



Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em
Ecologia & Evolução



Karem Manuelita Olarte Jiménez

Padrões de
co-distribuição e co-diversidade
da ordem Carnivora

Orientador: Prof. Fabricio Villalobos

Co-orientador: Prof. Adriano S. Melo

Goiânia-GO

Julho de 2019

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: Dissertação Tese

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

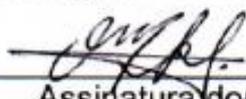
Nome completo do autor: Karem Manuelita Olarte Jiménez

Título do trabalho: Padrões de co-distribuição e co-diversidade da ordem Carnivora

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.



Assinatura do(a) autor(a)²

Karem Manuelita Olarte Jiménez

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)²

Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho

Data: 10 / 12 / 2019

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

² A assinatura deve ser escaneada.



Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em
Ecologia & Evolução



Karem Manuelita Olarte Jiménez

Padrões de co-distribuição e co-diversidade da ordem Carnivora

Tese apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de doutora em Ecologia e Evolução.

Orientador: Prof. Fabricio Villalobos

Co-orientador: Prof. Adriano S. Melo

Goiânia-GO

Julho de 2019

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Jiménez, Karem Manuelita Olarte
Padrões de co-distribuição e co-diversidade da ordem Carnivora
[manuscrito] / Karem Manuelita Olarte Jiménez. - 2019.
85 f.: il.

Orientador: Prof. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho; co orientador Adriano Sanches Melo.
Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2019.

Bibliografia. Anexos.

Inclui siglas, mapas, gráfico, tabelas.

1. Diversidade beta. 2. Co-distribuição. 3. Co-diversidade. 4. Carnivora. 5. Campo de diversidade. I. Camacho, Crisóforo Fabricio Villalobos, orient. II. Título.

CDU 574



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGEE**

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE TESE Nº 89

Aos dezesseis dias do mês de julho de 2019 (16/07/2019), às oito horas e trinta minutos (08h30min), no Auditório do ICB V, UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho, ICB/UFG (via videoconferência); Prof. Dr. Paulo De Marco Jr., ICB/UFG; Prof. Dr. Mário Almeida Neto, ICB/UFG; Dra. Flávia de Figueiredo Machado, ICB/UFG, Dr. Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim, ICB/UFG;** para em sessão pública presidida pelo (a) primeiro(a) examinador(a) citado(a), procederem à avaliação da defesa de tese intitulada: "**Padrões de co-distribuição e co-diversidade da ordem Carnivora**", em nível de doutorado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Karem Manuelita Olarte Jiménez**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo(a) presidente(a), que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida a(o) autor(a) da tese que, em cerca de 35 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu a(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da tese. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a tese foi aprovada, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da tese na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta, às 11 h e 10 min.,

encerrou-se a sessão de defesa e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.

Prof. Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho
Presidente da banca(via videoconferência)
ICB/UFG

Prof. Dr. Paulo De Marco Jr.
ICB/UFG;

Prof. Dr. Mário Almeida Neto
ICB/UFG

Dra. Flávia de Figueiredo Machado
ICB/UFG

Dr. Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim
ICB/UFG

Minha Dedicção na graduação e mestrado
foi para os canídeos.

Desta vez fui convidada a conhecer um mundo
que nem imaginava. Agora os objetos da minha
Dedicção abrangem, conectam e explicam.

Com Dedicção refiro-me a uma vida a
seguir para os que seremos eternos estudantes.

Agradecimentos

Agradeço a Luis Pacheco. Ele foi o professor que me orientou no final da graduação. Lembro que fui para seu escritório porque escutei que um novo professor ecólogo tinha chegado. Seu escritório parece um consultório médico com pessoas que vão as vezes só para cumprimentar. Lucho me ajudou ao longo do doutorado com conselhos, artigos, acreditando, animando, compartilhando experiências, fornecendo sabedoria, etc. Ele acreditou em mim mais do que eu. Minha gratidão por essa nobreza.

Agradeço a cada colega que foi uma inspiração. Agora sei que cada um de nós tem uma mágica diferente.

Agradeço ao pequeno sentimento bom quando você senta e finalmente consegue entender.

Agradeço a Fabricio Villalobos e Adriano Melo pelos artigos fornecidos, correções dos textos, conselhos e tempo. Minha gratidão para eles.

Agradeço a Alice Francener, a amiga brasileira que conheci e me acompanhou nos momentos bons e não bons. Ela apareceu com sorrisos, conselhos, soluções, informação, conversas que fizeram os momentos mais leves. Minha gratidão pela amizade e ajuda.

Agradeço a minha primeira monitora de atletismo, Ana Rodrigues Santana, ela ficou até um pouco mais das 21h à noite varias vezes na pista de corrida, seus treinos foram os melhores. Minha gratidão pelos conselhos fora da pista, pela sua preocupação, sua voz me animando a correr na pista e fora da pista. Quando encontrei ela há poucos dias, ela disse que estava torcendo por mim. Minha gratidão para Ana.

Agradeço a todos meus monitores de corrida, Bolt, Bruna e Kleyson. Todos eles se preocuparam por mim na pista e fora dela. Minha gratidão por isso.

Agradeço a Leila Meyer, a amiga que me acompanhou no doutorado, ajudando, conversando, explicando, aconselhando e brindando sua amizade. Minha gratidão porque Leila e Alice foram uma luz.

Agradeço aos professores com quem eu tive aulas. Sei que eles se preocupam para nós dar ferramentas. Tive aulas que foram inspiradoras.

Agradeço a Igor Soares. Ele está na graduação e sua conversa sobre o que ele está estudando foi motivadora. Minha gratidão pela ajuda, brindando calma, seu laboratório e gentileza.

Agradeço a Paula Kiyomi Tsujii e sua mãe pela amizade e serem a família brasileira que me acolheu. Elas foram outra luz. Adorei as conversas, os chás, café e cinema. Agradeço pela ajuda e preocupação. Minha gratidão especial para Paula pela amizade, o trato doce, conselhos e ajuda.

Agradeço a Patricia, a vizinha que se mudou alguns meses e brindou sua amizade. Minha gratidão pela ajuda e conselhos.

Agradeço a minha família. No período da qualificação fui para casa e uma vez corri em uma praça a noite, parei ao começar e geralmente corro sem parar. Minha mãe desceu do carro e ela começou a correr para me dar força. Agradeço para meu pai, irmão, minha amiga cachorrinha Gaia e todos eles. Minha gratidão para eles.

