras, como a própria distribuição, e a fatores que afetem o risco de extinção das espécies. Neste trabalho, buscamos avaliar a existência de sinal filogenético no tamanho da área de distribuição, na posição da distribuição e no tamanho corporal de espécies de *Partamona*, além de testar as hipóteses de que o tamanho corporal está associado às outras duas características. Nossos resultados indicam que o tamanho da área de distribuição não apresenta sinal filogenético, mas que este foi encontrado no tamanho corporal, e na posição geográfica (medida pela latitude e longitude médias dos registros). O padrão evolutivo das duas medidas de posição indica que a diversificação do grupo deve estar associada a eventos de alopatria, e que a separação entre as espécies está ligada a componentes longitudinais. O tamanho corporal não teve influência sobre o tamanho ou posição da distribuição das espécies, mas é possível que a escala taxonômica possa mascarar efeitos evolutivos mais amplos. Parte das análises realizadas foram feitas com apenas uma parte das espécies, o que poderia afetar a resposta dos métodos comparativos. Nossos resultados indicam que o método de regressão de autovetores filogenéticos (PVR) parece ser robusto mesmo quando há falta de informação, sugerindo que sua aplicação deveria ser realizada mesmo quando lidando com informações incompletas.

Palavras-chave: Tamanho corporal; distribuição geográfica; autocorrelação filogenética; regressão de autovetores filogenéticos (PVR); *Partamona*; Meliponini.

Introdução

O estudo do tamanho corporal e da distribuição geográfica das espécies é um dos aspectos fundamentais da Macroecologia (Brown 1995). Hipóteses baseadas na relação entre esses dois componentes, como a regra de Bergman e Rapoport, têm sido intensamente debatidas e testadas em diversos textos científicos, como em Diniz-Filho & Tôres (2002b) e em Lawton (1999). Em geral, esses trabalhos buscam interpretar os padrões observados dentro de um contexto evolutivo, com previsões que têm sido testadas para grupos bem conhecidos como mamíferos (Diniz-Filho & Tôres 2002b), aves (Diniz-Filho & Sant'ana 2000), anfíbios e répteis (Terribile et al. 2009), e, em menor escala, com alguns grupos de insetos (Arnett & Gotelli 1999). Todo esse avanço conceitual e empírico, sob uma forte interpretação evolutiva pode ser de grande utilidade do ponto de vista da Biologia da Conservação (Purvis et al. 2000b), já que o padrão de distribuição e as causas, ecológicas e evolutivas, de seu avanço e retração, afeta diretamente as taxas de extinção local das espécies (Purvis et al. 2000a).

Diferentes aspectos da distribuição de uma espécie, como o tamanho da área de distribuição e a posição geográfica central podem revelar processos ecológicos e evolutivos distintos (Bohning-Gaese et al. 2006). Evidências de herdabilidade da posição, por exemplo, podem indicar como se deram os processos de diversificação de um grupo, e revelar a existência de um processo de conservação de nicho ecológico subjacente (Nabout et al. 2009). O tamanho da distribuição, por outro lado, muitas vezes não apresenta um padrão evolutivo forte, sendo uma característica evolutivamente lábil (Hunt et al. 2005; Webb & Gaston 2005). Por fim, estas duas medidas podem estar associadas: o efeito Rapoport prevê que os tamanhos de distribuição das espécies irão aumentar em latitudes mais elevadas, como consequência de um aumento na tolerância a fatores ambientais extremos (Diniz-Filho & Tôres 2002b).

O tamanho corporal pode ser considerado uma das mais fundamentais propriedades de uma espécie: sua relação com tempo de vida, metabolismo, área de vida e outras características de história de vida o tornam uma importante ligação entre os aspectos dos indivíduos e das populações de uma espécie (White et al. 2007). Em última análise, esta característica pode estar diretamente associada ao tamanho da distribuição: espécies maiores tendem a ter uma maior área de distribuição do que espécies menores (Mech & Zollner 2002), apesar deste não ser um padrão sempre encontrado (Murray & Hose 2005).

Vários trabalhos indicam que o tamanho corporal, assim como outras variáveis de história de vida, parece estar ligado diretamente ao risco de extinção nos mais variados taxa, como morcegos (Jones et al. 2003), aves (Bennett & Owens 1997) e borboletas (Koh et al. 2004). O conhecimento destas características e a possibilidade de extrapolar suas conseqüências para grupos de organismos semelhantes possibilitam um planejamento cuidadoso de estratégias para a conservação. Desta forma, uma redução de seus custos e um aumento de sua eficiência poderiam ser atingidos na medida em que soluções de manejo e de criação de áreas prioritárias para a conservação das espécies pudessem ser colocadas em prática antes que sua extinção fosse iminente (Fisher & Owens 2004).

Esta abordagem, porém, está normalmente atrelada à existência de listas de espécies ameaçadas de extinção (IUCN 2001). A presença de uma espécie em uma lista depende, porém, de critérios que utilizam informações sobre história natural e sobre a distribuição dos organismos (Rodrigues et al. 2006). Isto permite, por um lado, a criação de listas construídas de maneira objetiva; por outro, exige informações que não estão disponíveis para a grande maioria das espécies, o que significa que a ausência de uma determinada espécie de uma lista não necessariamente significa que ela não esteja, de

fato, ameaçada de extinção (Lewinsohn et al. 2005). Como, então, identificar características que estejam ligadas ao risco de extinção, se nem mesmo se sabe quais espécies estão ameaçadas? Uma possível solução em uma situação de escassez de informações seria usar dados de distribuição, uma característica frequentemente correlacionada com o risco de extinção (Watling & Donnelly 2007) e assumir que quanto menor o tamanho da área de distribuição, maior o risco de extinção. Essa estratégia está plenamente de acordo com as estratégias de construção de listas de espécies ameaçadas pela IUCN, que sugere o uso de modelos para estimar a extensão de distribuição das espécies e atribui níveis de ameaça aos valores encontrados (IUCN 2001).