Sumário

Resumo	1
Abstract	3
Introdução geral	5
Capítulo 1: A substituição e diferença de riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia seguem um padrão geográfico ademais de latitudinal	11
Capítulo 2: A co-distribuição, co-diversidade e campo de diversidade da ordem Carnivora	35
Conclusão geral	63
Referência geral	65
Anexo 1. <i>Funções para calcular dados de Campo de diversidade e Campo de Dispersão</i>	68
Anexo 2. <i>Função para calcular dados de Campo de Diversidade Cruzado</i>	71
Anexo 3. <i>Dados de campo de diversidade e tamanhos de áreas de distribuição de 218 espécies de Carnivora</i>	74
Anexo 4. <i>Campo de diversidade cruzado de 97 espécies Feliformia</i>	79
Anexo 5. <i>Campo de diversidade cruzado de 104 espécies Caniformia</i>	81
Anexo 6. <i>Parâmetros de co-distribuição (por espécie) e co-diversidade (por sítio) para Carnivora e oito famílias</i>	84

Resumo

Um dos principais interesses da ecologia e biogeografia é compreender os padrões de gradiente geográfico de biodiversidade e seus processos. O estudo de diferença na composição de espécies nos sítios ou diversidade beta é importante na compreensão do gradiente de biodiversidade. Adicionalmente, os padrões de distribuição de espécies e diversidade de sítios estão conectados e a abordagem deles em conjunto ajuda a entender melhor o gradiente de biodiversidade de algum táxon. Porém, teve poucos estudos macroecológicos sob a abordagem de distribuição e diversidade em conjunto. Por sua vez, a diversidade beta de várias assembleias aquáticas e terrestres tem maior contribuição dos componentes de substituição de espécies nas menores latitudes e maior contribuição de diferença de riqueza nas maiores latitudes. No entanto, se desconhece o padrão desses componentes nas subordens de Carnivora. Assim, no primeiro capítulo deste estudo testamos a hipótese de gradiente latitudinal dos componentes de diversidade beta para Feliformia e Caniformia e sugerimos como possíveis fatores explicativos desses padrões à competição interespecífica, diferente história biogeográfica, conservação de nicho e glaciações do Quaternário. A nível global para as subordens de Carnivora esperamos encontrar maior substituição e diferença de riqueza nas menores e maiores latitudes, respectivamente. Também, esperamos encontrar o mesmo padrão nas regiões do Novo e Velho Mundo, embora, a quantidade de contribuição do componente será segundo a subordem da região. A través de regressões segmentadas, determinamos a relação entre cada componente de diversidade beta e latitude. Registramos que os componentes de diversidade beta de Feliformia e Caniformia seguem padrões geográficos adicionais ao latitudinal. Portanto, a substituição de espécies para ambas subordens não diminui com o aumento de latitude e tem maior contribuição nas regiões montanhosas e rios. A diferença de riqueza de espécies aumenta com a latitude e tem maior contribuição nas regiões temperadas e/ou áridas, como, Polo Ártico para Caniformia e Oriente Médio, Saara e Altiplano para ambas subordens. Além disso, a diferença de riqueza de Feliformia aumenta com a latitude no Hemisfério Sul, sendo maior no Novo do que Velho Mundo, sugerindo que a migração, diversificação e competição, teriam causado maior perda de espécies de Feliformia por Caniformia na América do Sul do que na África. No segundo capítulo com o intuito de compreender o gradiente de diversidade de Carnivora, examinamos os padrões de co-distribuição (i.e. grau de associação ou separação na distribuição espacial de espécies), co-diversidade (i.e. grau de similaridade ou diferença na composição de espécies entre sítios), campo de diversidade (i.e. riqueza nos sítios dentro da área de distribuição de uma espécie) e campo de diversidade cruzado (i.e. riqueza de espécies do clado oposto nos sítios dentro da área de distribuição focal) da ordem, subordens

e famílias, sob a abordagem de distribuição e diversidade em conjunto. Usamos matrizes de presença-ausência, gráficos de dispersão e testes de razão de variância. Para Carnivora observamos co-distribuição e co-diversidade positivas e diferentes dos padrões gerados pelo modelo nulo coesivo. Ursidae e Canidae apresentam co-distribuição negativa e co-diversidade positiva, diferentes dos padrões do modelo nulo coesivo. A nível global, no campo de diversidade observamos em média 15,95 espécies dentro das áreas de distribuição geográfica de Carnivora. Além disso, existe maior frequência de sítios com baixa do que alta riqueza de espécies dentro das áreas de distribuição das espécies Carnivora. No campo de diversidade cruzado esperamos menor co-ocorrência de uma espécie Caniformia com espécies Feliformia e vice-versa, pela competição interespecífica entre as subordens de Carnivora. Concordando, observamos mais áreas de distribuição de espécies Caniformia com maior frequência de sítios de baixa riqueza de espécies Feliformia, e vice-versa.

Palavras-chave: diversidade beta, substituição, diferença de riqueza, co-distribuição, co-diversidade, campo de diversidade, campo de diversidade cruzado, Carnivora, Feliformia, Caniformia.

Abstract

One important goal in ecology and biogeography is to understand biodiversity gradient patterns and their processes. Studying compositional difference of species among sites or beta diversity is important to understand this biodiversity gradient. Moreover, distribution ranges of species and species richness of sites are connected patterns. The connected approach of these patterns helps to understand better the biodiversity gradient of some taxon. Nevertheless, there were few macroecological studies that took into account this connected approach of patterns. On the other hand, beta diversity of several terrestrial and aquatic assemblages has more species replacement component in low latitudes and more difference in species richness component in high latitudes. However, we do not know about components of beta diversity patterns for Carnivora suborders, Feliformia and Caniformia. So, we evaluate the latitude gradient hypothesis of beta diversity components of Feliformia and Caniformia for the first chapter. Additionally, we suggest that interspecific competition, difference of historical biogeography, niche conservatism and Quaternary glaciations, might be the factors that explain these beta diversity patterns. We expect more species replacement in low latitudes and more difference in species richness in high latitudes for Carnivora suborders on global scale. We expect the same latitudinal patterns of beta diversity components for these suborders on the regions of the New and Old World, but the amount of each component might depend on the region of suborder. We used piecewise regressions to relate between each beta diversity component and latitude. For Feliformia and Caniformia, beta diversity components follow geographical patterns beyond the latitudinal one. Thus, species replacement does not reduce in high latitudes and this component is higher in mountains and some rivers for both suborders. Difference in species richness increases in high latitudes and this component is higher in temperate and arid regions, like Arctic Pole for Caniformia and Sahara, Middle East and Altiplano for both suborders. Moreover, difference in species richness of Feliformia is higher in high latitudes of New World's Southern Hemisphere than Old World one, suggesting that migration, diversification and interspecific competition might cause more loss of Feliformia species by Caniformia species in South America than Africa. For the second chapter, to understand the diversity gradients of Carnivora, we examine the patterns of co-distribution (i.e. degree of association or segregation in the distribution ranges of species), co-diversity (i.e. degree of similarity or differentiation of species composition among localities), diversity field (i.e. set of species richness values among sites within the distribution range of a given species) and cross diversity field (i.e. set of richness values of the opposite clade among sites within the distribution range of a given species) of Carnivora, suborders and families. We evaluated

these patterns through the connected approach of distribution ranges of species and species richness of sites. We used presence-absence matrices, scatter plots as range-diversity plots and variance-ratio tests. For Carnivora, positive co-distribution and positive co-diversity are found and they are different from cohesive null model patterns. Negative co-distribution and positive co-diversity are found for Ursidae and Canidae, in addition these observed patterns are different from cohesive null model patterns. We find 15,95 species as mean within distribution ranges for Carnivora. Additionally, there are more sites with low richness than high richness within distribution ranges for Carnivora. Because of interspecific competition of the Carnivora suborders, we expect low co-occurrences between a given Caniformia species and Feliformia species or vice-versa for cross diversity fields. Matching our expectation, we find more sites with low richness of Feliformia species within distribution ranges of Caniformia species and vice-versa.

Keywords: beta diversity, species replacement, difference in species richness, co-distribution, co-diversity, diversity field, cross diversity field, Carnivora, Feliformia, Caniformia.

Introdução Geral

Um dos principais objetivos na ecologia e biogeografia é compreender o gradiente de diversidade e os seus processos causais (Field *et al.* 2009, Borregaard & Rahbek 2010). Assim, existiu a necessidade de distinguir níveis de diversidade nas comunidades naturais, sugerindo-se a riqueza de espécies em um sítio ou diversidade “alfa”, a riqueza de espécies de um grupo de ambientes ou diversidade “gama” e a diferença na composição de espécies da comunidade nos ambientes ou diversidade “beta” (Whittaker 1960). Portanto, a diversidade gama refere-se à riqueza de espécies a uma escala regional ou de paisagem (Tuomisto 2010). A variação geográfica de biodiversidade ou variação de riqueza de espécies emerge pela sobreposição das áreas de distribuição de espécies e essa sobreposição dependerá da forma, tamanho e localização das áreas de distribuição (Borregaard & Rahbek 2010). Porém, os processos que determinam o padrão de diversidade são elusivos ainda (Field *et al.* 2009), e a conexão entre riqueza de espécies, localização e tamanho de áreas de distribuição demorou a aparecer nos estudos (Borregaard & Rahbek 2010).

A sobreposição de áreas de distribuição pode se originar por vários fatores, como a semelhança ecológica de espécies, fatores históricos de dispersão, o acaso, limitação nas áreas de distribuição pela forma geográfica do continente, limitação na expansão espacial de áreas de distribuição, etc (Borregaard & Rahbek 2010). Adicionalmente, a riqueza de espécies de plantas e animais terrestres em grande escala espacial tem mostrado uma forte correlação com clima e produtividade, consideradas tradicionalmente importantes (Field *et al.* 2009, Villalobos *et al.* 2013). Porém, o clima não explica completamente o padrão de diversidade (Field *et al.* 2009). Até o 2009, a dispersão de espécies foi mais considerada do que a diferença de história evolutiva nas avaliações de correlações com a riqueza de espécies a grande escala e teve mais estudos de interações bióticas como principais processos explicativos de padrões de riqueza em sistemas abaixo dos 500 km² (Field *et al.* 2009), mas continua a questão de sua influência a uma escala maior (Borregaard & Rahbek 2010).

Posteriormente, usaram-se modelos que simularam áreas de distribuição de espécies para avaliar o gradiente geográfico de diversidade ou o poder de previsão de um modelo, a través de uma variável resposta e sugeriu-se considerar várias variáveis resposta (Villalobos *et al.* 2013). Tradicionalmente, na análise de padrões de distribuição e diversidade, a ferramenta básica é a matriz de presença-ausência de espécies em sítios determinados que é usada para obter informação por separado de riqueza e ocupação de espécies (Arita *et al.* 2008). Além disso, a ocupação (i.e. número de sítios onde ocorre a espécie determinada) é usada na biogeografia para medir o tamanho da área de distribuição de espécie (Arita *et al.* 2008).

Recentemente, ressaltou-se a importância de estudar a distribuição de espécies e diversidade de sítios em conjunto por serem padrões conectados e a través dessa abordagem pode-se testar hipóteses na biogeografia e macroecologia (Arita *et al.* 2008, Villalobos & Arita 2010, Villalobos *et al.* 2013). Em 2005, surgiu o conceito de “campo de dispersão” ou conjunto dos tamanhos de áreas de distribuição geográficas das espécies que ocorrem em um sítio determinado (Graves & Rahbek 2005). Logo depois, Arita *et al.* (2008) desenvolveram o termo “campo de diversidade” ou conjunto de valores de riqueza nos sítios dentro da área de distribuição de uma espécie determinada, considerando a abordagem de distribuição e diversidade em conjunto.

Paralelamente, Arita *et al.* (2008) criaram a aproximação teórica que une os padrões de riqueza de espécies e tamanhos de áreas de distribuição através de uma matriz de presença-ausência com espécies nas linhas e sítios nas colunas, combinando os tamanhos de áreas de distribuição na soma das linhas, a riqueza de espécies na soma das colunas e a co-ocorrência de espécies pelo grau de covariância. A combinação desses padrões é visualizada com os gráficos de dispersão para sítios e espécies (e.g. “range-diversity plot” por sítios e “range-diversity plot” por espécies) que mostram a média proporcional do campo de dispersão por sítio versus a riqueza de espécies proporcional por sítio no primeiro gráfico (Arita *et al.* 2008). Além da média proporcional do campo de diversidade por espécie versus o tamanho da área de distribuição proporcional por espécie focal no segundo gráfico (Arita *et al.* 2008).

A dispersão dos pontos visualizados nos *range-diversity plots* por sítios e espécies refletem a covariância da matriz de presença-ausência que seria a similaridade entre sítios e associação entre espécies, respectivamente (Arita *et al.* 2008). Desse modo, os *range-diversity plots* por sítios e espécies são complementares e esclarecem a conexão entre tamanhos de áreas de distribuição e riqueza de espécies de uma comunidade (Borregaard & Rahbek 2010). Assim, surgiram avaliações dos padrões de co-distribuição entre espécies (i.e. co-ocorrência ou grau de associação ou separação na distribuição espacial de espécies; Trejo-Barocio & Arita 2013, Villalobos *et al.* 2013) e co-diversidade entre sítios (i.e. grau de similaridade ou diferença na composição de espécies entre sítios; Trejo-Barocio & Arita 2013, Villalobos *et al.* 2013), usando a abordagem de distribuição e diversidade em conjunto a través da matriz de presença-ausência e *range-diversity plots* (Soberón & Ceballos 2011, Villalobos *et al.* 2013, Trejo-Barocio & Arita 2013). Por exemplo, a co-distribuição entre espécies e co-diversidade de sítios foram positivas para os morcegos Phyllostomidae pelo efeito do clima, conservação de nicho, áreas de distribuição coesivas e outros processos não avaliados (Villalobos *et al.* 2013).

Por outro lado, padrões de riqueza de espécies e seus processos históricos e ou contemporâneos foram mais estudados a escala continental e global do que a diversidade beta (Leprieur *et al.* 2011). No entanto, a diversidade beta é importante para entender padrões de gradiente de diversidade e também é usada no teste de hipóteses em ecologia (Soininen *et al.* 2017). Assim, há poucos anos os estudos de diversidade beta em grande escala passaram a ser frequentes (Melo *et al.* 2009, Leprieur *et al.* 2011, Dobrovolski *et al.* 2012, Baselga *et al.* 2012) e vem sendo aprofundados por meio de novas metodologias e abordagens. Por exemplo, Baselga (2010) popularizou a partilha da diversidade beta, medida pela dissimilaridade de Sorensen, nos componentes de substituição de espécies entre sítios e diferença de riqueza de espécies (i.e. comunidades com diferente número de espécies; Legendre 2014).

A distribuição dos componentes de diversidade beta não é uniforme no espaço geográfico (Dobrovolski *et al.* 2012). No estudo de cada componente de diversidade beta se pode determinar o efeito de diferentes processos, já que são padrões diferentes (Leprieur *et al.* 2011, Baselga *et al.* 2012, Soininen *et al.* 2017, Peixoto *et al.* 2017). A substituição de espécies pode ser estruturada por dispersão, eventos históricos como as barreiras geográficas, filtro ambiental e competição (Leprieur *et al.* 2011, Legendre 2014, Soininen *et al.* 2017). Por outro lado, a diferença de riqueza de espécies pode ser estruturada por processos de extinção, colonização e diferença interespecífica na tolerância de condições ambientais (Leprieur *et al.* 2011, Dobrovolski *et al.* 2012, Baselga *et al.* 2012, Soininen *et al.* 2017).