É importante notar que comparações entre espécies relacionadas só deveriam ser realizadas levando-se em consideração a estrutura filogenética do grupo de interesse, uma vez que os dados de espécies próximas podem não representar amostras independentes (Harvey & Pagel 1991). Avanços no uso de métodos filogenéticos comparativos aconteceram rapidamente nos últimos 20 anos (Nabout et al. 2009) e existe uma ampla variedade de técnicas que podem ser utilizadas neste contexto. Alguns destes métodos, porém, podem possuir pressupostos que muitas vezes não são alcançados: o método de contrastes filogenéticos de Felsenstein (possivelmente um dos mais amplamente conhecidos na área) (Carvalho et al. 2005), por exemplo, assume que as características evoluíram por um processo de movimento browniano (Diniz-Filho et al. 1998), além de exigir que tenhamos medidas das características de interesse para todas as espécies estudadas. Em contrapartida, métodos como a regressão de autovetores filogenéticos (PVR, *Phylogenetic Eigenvector Regression*) (Diniz-Filho et al. 1998) não assumem pressupostos sobre como se deram os processos evolutivos, e

parecem apresentar resultados consistentes mesmo quando há erros nas filogenias (Diniz-Filho & Nabout 2009).

Neste capítulo, tivemos como objetivos: (i) avaliar a quantidade de sinal filogenético associada ao tamanho corporal, ao tamanho da área de distribuição e à posição da área de distribuição no gênero *Partamona*, comparando medidas de autocorrelação filogenética destas características com simulações de evolução por movimento browniano. (ii) Comparar as medidas de autocorrelação filogenética com medidas de dependência dos dados pela filogenia pelo método de PVR. (iii) Verificar se os resultados da análise de PVR mantêm-se consistentes mesmo na ausência de informações de espécies menos conhecidas. (iv) Testar as hipóteses de que: tamanho corporal está associado à área de distribuição (sendo, então, um preditor do risco de extinção) e de que espécies em latitudes mais elevadas possuem áreas de distribuição mais amplas (efeito Rapoport).

Metodologia

Base de dados

Filogenia

Utilizamos as mesmas informações de relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Partamona* apresentadas no primeiro capítulo deste trabalho, bem como os resultados das simulações de evolução por movimento browniano e a matriz de distância filogenética entre as espécies.

Tamanho corporal

Como medida do tamanho corporal das espécies do gênero, utilizamos as médias dos comprimentos das asas posteriores calculadas no trabalho de Pedro & Camargo (2003).

Posição geográfica

Como medidas da posição geográfica de cada espécie, utilizamos os valores médios de latitude e longitude dos pontos de ocorrência do banco de dados do primeiro capítulo. Para o teste do efeito Rapoport, utilizamos o módulo dos valores médios de latitude, uma vez que as espécies estudadas distribuem-se abaixo e acima da linha do equador.

As medidas médias de tamanho das asas e os valores médios de latitude e longitude dos registros únicos de ocorrência encontram-se na Tabela S1 da seção Material Suplementar. O número de registros únicos e as estimativas de área ocupada por cada espécie encontram-se no primeiro e segundo capítulos deste trabalho, respectivamente.

Área de distribuição

Utilizamos os valores de tamanho da área de distribuição geográfica das espécies para as quais produzimos modelos de distribuição potencial no segundo capítulo. Como esta medida só está disponível para espécies com pelo menos cinco registros únicos de ocorrência, realizamos uma análise de regressão linear (Zar 1999) com o intuito de verificar se o número de pontos seria um bom preditor do tamanho da área potencial de distribuição, para então usar aquela variável como substituta desta.

Análises estatísticas

Autocorrelação filogenética

As medidas de tamanho da asa, os valores médios de latitude e longitude e o número de registros de coleta foram analisados em busca de autocorrelação filogenética pelo mesmo protocolo descrito no primeiro capítulo: o cálculo dos valores de I de Moran e sua significância estatística, e a comparação com a simulação de evolução por movimento browniano a partir de correlogramas filogenéticos. Uma vez que não temos informações sobre o tamanho da área de distribuição potencial para todas as espécies, não pudemos realizar a análise de autocorrelação filogenética para esta variável. Neste caso, testamos a existência de sinal filogenético a partir da técnica de PVR (ver a seguir).

Regressão de autovetores filogenéticos (PVR)

Aplicamos uma técnica conhecida como regressão de autovetores filogenéticos (PVR, *Phylogenetic Eigenvector Regression*) (Diniz et al. 1998), que consiste em representar a filogenia em uma série de vetores ortogonais obtidos por uma análise de componentes principais (PCA) feita com a matriz de distância filogenética. Estes vetores são, então, usados como variáveis explicativas em uma regressão múltipla com cada variável de interesse: os valores de R^2 são uma estimativa do sinal filogenético e os resíduos podem ser utilizados para os testes de hipóteses por representarem a variação dos dados que é independente da estrutura filogenética. Para determinar o número de autovetores a serem utilizados, aplicamos o critério de Broken Stick (Manly 1994).