A nível global a substituição de espécies é maior nas menores latitudes e a diferença de riqueza de espécies é maior nas maiores latitudes para vários organismos terrestres e aquáticos, sugerindo-se a hipótese de gradiente latitudinal desses componentes (Soininen *et al.* 2017). Porém, os componentes de diversidade beta filogenética para mamíferos terrestres e os grupos de Carnivora, Chiroptera e Rodentia não apresentam um padrão latitudinal claro a nível global (Peixoto *et al.* 2017). Uma provável maior heterogeneidade ambiental e menor eficiência de dispersão nas menores latitudes foram propostas para explicar a maior substituição de espécies (Soininen *et al.* 2017). Paralelamente, segundo Soininen *et al.* (2017), a maior diferença de riqueza de espécies próxima aos polos seria causada pela maior frequência de extinções e re-colonizações ordenadas pelas condições ambientais menos favoráveis e o maior efeito das glaciações.

Como exemplo, encontrou-se, em nível global, maior diferença na riqueza de espécies de anfíbios acima dos 37° N na região influenciada pela última glaciação máxima que os autores consideraram instável climaticamente (Baselga *et al.* 2012). Além disso, a região estável ou abaixo dos 37° N teve maior substituição dessas espécies (Baselga *et al.* 2012).

Nos mamíferos terrestres não voadores do Novo Mundo o melhor preditor de diferença de riqueza de espécies foi a temperatura máxima do mês mais quente e teve correlação positiva entre a substituição de espécies e a elevação média (Castro-Insua *et al.* 2016). Sendo que os mamíferos estão conformados por táxons diferentes, os grupos de Rodentia, Carnivora e Chiroptera foram estudados separadamente pela diferença de capacidade de dispersão que poderia influenciar o padrão de diversidade beta taxonômico e filogenético deles (Castro-Insua *et al.* 2016, Peixoto *et al.* 2017). Assim, para Carnívora, Rodentia e Chiroptera no Novo Mundo os componentes de diversidade beta seguiram um padrão latitudinal com o aumento de substituição de espécies desde a linha do Equador até os 29° N para Carnivora e Rodentia e até os 28° N para Chiroptera, diminuindo após essa respectiva latitude (Castro-Insua *et al.* 2016). Ao contrário, a diferença de riqueza de espécies aumentou em latitudes maiores ou após 37° N para Carnivora e Rodentia e após 29 ° N para Chiroptera (Castro-Insua *et al.* 2016).

Dentro dos mamíferos a ordem Carnivora apresenta 286 espécies existentes e 13 famílias com 250 espécies terrestres (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012). O grupo é apropriado em estudos macroevolutivos e macroecológicos pela sua distribuição geográfica e relação filogenética conhecidas (Diniz-Filho *et al.* 2009), além de ocorrer em todos os continentes, habitando diferentes tipos de habitats desde florestas até desertos e possuir grande variedade de tamanho corporal, ecologia alimentar, estrutura social e riqueza de espécies com quatro hienídeos e 65 mustelídeos (Gittleman 1985, Gittleman & Purvis 1998, Bininda-Emonds *et al.* 1999). Suas subordens, Feliformia e Caniformia, possuem 121 e 129 espécies terrestres existentes, respectivamente (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012), e têm diferente história biogeográfica (Pedersen *et al.* 2014).

A maioria das famílias de Feliformia originaram-se na região tropical (Buckley *et al.* 2010), especificamente no Velho Mundo e diversificaram na África, sul de Europa e sul de Ásia (Barycka 2006), distribuindo-se principalmente na região tropical (Pedersen *et al.* 2014). Porém, Caniformia originou-se na região temperada (Buckley *et al.* 2010), diversificando-se também fora do trópico (Van Valkenburgh 1999) e distribuindo-se mais uniformemente do que Feliformia (Pedersen *et al.* 2014), tendo maior riqueza de espécies na região temperada (Buckley *et al.* 2010). Assim, mais linhagens de Caniformia adaptadas ao clima temperado migraram ou evoluíram na América do Norte (Van Valkenburgh 1999). Porém, a maioria das linhagens de Feliformia não colonizaram América do Norte (Barycka 2006). Portanto, quando o estreito de Panamá emergiu, América do Sul foi colonizada por várias famílias de Caniformia e uma família de Feliformia (Van Valkenburgh 1999). Adicionalmente, antes do

istmo de Panamá emergir, a comunidade de predadores tinha poucas espécies na América do Sul (Marshall 1977).

Feliformia e Caniformia são diferentes considerando conservação de nicho filogenética (CNF; i.e. espécies filogeneticamente relacionadas que mantem as similaridades de nicho ao longo do tempo evolutivo; Wiens 2004). Feliformia apresenta CNF tropical, enquanto Caniformia teria divergência de nicho filogenética (Buckley *et al.* 2010). Consequentemente, Feliformia estaria restrita à região tropical e teria menor tolerância ambiental do que Caniformia (Buckley *et al.* 2010).

A respeito da competição interespecífica, há efeito desse processo nos padrões de distribuição e diversidade em grande escala para Carnívora e suas subordens Feliformia e Caniformia (Davies *et al.* 2007, Pedersen *et al.* 2014). Por exemplo a variação na co-distribuição de espécies terrestres de Carnívora foi explicada em 63% pela divergência morfológica da dentição (Davies *et al.* 2007). As espécies que sobrepuseram mais suas áreas de distribuição foram as que possuíram maior diferença no comprimento dos dentes carnassiais (Davies *et al.* 2007). Os dentes carnassiais servem para processar o alimento e diferença no comprimento deles poderia indicar diferença no uso desse recurso (Davies *et al.* 2007). Assim, os autores sugeriram que o padrão de co-ocorrência observado para Carnívora concordaria com competição em simpatria, acontecendo deslocamento de carácter ou exclusão das espécies semelhantes ecologicamente (Davies *et al.* 2007).

Na riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia a escala global tem sido proposto que a história biogeográfica e competição influenciaram esses padrões (Pedersen *et al.* 2014). A região tropical do Novo Mundo tem mais riqueza de espécies Caniformia e a região tropical do Velho Mundo tem mais riqueza de espécies Feliformia (Pedersen *et al.* 2014). Além disso, o padrão de riqueza de espécies de Caniformia foi melhor explicado pela riqueza de espécies de Feliformia e os fatores ambientais em conjunto (Pedersen *et al.* 2014). Também, a riqueza de espécies de Feliformia teve efeito negativo na riqueza de espécies de Caniformia e os autores propuseram que provavelmente seria causado pela competição interespecífica na sobreposição de dieta e predação interespecífica entre esses grupos. Assim, segundo Pedersen *et al.* (2014) os padrões de riqueza desses grupos concordariam com a migração restrita de Feliformia às latitudes menores, migrando pouco para o Novo Mundo e majormente não atravessando o estreito de Bering localizado na região temperada do Norte. Contraposto com Caniformia que teria diversificado mais do que Feliformia na região tropical do Novo Mundo pelos poucos competidores, comparado com o Velho Mundo que teve várias linhagens de Feliformia estabelecidas (Pedersen *et al.* 2014).

Nesse contexto, com o intuito de compreender o gradiente de diversidade de Carnívora, no primeiro capítulo deste estudo testamos a hipótese de gradiente latitudinal dos componentes de diversidade beta para Feliformia e Caniformia. Nossa previsão a nível global para essas subordens é que terá maior contribuição de substituição de espécies nas menores latitudes e maior contribuição de diferença de riqueza de espécies nas maiores latitudes. Porém, o começo de predomínio na diferença de riqueza de espécies será a uma maior latitude para Caniformia do que Feliformia. Nas regiões do Novo e Velho Mundo esperamos observar o mesmo padrão latitudinal, embora, a quantidade de contribuição de cada componente será segundo a região da subordem. Propomos que nossas previsões para Feliformia e Caniformia podem ser estruturadas pela competição interespecífica, diferente conservação de nicho, diferente história biogeográfica e glaciações do Quaternário por serem importantes determinantes dos padrões de gradiente de diversidade a grande escala, ainda que esses possíveis fatores causais não serão testados nos componentes de diversidade beta das subordens de Carnívora.

No segundo capítulo, a través da abordagem de distribuição de espécies e diversidade de sítios em conjunto, nosso estudo será o primeiro em examinar os padrões de co-distribuição, co-diversidade e campo de diversidade para Carnívora, as subordens e famílias. Adicionalmente, avaliamos o efeito da competição interespecífica entre Feliformia e Caniformia na estrutura de campo de diversidade.

Capítulo 1

A substituição e diferença de riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia seguem um padrão geográfico ademais de latitudinal

Resumo

Os componentes de diversidade beta podem ser determinados por diferentes processos. Registrou-se um padrão latitudinal de maior substituição nas menores latitudes e maior diferença de riqueza nas maiores latitudes para vários organismos aquáticos e terrestres. No entanto, se desconhece os padrões dos componentes de diversidade beta taxonômico, considerando gradiente latitudinal, das subordens de Carnivora, sendo esses padrões provavelmente diferentes entre Feliformia e Caniformia pela competição interespecífica, diferença na história biogeográfica e conservação de nicho. Assim, nas regiões temperadas da América do Norte várias famílias de Caniformia originaram ou se adaptaram, favorecendo a colonização e chegando primeiro na América do Sul. Entretanto, Feliformia originou e diversificou no Velho Mundo e conserva o nicho tropical, embora, Caniformia apresenta divergência de nicho. A nível regional a riqueza de Feliformia teria efeito negativo na riqueza de Caniformia pela competição interespecífica. Na Eurásia a extinção de algumas famílias de Caniformia foi intensificada pelo aumento da diversidade de famílias de Feliformia. Nesse contexto, testamos a hipótese latitudinal dos componentes de diversidade beta para ambas subordens de Carnivora. A nível global esperamos maior substituição nas menores latitudes e maior diferença de riqueza nas maiores latitudes. Considerando a história biogeográfica e competição interespecífica das subordens, para Caniformia a nível regional esperamos maior substituição nas menores latitudes do Novo do que Velho Mundo e maior diferença de riqueza nas maiores latitudes do Velho do que Novo Mundo. Para Feliformia, esperamos o padrão inverso a respeito do Novo e Velho Mundo. A través de regressões segmentadas determinamos a relação entre latitude e cada componente beta, incluindo a localização da mudança da relação. Encontramos que a substituição de espécies para ambas subordens não diminuiu com o aumento de latitude e teve maior contribuição nas regiões montanhosas e rios. Por sua vez, a diferença de riqueza aumentou com a latitude e houve maior contribuição desse componente nas regiões temperadas e/ou áridas, como, Polo Ártico para Caniformia e Oriente Médio, Saara e Altiplano para ambas subordens. A diferença de riqueza de Feliformia aumentou com a latitude no Hemisfério Sul, sendo maior no Novo do que Velho Mundo,

sugerindo que a migração, diversificação e competição, provavelmente teriam causado maior perda de espécies de Feliformia por Caniformia na América do Sul do que na África.

Palavras chave: padrão latitudinal, substituição de espécies, diferença de riqueza de espécies, diversidade beta, Caniformia, Feliformia.

Introdução

Compreender as causas do gradiente de diversidade é uma das maiores metas na Ecologia e Biogeografia (Field *et al.* 2009). A maioria dos estudos em escala macroecológica focou nos padrões de riqueza de espécies e nos mecanismos que os determinam (Pedersen *et al.* 2014, Rahbek *et al.* 2007, Jetz & Rahbek 2001). Só recentemente os estudos de diferença na composição de espécies entre sítios (i.e. diversidade beta) em grande escala têm aumentado (Melo *et al.* 2009, Dobrovolski *et al.* 2012, Baselga *et al.* 2012), tendo em vista sua importância na compreensão do gradiente de diversidade (Soininen *et al.* 2007).

A substituição de espécies entre locais por outras espécies (Carvalho *et al.* 2012), e a diferença de riqueza (e.g. comunidades com diferente número de espécies; Legendre 2014), são os componentes que geram variação na diversidade beta (Baselga 2012, Ulrich *et al.* 2012). Baselga (2010) propôs um tipo de diferença na riqueza que é independente do componente de substituição e deve ter espécies em comum entre os sítios (Almeida-Neto *et al.* 2011, Baselga 2012). Registrou-se que a diferença na riqueza de espécies pode ser gerada por processos ecológicos, barreiras físicas, extinções, colonizações, etc (Baselga *et al.* 2007, Baselga 2010, Leprieur *et al.* 2011, Dobrovolski *et al.* 2012, Legendre 2014). Por outro lado, a substituição de espécies pode ser determinada por eventos históricos e filtro ambiental (Leprieur *et al.* 2011), com as identidades das espécies sendo trocadas conforme variam as condições ambientais.

Os componentes de diversidade beta são estruturados por processos diferentes e é importante determinar a contribuição de cada componente na dissimilaridade das comunidades para compreender esses padrões e processos (Baselga 2010, Baselga 2012, Soininen *et al.* 2017). A distribuição dos componentes não é uniforme espacialmente e algumas áreas têm uma diversidade beta com maior diferença de riqueza e menor substituição do que outras, ou vice-versa (Dobrovolski *et al.* 2012, Legendre 2014). Assim, ao longo de um gradiente latitudinal foi observado maior substituição nas menores latitudes e maior diferença de riqueza de espécies nas maiores latitudes para vários organismos terrestres e

aquáticos (Baselga *et al.* 2012, Castro-Insua *et al.* 2016, Soininen *et al.* 2017), sugerindo a hipótese de gradiente latitudinal dos componentes de diversidade beta (Soininen *et al.* 2017).

Dentro dos mamíferos, Carnivora tem sido estudada em termos de padrões macroecológicos e macroevolutivos, sendo apropriada na análise macroecológica pela sua distribuição geográfica conhecida (Van Valkenburgh *et al.* 2004, Diniz-Filho *et al.* 2009). Adicionalmente, embora se tenha estudos com diversidade filogenética e/ou funcional e diversidade beta filogenética de Carnivora (Dalerum 2013, Fergnani & Ruggiero 2015, Peixoto *et al.* 2017), nenhum estudo foi feito dos componentes de diversidade beta taxonômica desse grupo em escala global. A ordem Carnivora tem 13 famílias terrestres com 250 espécies existentes e está dividida nas subordens Caniformia e Feliformia com 129 e 121 espécies terrestres, respectivamente (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012). A ordem ocorre em todos os continentes (Bininda-Emonds *et al.* 1999), tendo em média mais espécies de grande porte na região tropical e em média mais espécies de pequeno porte na região temperada (Diniz-Filho *et al.* 2009). Além de ocorrência de mais espécies novas nas áreas de glaciação (Diniz-Filho *et al.* 2009). Carnivora possui grande variação na estrutura social, tamanho corporal, ecologia alimentar e riqueza de espécies entre as famílias (Gittleman 1985, Bininda-Emonds *et al.* 1999), com quatro hiênidos e 59 mustelídeos como exemplo (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012).