Além de permitir a obtenção dos dados independentes da filogenia para o teste de hipóteses, a aplicação desta técnica permitiu testar a existência de sinal filogenético no tamanho da área de distribuição potencial das espécies, uma vez que não possuímos uma estimativa de área para todas as espécies disponíveis. Com o intuito de verificar a

consistência dos resultados deste método na ausência parcial de informações, a aplicamos novamente às demais variáveis (tamanho da asa, latitude e longitude) usando apenas as espécies com medidas de áreas de distribuição potencial.

Testes de hipóteses

As hipóteses sobre o efeito do tamanho corporal e da latitude sobre a área de distribuição foram testadas por meio de análise de regressão linear (Zar 1999). Quando detectado o efeito de inércia filogenética, utilizamos os resíduos das análises de PVR como substitutos das variáveis.

Resultados

Autocorrelação filogenética

Apenas o número de registros não apresentou pelo menos um valor de I de Moran estatisticamente significativo (Tabela 1, Figura 1 A). A ausência de sinal filogenético nessa variável é um controle para que diferenças de raridade e/ou esforço amostral entre espécies não causa um efeito metodológico importante sobre as conclusões desse estudo. Somente a última classe da filogenia apresentou uma autocorrelação filogenética significativa sobre o tamanho da asa, o que indica que esta variável é apenas parcialmente dependente do efeito da filogenia (Tabela 1, Figura 1 B). Os valores médios de latitude e longitude, por outro lado, apresentaram autocorrelação estatisticamente significativa nas três últimas classes de distância (Tabela 1), e os correlogramas indicam um padrão no qual os valores significativos de autocorrelação diminuem à medida que aumenta a distância filogenética (Figura 1 C e D).

Tabela 1: Correlogramas filogenéticos do número de registros únicos, dos tamanhos de asa, dos valores médios de latitude e longitude e das simulações por movimento browniano, utilizando o coeficiente I de Moran calculado para quatro classes de distância filogenética. Entre parênteses estão a porcentagem de valores significativos (em 100 simulações) e os valores de p (marcados em negrito quando significativos, se menores que 0,0125 pelo critério de Bonferroni).

Classe	Movimento Browniano (%)	Número de registros (p)	Tamanho da asa (p)	Latitude (p)	Longitude (p)
1	0,17807 (21)	-0,23 (0,512)	0,199 (0,421)	0,039 (0,821)	0,044 (0,808)
2	0,13977 (21)	0,172 (0,172)	0,297 (0,021)	0,49 (<0,001)	0,491 (<0,001)
3	0,13687 (16)	-0,047 (0,771)	0,032 (0,189)	0,272 (<0,001)	0,454 (<0,001)
4	0,14104 (17)	-0,043 (0,709)	-0,118 (0,002)	-0,277 (<0,001)	-0,384 (<0,001)