A maioria das famílias de Feliformia originaram no Velho Mundo e se diversificaram na Ásia, África e Europa (Barycka 2006), ocorrendo principalmente na região tropical (Buckley 2010, Pedersen *et al.* 2014). Caniformia diversificou-se principalmente fora da região tropical (Buckley 2010) e está homogeneamente distribuída nos continentes, abrangendo regiões temperadas (Pedersen *et al.* 2014). A América do Norte foi colonizada pela família Felidae de Feliformia (Pires *et al.* 2015) e várias famílias de Caniformia (Van Valkenburgh 1999), pelo estreito de Bering e Beringia (Qiu 2003). Na América do Sul, antes do istmo do Panamá emergir e Carnivora chegar, a comunidade de predadores com uma dieta principalmente de carne foram três espécies de didelfídeos, uma espécie de procionídeo e uma espécie de ave gigante não voadora de Phorusrhacidae (Marshall 1977, Van Valkenburgh 1999). Canidae que se originou na América do Norte foi uma das primeiras famílias a chegar na América do Sul, onde radiou-se em formas de hipercarnívoros (Van Valkenburgh 1999). Feliformia chegou depois que Caniformia na América do Sul (Qiu 2003), onde diversificou pouco em relação a Canidae (Van Valkenburgh 1999).

A competição interespecífica tem sido sugerida como mecanismo importante para explicar a composição e estrutura de assembleias em uma escala local (Cardillo 2015), e pode ter efeito nos padrões de diversidade e distribuição geográfica a grande escala espacial

(Davies *et al.* 2007, Wisz *et al.* 2013, Pedersen *et al.* 2014). Assim, Pedersen *et al.* (2014) encontraram maior riqueza de espécies de Caniformia na região Neotropical e maior riqueza de espécies de Feliformia na região tropical do Velho Mundo, principalmente na África e o Sul da Ásia. Além disso, a riqueza de Feliformia junto a fatores ambientais explicaram melhor o padrão de riqueza de Caniformia (Pedersen *et al.* 2014), havendo um efeito negativo da riqueza de Feliformia sobre a riqueza de Caniformia na região tropical em escala regional. Uma possibilidade é que espécies de Feliformia restringiriam a diversificação de Caniformia (Pedersen *et al.* 2014). Os autores também mencionaram que teve maior diversificação de Caniformia no Neotrópico do que no Velho Mundo pela menor competição com Feliformia no Novo Mundo. Já que, várias linhagens de Caniformia migraram à América do Sul, quando o Istmo do Panamá emergiu, em relação à migração de uma única linhagem de Feliformia. Isto sugere que a história biogeográfica e competição seriam importantes determinantes no padrão de riqueza de espécies de Caniformia e Feliformia em grande escala (Pedersen *et al.* 2014).

Paralelamente, um processo histórico importante na explicação de padrões de gradiente de diversidade é a conservação de nicho, a tendência das espécies filogeneticamente relacionadas em manterem suas similaridades de nicho ao longo de escalas de tempo evolutivas (Wiens 2004, Wiens & Donoghue 2004, Wiens 2008). Segundo essa hipótese, algumas espécies teriam se originado na região tropical e estariam especializadas a essas condições ambientais, tendo restrições fisiológicas para se dispersarem nas regiões mais frias (Wiens & Donoghue 2004). Assim, segundo Buckley *et al.* (2010), Feliformia apresenta conservação de nicho filogenético climático e Caniformia divergência de nicho devido provavelmente a novas adaptações que permitiram a sobrevivência e diversificação dessa subordem em novas regiões.

O evento histórico das glaciações foi um dos principais determinantes de maior diferença na riqueza de espécies nas maiores latitudes, afetando as regiões próximas aos polos e produzindo extinções ordenadas e recolonizações (Leprieur *et al.* 2011, Baselga *et al.* 2012, Dobrovolski *et al.* 2012, Castro-Insua *et al.* 2016). Também, as condições climáticas pouco favoráveis para a maioria das espécies nas maiores latitudes e a variabilidade das condições ambientais causariam maior diferença de riqueza nestas regiões (Baselga *et al.* 2012, Soininen *et al.* 2017). Por outro lado, as espécies das menores latitudes seriam mais antigas do que aquelas de maiores latitudes porque teriam subsistido em condições climáticas mais estáveis (Baselga *et al.* 2012). Isto teria gerado maior substituição de espécies nas assembleias antigas das menores latitudes pela acumulação de eventos de especiação e produção de novas espécies com áreas de distribuição menores (Baselga *et al.* 2012). Assim, Dynesius & Jansson

(2000) indicam que as oscilações da órbita da Terra causam variação climática, sendo maior nas latitudes maiores, fazendo com que regiões em latitudes menores tenham condições climáticas mais estáveis, tendo maior especiação, especialização, espécies com menores áreas de distribuição e menor capacidade de dispersão.

Castro-Insua *et al.* (2016) estudaram a diversidade beta taxonômica dos vertebrados terrestres do Novo Mundo considerando o gradiente latitudinal e encontraram que a substituição de espécies de Carnivora, Rodentia e Passeriformes aumentou desde o Equador até os 29° e diminuiu após essa latitude. Além disso, observaram que a diferença de riqueza, chamada pelos autores de aninhamento, aumentou após os 37° para Carnivora e Rodentia e após os 42° para os Passeriformes. Paralelamente, registraram que a predominância na contribuição de diferença de riqueza começou a uma maior latitude para os Anseriformes (56°) do que os Passeriformes (42°) pela maior capacidade de dispersão dos Anseriformes (Castro-Insua *et al.* 2016). Assim, concluíram que os componentes de diversidade beta estariam em regiões limitados por uma determinada latitude, com maior contribuição de substituição de espécies nas latitudes menores e maior diferença de riqueza nas latitudes maiores (Castro-Insua *et al.* 2016).

O estudo em escala global dos mamíferos terrestres sobre partição dos componentes beta filogenéticos segundo o gradiente latitudinal, registrou maior perda de linhagens ou dissimilaridade por aninhamento para Carnivora na região temperada (Peixoto *et al.* 2017). No entanto, os componentes de diversidade beta filogenéticos de Carnivora não mostraram gradiente latitudinal comparado com os componentes de diversidade beta taxonômicos de Carnivora no Novo Mundo que seguiram um gradiente latitudinal (Castro-Insua *et al.* 2016, Peixoto *et al.* 2017). Por outro lado, sendo que as subordens de Carnivora têm diferente história biogeográfica e conservação de nicho (Van Valkenburgh 1999, Buckley *et al.* 2010, Pedersen *et al.* 2014), é provável que os padrões de substituição e diferença de riqueza taxonômicos, considerando o gradiente latitudinal, sejam diferentes para Feliformia e Caniformia, o que não foi estudado e ajudaria a compreender o padrão de diversidade de espécies de Carnivora.