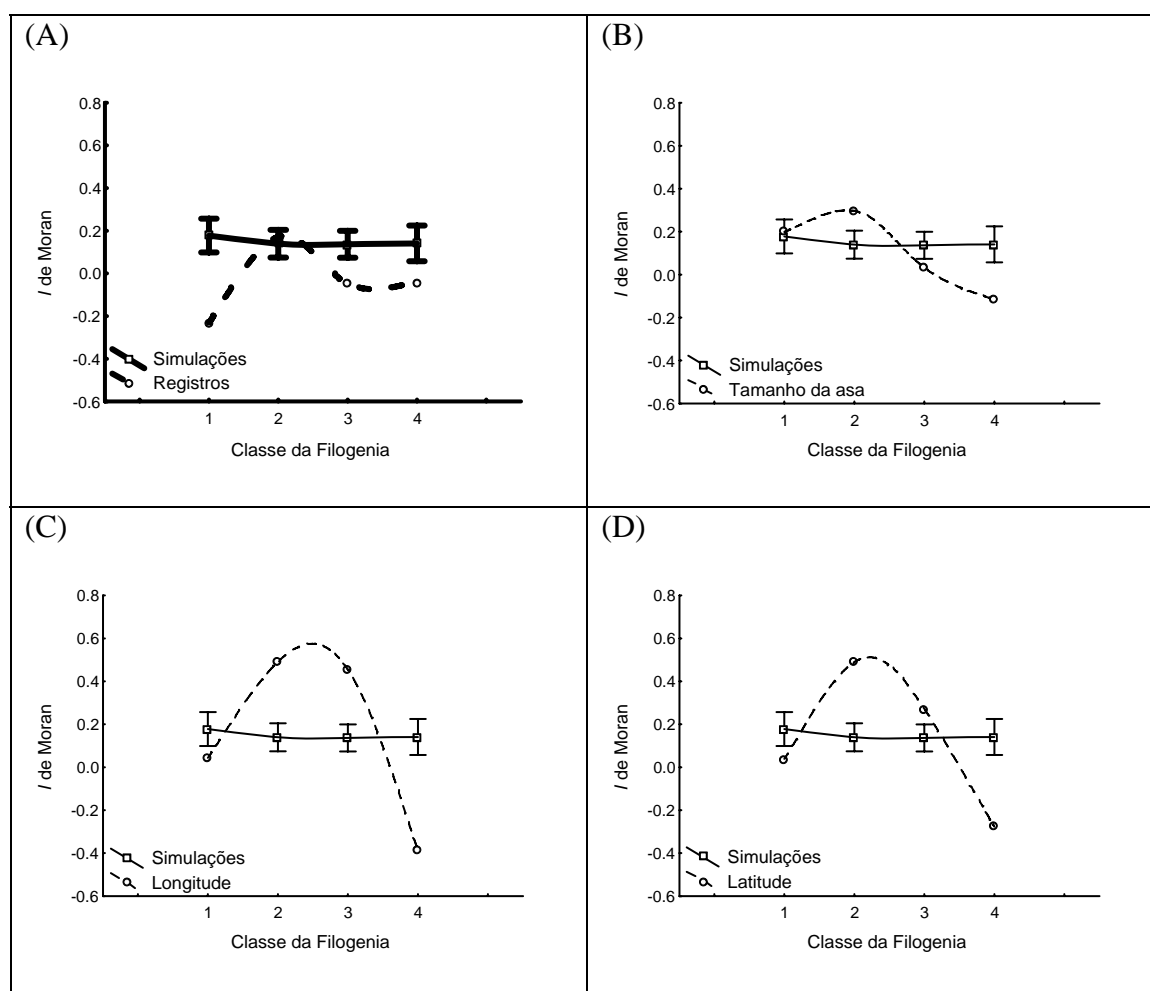


Figura 1: Correlogramas filogenéticos mostrando os valores de autocorrelação pelo coeficiente I de Moran para as simulações por movimento browniano (valores médios representados pelos quadrados, e intervalo de confiança de 95% representado pelas barras) e para os valores de número de registros (A), tamanho da asa (B), longitude média (C) e latitude média (D).

Regressão de autovetores filogenéticos (PVR)

A análise de componentes principais realizada com a matriz de distância filogenética gerou 31 eixos, dos quais os dois primeiros foram escolhidos pelo critério de *Broken Stick*, com os autovalores de 15,556 e 3,837 (e que explicam, respectivamente 48,6 e 12,0% da variação dos dados).

A análise de regressão linear entre o número de pontos de registro e a área de distribuição potencial gerou um resultado estatisticamente significativo ($r^2 = 0,244$, $p = 0,009$), permitindo então utilizá-la como uma estimativa da área de distribuição. Esta é uma estimativa que deve ser usada com cautela, entretanto, uma vez que podemos identificar vários *outliers* (ver Figura S1 na seção Material Suplementar).

Os autovetores dos dois primeiros eixos da PCA foram, então, utilizados como variáveis explicativas em análises de regressão múltipla com as variáveis analisadas. Os resultados destas análises são consistentes com os resultados encontrados pelas análises de autocorrelação filogenética: os autovetores possuem efeitos estatisticamente significativos sobre as médias de latitude, longitude e tamanhos das asas, mas não sobre o número de registros (Tabela 2). Os valores de R^2 ajustados das regressões podem ser interpretados como uma medida do efeito da inércia filogenética, e estes resultados novamente são coerentes com as análises de autocorrelação: há um maior efeito sobre a longitude, um efeito intermediário sobre a latitude, e um menor efeito sobre o tamanho das asas (Tabelas 1 e 2). A análise de PVR feita com apenas os dados das espécies cuja distribuição foi modelada levaram a resultados semelhantes aos da análise completa (Tabela 2), apesar de pequenas diferenças entre os valores de R^2 . Por fim, a análise feita com o tamanho da área de distribuição potencial também não indicou o efeito da estrutura filogenética, de acordo com a análise feita utilizando o número de registros de ocorrência.

Tabela 2: Valores de autocorrelação filogenética representados pelo R^2 ajustado das regressões múltiplas feitas entre os dois primeiros autovetores da análise de PVR, para todas as espécies do gênero e apenas para as espécies para as quais foram criados modelos de distribuição potencial. Entre parênteses estão os valores de p, marcados em negrito quando significativos.

Variável	R^2 ajustado (p)	
	Todas espécies	Espécies modeladas
Número de registros	0,093 (0,242)	0,039 (0,623)
Tamanho da asa	0,204 (0,014)	0,164 (<0,001)
Latitude	0,526 (<0,001)	0,544 (<0,001)
Longitude	0,729 (<0,001)	0,707(<0,001)
Área de distribuição potencial	-	0,096 (0,297)

Testes de hipóteses

Uma vez que foi identificada a presença de inércia filogenética no tamanho das asas e na latitude média, todos os testes subseqüentes foram feitos utilizando os resíduos destas variáveis nas análises de regressão múltipla da PVR que apresentaram resultados significativos. O número de pontos de registro e o tamanho da área de distribuição modelada não apresentaram efeitos de dependência da estrutura filogenética e, portanto, podem ser analisados diretamente.

Não encontramos efeitos significativos dos resíduos do tamanho da asa sobre o número de registros ($r^2 < 0,001$; $p = 0,989$) (Figura 2 A) ou o tamanho da área de distribuição ($r^2 = 0,027$; $p = 0,410$) (Figura 2 B). Também não encontramos evidências do efeito Rapoport: não há efeito significativo dos resíduos da latitude sobre o número de registros ($r^2 = 0,002$; $p = 0,776$) (Figura 2 C) ou sobre o tamanho da área de distribuição ($r^2 = 0,094$; $p = 0,121$) (Figura 2 D).

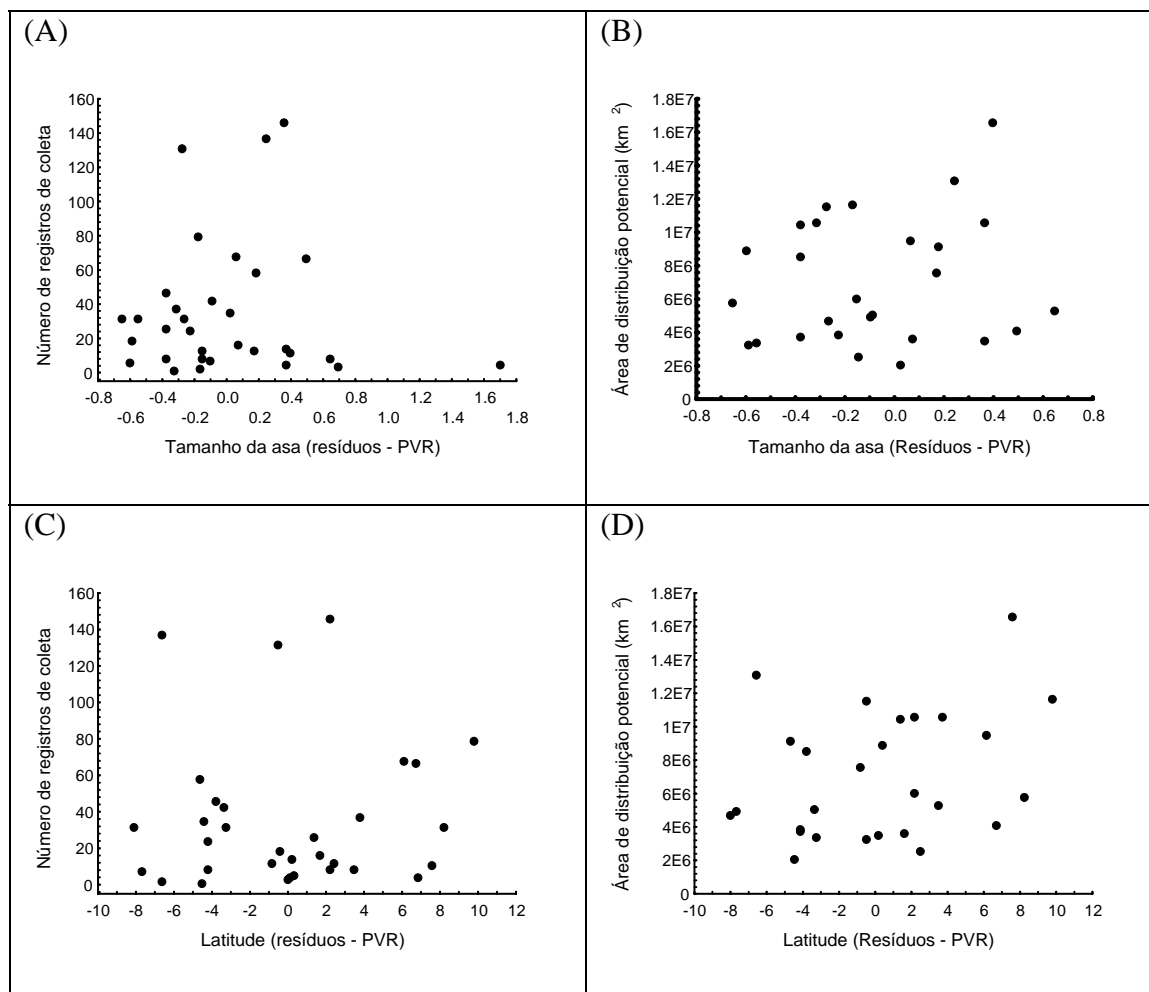


Figura 2: Relação entre o tamanho da área de distribuição (calculada pelo número de registros e pela área de distribuição potencial) e os valores dos resíduos da análise de PVR para o tamanho de asa (A e B) e para a latitude média (C e D) das espécies de *Partamona*.

Discussão

A presença de sinal filogenético no tamanho da área de distribuição de espécies não é um padrão sempre presente na natureza, e pode ser encontrado em alguns grupos de organismos (Nabout et al. 2009), mas não em outros (Diniz-Filho & Tôrres 2002a). A ausência deste efeito em *Partamona* mostra que esta pode ser uma característica evolutivamente lábil em muitos grupos.

A distribuição de uma espécie, entretanto, é apenas parcialmente representada pelo tamanho da área de distribuição, e possui dois outros componentes importantes: a forma e a posição (Bohning-Gaese et al. 2006). Neste trabalho, mostramos que a posição da distribuição das espécies de *Partamona* (representada pelas medidas médias de latitude e longitude dos registros de ocorrência das espécies) possui sinal filogenético e apresenta um padrão de evolução que difere daquele esperado por simulações de evolução por movimento browniano – sendo diferente, portanto, do padrão esperado de uma característica que evolui apenas por deriva genética.

O padrão de inércia filogenética da posição geográfica do gênero corrobora a existência do processo de conservação de nicho ecológico discutido no primeiro capítulo deste trabalho, e mostra que quanto maior a diferença filogenética, menor o efeito de autocorrelação filogenética sobre a posição. A ausência de valores significativos de autocorrelação na primeira classe da filogenia (para as duas medidas de posição) indica que não há maior semelhança entre a posição geográfica de espécies irmãs. Isto indica que os processos responsáveis pela diversificação do grupo possam estar associados à alopatria: a separação das linhagens estaria associada à separação geográfica.