Nesse sentido, testaremos a hipótese latitudinal dos componentes de diversidade beta para Feliformia e Caniformia. A nível global esperamos maior contribuição de substituição nas menores latitudes e maior diferença de riqueza de espécies nas maiores latitudes para ambas subordens, mas o começo de predomínio na diferença de riqueza será a uma maior latitude para Caniformia do que Feliformia. Adicionalmente, nas regiões do Novo e Velho Mundo, esperamos o mesmo padrão latitudinal nos componentes de diversidade beta, embora, existirá diferença na quantidade de contribuição de cada componente segundo a região da

subordem (Tabela 1; Fig. 1). Sugerimos que nossas previsões para as subordens de Carnivora seriam originadas pela competição interespecífica, conservação de nicho, diferente história biogeográfica e glaciações do Quaternário, por serem importantes determinantes no gradiente de diversidade a grande escala, embora, esses possíveis fatores causais não serão testados nos padrões dos componentes de diversidade beta de Feliformia e Caniformia.

Tabela 1. Previsões de latitude vs substituição e diferença de riqueza de espécies das subordens Feliformia e Caniformia a nível global e regional (Novo e Velho Mundo).

Observação	Previsões	Explicação	Referências
P1. Global por subordem.			
Estabilidade climática dos trópicos, glaciações das regiões temperadas e gradiente latitudinal.	Maior substituição nas menores latitudes e maior diferença de riqueza nas maiores latitudes (Fig. 1).		Baselga <i>et al.</i> (2012), Dobrovolski <i>et al.</i> (2012), Soininen <i>et al.</i> (2017).
Divergência de nicho para Caniformia e Conservação de nicho tropical para Feliformia.	Começo de predominância de diferença de riqueza em uma maior latitude para Caniformia do que Feliformia (Fig. 1).	A menor resistência ambiental as regiões temperadas de Feliformia causaria maior perda de espécies a uma menor latitude do que Caniformia. Assim, a colonização das áreas temperadas seria maior para Caniformia.	Castro-Insua <i>et al.</i> (2016), Buckley <i>et al.</i> (2010).
P2. Novo vs Velho Mundo por subordem.			
Substituição: Estabilidade climática dos trópicos, gradiente latitudinal, história biogeográfica e competição interespecífica.	Maior contribuição nas menores latitudes com acentuação no Velho do que Novo Mundo para Feliformia (Fig. 1). Para Caniformia esse padrão seria maior no Novo do que Velho Mundo (Fig. 1).	A maioria das famílias se originaram no Velho Mundo e teria menor competição com Caniformia. Pela maior diversificação e menor competição com Feliformia no Novo Mundo. Várias famílias de Caniformia originaram ou se adaptaram nas regiões temperadas da América do Norte, favorecendo a colonização e chegando primeiro na América do Sul.	Van Valkenburgh (1999), Baselga <i>et al.</i> (2012), Dobrovolski <i>et al.</i> (2012), Pedersen <i>et al.</i> (2014), Castro-Insua <i>et al.</i> (2016), Soininen <i>et al.</i> (2017).
Diferença de riqueza: Glaciações das regiões temperadas, gradiente latitudinal e competição interespecífica.	Maior contribuição nas maiores latitudes com acentuação no Novo do que Velho Mundo para Feliformia (Fig. 1). Para Caniformia esse padrão seria maior no Velho do que Novo Mundo (Fig. 1).	Maior taxa de extinções pela maior competição com Caniformia no Novo do que Velho Mundo. Maior taxa de extinção pela maior competição com Feliformia no Velho Mundo.	

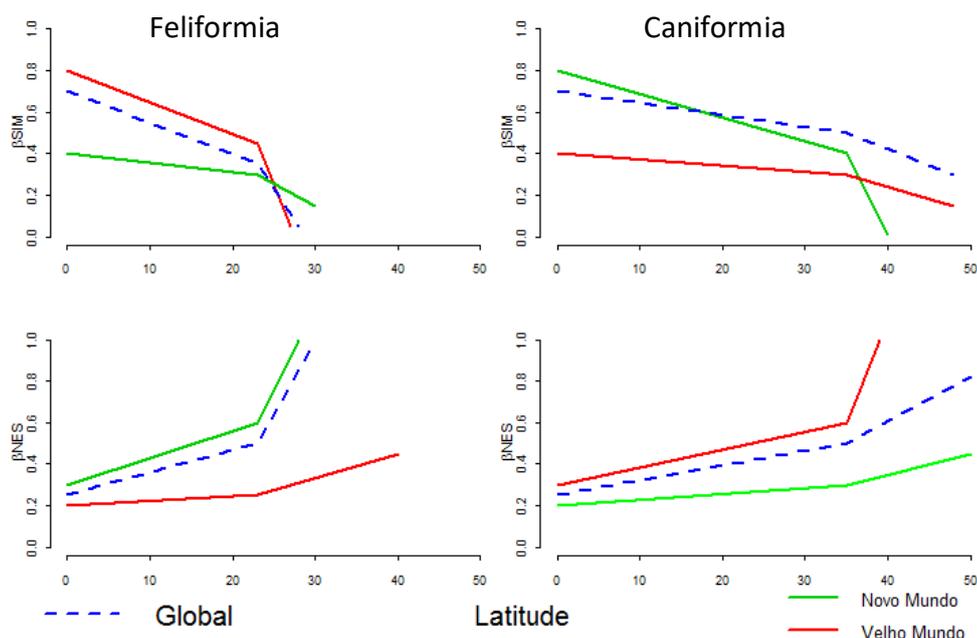


Figura 1. Relação entre cada componente de diversidade beta e latitude a nível regional (Novo e Velho Mundo) e Global para Feliformia e Caniformia segundo as previsões propostas. β SIM, substituição de espécies; β NES, diferença de riqueza de espécies.

Métodos

Obtivemos polígonos das áreas de distribuição das espécies de Carnívora da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, 2016). Eliminamos as ilhas por serem pequenas (Dobrovolski *et al.* 2012) em relação ao tamanho das células utilizadas neste estudo (110 km x 110 km por célula). Além disso, mecanismos diferentes poderiam influenciar a composição de espécies entre ilhas e continentes. Desconsideramos o urso polar (*Ursus maritimus*) por ser semiaquático com polígonos pouco definidos na área de distribuição e Eupleridae por ser endêmico da ilha de Madagascar. Construímos uma matriz de presença-ausência em nível global para as subordens Caniformia e Feliformia. Para Caniformia, consideramos as famílias Ursidae, Ailuridae, Mustelidae, Procyonidae, Mephitidae e Canidae, com 121 espécies terrestres. Para Feliformia consideramos Nandiniidae, Felidae, Prionodontidae, Viverridae, Herpestidae e Hyaenidae, com 110 espécies terrestres.

Medimos a dissimilaridade múltipla de Sorensen (β_{SOR}) envolvendo uma célula focal e aquelas imediatamente adjacentes a ela. Aplicamos índices que usam múltiplos sítios por

serem apropriados para estimativas de variação na composição de espécies em mais de dois sítios e considerar heterogeneidade ou padrões de co-ocorrência não considerados nas estimativas de dissimilaridade em pares, como quantidade de espécies compartilhadas ou únicas em vários sítios (Baselga 2013).

O índice foi decomposto em um componente devido à substituição, medido com o índice de Simpson (β_{SIM}), e a dissimilaridade devido à diferença de riqueza (β_{NES} , Baselga 2010). Esclarecemos que a dissimilaridade de espécies devido à diferença de riqueza usada, chamada de aninhamento, seguindo Baselga (2010), não seria o aninhamento de espécies *per se* (Almeida-Neto *et al.* 2011, Legendre *et al.* 2014). No cálculo dos índices consideramos três espécies e três células como mínimo. Além disso, eliminamos células com β_{SOR} igual a zero (Dobrovolski *et al.* 2012).