Há uma discrepância nos valores de inércia filogenética (independentemente se medido por autocorrelação ou pelo R^2 da regressão múltipla) para as duas variáveis de posição: os efeitos da estrutura filogenética são maiores sobre a longitude do que sobre a latitude. Esta diferença pode ser resultante dos processos de separação das linhagens que originaram as espécies atuais, indicando uma tendência de separação entre as espécies mais pronunciada latitudinalmente do que longitudinalmente, o que é coerente com o padrão de riqueza encontrado no capítulo anterior. Por outro lado, isso pode ser resultado da estrutura geográfica particular da América do Sul, uma vez que algumas

das principais barreiras geográficas desse sistema apresentam uma orientação paralela ao litoral, tal como a Serra do Mar, os Andes, além de outras chapadas e maços de montanhas. A existência de cadeias de montanhas como essas pode ter afetado os padrões de especiação, gerando componentes longitudinais (fortemente relacionados ao espaço) mais importante do que os componentes latitudinais (fortemente relacionado aos efeitos climáticos).

Não encontramos evidências da existência do efeito Rapoport em *Partamona*: ou seja, não há um efeito da posição latitudinal sobre o tamanho da área de distribuição das espécies. A ausência deste efeito, entretanto, pode ser explicada de forma simples: apesar da ampla distribuição, o gênero possui maior riqueza em ambientes tropicais e as espécies não estariam submetidas às condições extremas encontradas em altas latitudes que estão associadas ao efeito. Neste sentido, as abelhas deste grupo responderiam de maneira diferente, por exemplo, de outros insetos em latitudes norte maiores do que 30°, onde o efeito Rapoport é mais evidente (Addo-Bediako et al. 2000).

Muitas espécies apresentam uma correlação entre o tamanho corporal e a área de distribuição (Gaston & Blackburn 1996; Pyron 1999). Este é um padrão, entretanto, que pode variar dependendo da escala espacial e taxonômica do estudo. Estudos em pequenas escalas espaciais, por exemplo, podem apresentar tanto correlações positivas quanto negativas. A escala espacial deste trabalho é ampla, mas é possível que o foco em um único gênero possa mascarar efeitos mais amplos de uma possível relação entre tamanho e área. Também é importante lembrar que as espécies de *Partamona* são eussociais. Desta forma, medidas do tamanho dos indivíduos podem não ser uma boa representação se pensarmos na colônia como uma unidade reprodutiva. Informações sobre o tamanho dos nichos e/ou das colônias são, no entanto, escassos e insuficientes para verificar uma possível relação com o tamanho da distribuição. Desta forma, a

quantidade de informações úteis para a conservação do gênero é extremamente reduzida, tornando os modelos de distribuição propostos no segundo capítulo deste trabalho extremamente importantes, por representarem boa parte do conhecimento destas espécies que possa prever o risco de extinção das mesmas.

O tamanho corporal é uma variável normalmente afetada pela estrutura filogenética (Diniz-Filho & Tôrres 2002a; Diniz-Filho & Vieira 1998), e nossos resultados não foram exceção a esta regra. O padrão encontrado é, entretanto, menor do que aquele medido sobre a posição geográfica – novamente, independente do método de medição. A medida de autocorrelação significativa apenas na última classe indica que há apenas um padrão de tamanho na separação de grandes grupos de espécies, mas nenhum padrão quando comparamos espécies próximas.

Diniz-Filho e Nabout (2009) sugerem que métodos comparativos que não assumem modelos de evolução subjacentes, como o PVR, podem ser robustos em relação a erros nas filogenias. Os nossos resultados mostram que os padrões de inércia filogenética foram mantidos mesmo quando as análises foram feitas sem as informações de cinco espécies do gênero. Estes resultados reforçam a idéia de que não é necessária a existência de informações filogenéticas bem resolvidas ou informações completas sobre todos os organismos para testar hipóteses dentro da estrutura lógica dos métodos filogenéticos comparativos. Defendemos, então, a idéia de que o uso de informações incompletas pode ser mais vantajoso do que descartar estas informações.

Referências bibliográficas

Addo-Bediako, A., Chown, S. L., and Gaston, K. J. 2000 Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267, 739-745.

Arnett, A. E. and Gotelli, N. J. 1999 Bergmann's Rule in the Ant Lion *Myrmeleon immaculatus* DeGeer (Neuroptera: Myrmeleontidae): Geographic Variation in Body Size and Heterozygosity. *Journal of Biogeography* 26, 275-283.

Bennett, P. M. and Owens, I. P. F. 1997 Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264, 401-408.

Bohning-Gaese, K., Kaprano, T., and van Ewijk, K. 2006 Disentangling current traits, phylogenetic and biogeographic factors. *American Naturalist* 167, 555-567.

Brown, J. H. 1995 *Macroecology*, 1st edn. Chicago: University of Chicago Press.

Carvalho, P., Diniz-Filho, J. A. F., and Bini, L. M. 2005 The impact of Felsenstein's "Phylogenies and the comparative method" on evolutionary biology. *Scientometrics* 62, 53-66.

Diniz-Filho, J. A. F., De Sant'ana, C. E. R., and Bini, L. M. 1998 An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52, 1247-1262.

Diniz-Filho, J. A. F. and Nabout, J. C. 2009 Modeling body size evolution in Felidae under alternative phylogenetic hypotheses. *Genetics and Molecular Biology* 32, 170-176.

Diniz-Filho, J. A. F. and Sant'ana, C. E. R. 2000 Phylogenetic correlograms and the evolution of body size in South American owls (Strigiformes). *Genetics and Molecular Biology* 23, 285-292.

Diniz-Filho, J. A. F. and Tôrres, N. M. 2002a Phylogenetic comparative methods and the geographic range size - body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology* 16, 351-367.

Diniz-Filho, J. A. F. and Tôrres, N. M. 2002b Rapoport effect in South American Carnivora (Mammalia): null models under geometric and phylogenetic constraints. *Brazilian Journal of Biology* 62, 437-444.

Diniz-Filho, J. A. F. and Vieira, C. M. 1998 Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Brazilian Journal of Biology* 58, 649-657.

Fisher, D. O. and Owens, I. P. F. 2004 The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 391-398.

- Gaston, K. J. and Blackburn, T. M. 1996 Global Scale Macroecology: Interactions between Population Size, Geographic Range Size and Body Size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology* 65, 701-714.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. 1991 *The comparative method in evolutionary biology*, 1st edn. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Hunt, G., Roy, K., and Jablonski, D. 2005 Species-Level Heritability Reaffirmed: A Comment on "On the Heritability of Geographic Range Sizes". *The American Naturalist* 166, 129-135.
- IUCN 2001 *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*, 1st edn. Cambridge: IUCN Publications Services Unit.
- Jones, K. E., Purvis, A., and Gittleman, J. L. 2003 Biological correlates of extinction risk in bats. *American Naturalist* 161, 601-614.
- Koh, L. P., Sodhi, N. S., and Brook, B. W. 2004 Ecological correlates of extinction proneness in tropical butterflies. *Conservation Biology* 18, 1571-1578.
- Lawton, J. H. 1999 Are There General Laws in Ecology? *Oikos* 84, 177-192.
- Lewinsohn, T. M., Freitas, A. V. L., and Prado, P. I. 2005 Conservação de invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Megadiversidade* 1, 62-69.
- Manly, B. F. J. 1994 *Multivariate Statistical Methods: A Primer*, 2nd edn. London: Chapman and Hall.
- Mech, S. G. and Zollner, P. A. 2002 Using body size to predict perceptual range. *Oikos* 98, 47-52.
- Murray, B. R. and Hose, J. C. 2005 The interspecific range size–body size relationship in Australian frogs. *Global Ecology and Biogeography* 14, 339-345.
- Nabout, J. C., Terribile, L. C., Bini, L. M., and Diniz-Filho, J. A. F. 2009 Phylogenetic autocorrelation and heritability of geographical range size, shape and position of the fiddler crabs (Genus *Uca*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Pedro, S. R. M. and Camargo, J. M. F. 2003 Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47, 1-117.
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G., and Mace, G. M. 2000a Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267, 1947-1952.
- Purvis, A., Jones, K. E., and Mace, G. M. 2000b Extinction. *BioEssays* 22, 1123-1133.
- Pyron, M. 1999 Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography* 26, 549-558.

Rodrigues, A., Pilgrim, J., Lamoreux, J., Hoffmann, M., and Brooks, T. 2006 The value of the IUCN red list for conservation. *Trends in ecology & evolution* 21, 71-76.

Terribile, L. C., Diniz, J. A. F., Rodriguez, M. A., and Rangel, T. F. L. V. 2009 Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18, 123-136.

Watling, J. I. and Donnelly, M. A. 2007 Multivariate correlates of extinction proneness in a naturally fragmented landscape. *Diversity and Distributions* 13, 372-378.

Webb, T. J. and Gaston, K. J. 2005 Heritability of Geographic Range Sizes Revisited: A Reply to Hunt et al. *The American Naturalist* 166, 136-143.

White, E. P., Ernest, S. K. M., Kerkhoff, A. J., and Enquist, B. J. 2007 Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 323-330.

Zar, J. H. 1999 *Biostatistical analysis*, 4th edn. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

Material suplementar – Capítulo 3

A Tabela S1 apresenta as medidas médias dos tamanhos de asa (em mm), retiradas de Pedro & Camargo (2003), e as médias de latitude e longitude dos registros de ocorrência das espécies do gênero *Partamona*.

Tabela S1: Medidas médias dos tamanhos das asas (em mm) (a partir de Pedro & Canargo 2003), Latitude e Longitude médias (em graus decimais) dos registros únicos de ocorrência das espécies do gênero *Partamona*.

Espécie	Tamanho médio da asa (mm)	Latitude média	Longitude média
<i>P. aequatoriana</i>	6,22	-78,4678	1,869192
<i>P. ailyae</i>	6,28	-60,2006	-8,70982
<i>P. auripennis</i>	5,45	-59,654	-1,58419
<i>P. batesi</i>	6	-64,5857	-4,62619
<i>P. bilineata</i>	5,69	-94,1596	17,61563
<i>P. chapadicola</i>	5,71	-45,6438	-6,07203
<i>P. combinata</i>	5,74	-58,082	-11,869
<i>P. criptica</i>	6,35	-41,9055	-20,5451
<i>P. cupira</i>	5,71	-45,8349	-18,8854
<i>P. epiphytophila</i>	6,44	-70,4302	-5,128
<i>P. ferreirai</i>	5,69	-62,2343	-1,20651
<i>P. grandipennis</i>	8,04	-83,5083	9,466658
<i>P. gregaria</i>	5,81	-53,6244	-3,82848
<i>P. helleri</i>	5,83	-44,0755	-19,8898
<i>P. littoralis</i>	5,79	-35,1676	-6,31667
<i>P. mourei</i>	5,59	-61,78	-2,38447
<i>P. mulata</i>	5,88	-56,1433	-17,6108
<i>P. musarum</i>	5,73	-80,7856	9,081337
<i>P. nhambiquara</i>	6,13	-61,8057	-11,1284
<i>P. nigrilabis</i>	5,3	-62,702	1,647837
<i>P. nigrrior</i>	5,96	-84,6423	10,73974
<i>P. orizabaensis</i>	5,09	-57,7714	-1,72927
<i>P. pearsoni</i>	5,96	-76,5566	5,628494
<i>P. peckolti</i>	5,8	-43,5839	-15,1135
<i>P. rustica</i>	5,73	-38,6498	-6,3122
<i>P. seridoensis</i>	6,68	-40,2446	-18,8234
<i>P. sooretamae</i>	5,66	-70,0161	-10,1301
<i>P. subtilis</i>	6,04	-63,1941	-7,98999
<i>P. testacea</i>	5,4	-61,7899	-5,24354
<i>P. vicina</i>	5,93	-66,0833	5,25
<i>P. vitae</i>	7,03	-79,5144	9,360367
<i>P. xanthogastra</i>	6,63	-66,95	-16,6375
<i>P. yungarum</i>	6,22	-78,4678	1,869192

A figura S1 mostra os resultados da análise de regressão linear entre a área de distribuição potencial e os registros únicos de coleta das espécies de *Partamona* ($r^2 = 0,244$, $p = 0,009$). Esta análise foi feita com o objetivo de avaliar o uso do número de registro de coletas como uma estimativa da área ocupada pelo modelo de distribuição potencial de uma espécie.

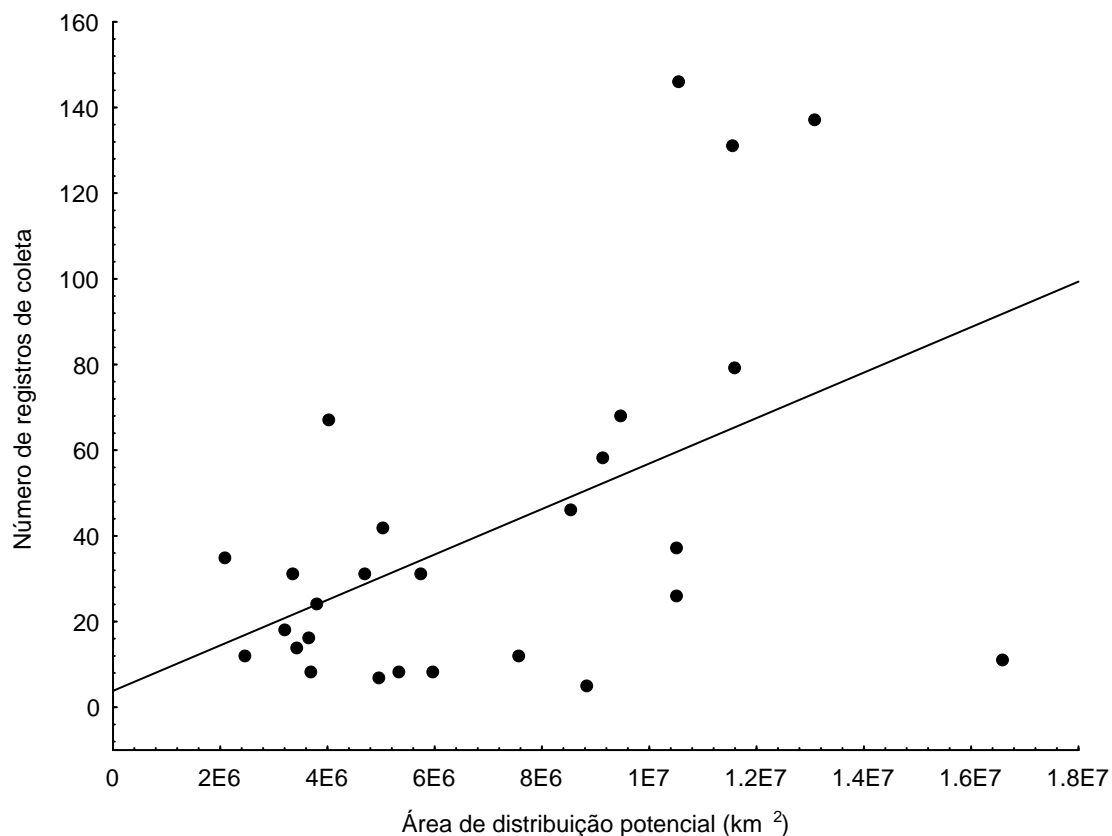


Figura S1: Regressão linear entre a área de distribuição potencial e os registros únicos de coleta das espécies de *Partamona* ($r^2 = 0.244$, $p = 0.009$).

Conclusão geral

Mostramos, no primeiro capítulo deste trabalho, que as espécies de *Partamona* apresentam evidências de conservação de nicho ecológico. Mostramos que diferentes componentes do nicho podem responder de maneiras distintas aos processos evolutivos, e que a avaliação de correlogramas e a comparação com simulações de evolução por movimento browniano podem ser úteis na compreensão deste processo.

Esta conclusão afeta diretamente o diagnóstico do status de conservação destas espécies realizado no segundo capítulo: podemos esperar que ocorram mudanças de distribuição das espécies do gênero como consequência das mudanças de clima. Admitindo que o cenário de modelagem é otimista do ponto de vista da conservação do grupo, destacamos a importância de se avaliar o status de conservação das espécies *P. helleri*, *P. rustica*, *P. cupira*, *P. seridoensis* e *P. sooretamae*.

Por fim, identificamos os padrões de inércia filogenética no tamanho corporal e em componentes da distribuição das espécies do gênero, revelando aspectos de seu processo de diversificação. Mostramos que o método de regressão de autovetores filogenéticos (PVR) pode ser robusto em relação a lacunas de informação, e deveria ser aplicado mesmo quando não há informações completas do grupo estudado.