Usamos a função `lets.presab` do pacote `letsR` para fazer as matrizes de presença-ausência a partir dos polígonos de distribuição (The R Core Team 2017). Escrevemos uma função no ambiente R para selecionar as oito células imediatamente adjacentes à célula focal, como raio. Calculamos os índices de dissimilaridade com a função `beta.multi` do pacote `betapart` (Baselga 2010). Também escrevemos uma rotina para automatizar a seleção de células e o cálculo dos índices para cada célula. A análise foi corrida no R, versão 3.3.2.

Fizemos mapas dos padrões de substituição e diferença de riqueza para as subordens Caniformia e Feliformia a uma escala global, usando 10042 e 6060 células, respectivamente. Projetamos os mapas para uma projeção de Behrmann porque conserva a área e não distorce o formato aos 30° de latitude norte e sul. Para testar as hipóteses fizemos regressões segmentadas, determinando a relação entre cada componente de diversidade beta e latitude, onde (ponto de quebra) e como muda essa relação usando o pacote `segmented` no R (Muggeo 2008, Baselga *et al.* 2012). Obtivemos os valores dos pontos de quebra dos segmentos do modelo selecionado pelo critério de informação Bayesiana com a função `breakpoints` do pacote `strucchange` (BIC, Zeileis *et al.* 2003). Além disso, comparamos o ajuste da regressão linear simples com a correspondente regressão segmentada (Baselga *et al.* 2012).

Resultados

Componentes de diversidade beta e latitude

Feliformia teve substituição (média = 0.135; SD = 0.141; $0 \leq \text{média} \leq 0.473$ (IC 95%)) e diferença de riqueza de espécies (média = 0.233; SD = 0.132; $0.061 \leq \text{média} \leq 0.550$ (IC 95%)) não diferentes do que Caniformia a uma escala global (β_{SIM} : média = 0.092; SD =

0.115; $0 \leq \text{média} \leq 0.391$ (IC 95%); β_{NES} : média = 0.194; SD = 0.126; $0.048 \leq \text{média} \leq 0.576$ (IC 95%). A regressão segmentada melhorou o ajuste do modelo da regressão linear simples em todos os casos (Fig. 2 e 3). Contrário à primeira previsão, a substituição de espécies aumentou com a latitude para Feliformia e Caniformia, exceto após os 39° e 34° do Hemisfério Norte para o respectivo grupo a nível global (Fig. 2). Considerando a diferença de riqueza, concordou com a primeira previsão porque aumentou com a latitude para Feliformia e Caniformia, exceto entre os 30° e 59° do Hemisfério Norte para Caniformia pois esse componente diminuiu (Fig. 2).

Também, concordando com a primeira previsão, no Hemisfério Norte o ponto de mudança para uma maior contribuição de diferença de riqueza foi a uma maior latitude para Caniformia (59° e 68°) do que Feliformia (9°, 17° e 52°; Fig. 2). No entanto, esse padrão foi contrário no Hemisfério Sul com o ponto de quebra para uma maior contribuição de diferença de riqueza começando antes para Caniformia (-5°) do que Feliformia (-18°; Fig. 2).

No Novo Mundo, a segunda previsão não foi corroborada para Feliformia, visto que a substituição foi maior nas maiores latitudes do que nas menores (Fig. 3 A1). No Velho Mundo, a segunda previsão de substituição de espécies também não foi suportada, pois aumentou com a latitude até 39° e após -14° (Fig. 3 A2; Fig. 4 F1). Portanto, não foi corroborada a segunda previsão de maior substituição de espécies nas menores do que nas maiores latitudes com acentuação no Velho do que Novo Mundo para Feliformia. Considerando Caniformia, a segunda previsão de maior substituição de espécies nas latitudes menores com acentuação no Novo do que Velho Mundo não foi corroborada (Fig. 3 C1, C2; Fig. 4 C1).

A segunda previsão de maior diferença de riqueza nas latitudes maiores com acentuação no Novo do que Velho Mundo só foi suportada no Hemisfério Sul para Feliformia (-0.002, 0.0000706 respectiva inclinação das retas no Hemisfério Sul; Fig. 3 B1, B2; Fig. 4 F2). No Hemisfério Norte essa segunda previsão não foi suportada porque a diferença de riqueza diminuiu após 21° no Novo Mundo (Fig. 3 B1; Fig. 4 F2).

A respeito de Caniformia, a segunda previsão de maior diferença de riqueza nas latitudes maiores com acentuação no Velho do que Novo Mundo não foi suportada, já que no Velho Mundo a diferença de riqueza diminuiu entre 39° e 60° e aumentou levemente nas menores latitudes do Hemisfério Sul (Fig. 3 D2). Embora a diferença de riqueza tenha aumentado com a latitude no Novo Mundo (após 3° no Hemisfério Sul e após 66° no Hemisfério Norte; Fig. 3 D1; Fig. 4 C2) e aumentado após os 60° no Velho Mundo (Fig. 3 D1, D2).

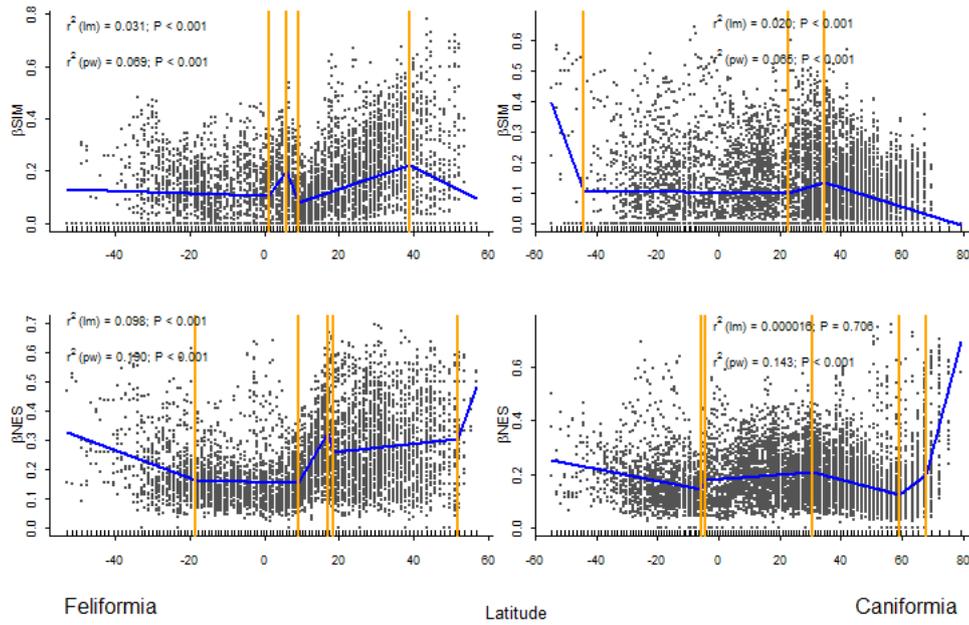


Figura 2. Substituição (β_{SIM}) e diferença de riqueza (β_{NES}) de espécies versus latitude a nível global para Feliformia e Caniformia; linha em azul, linha da regressão segmentada; linhas verticais laranja, pontos de quebra; lm, coeficiente de determinação do modelo de regressão linear; pw, coeficiente de determinação da regressão segmentada.

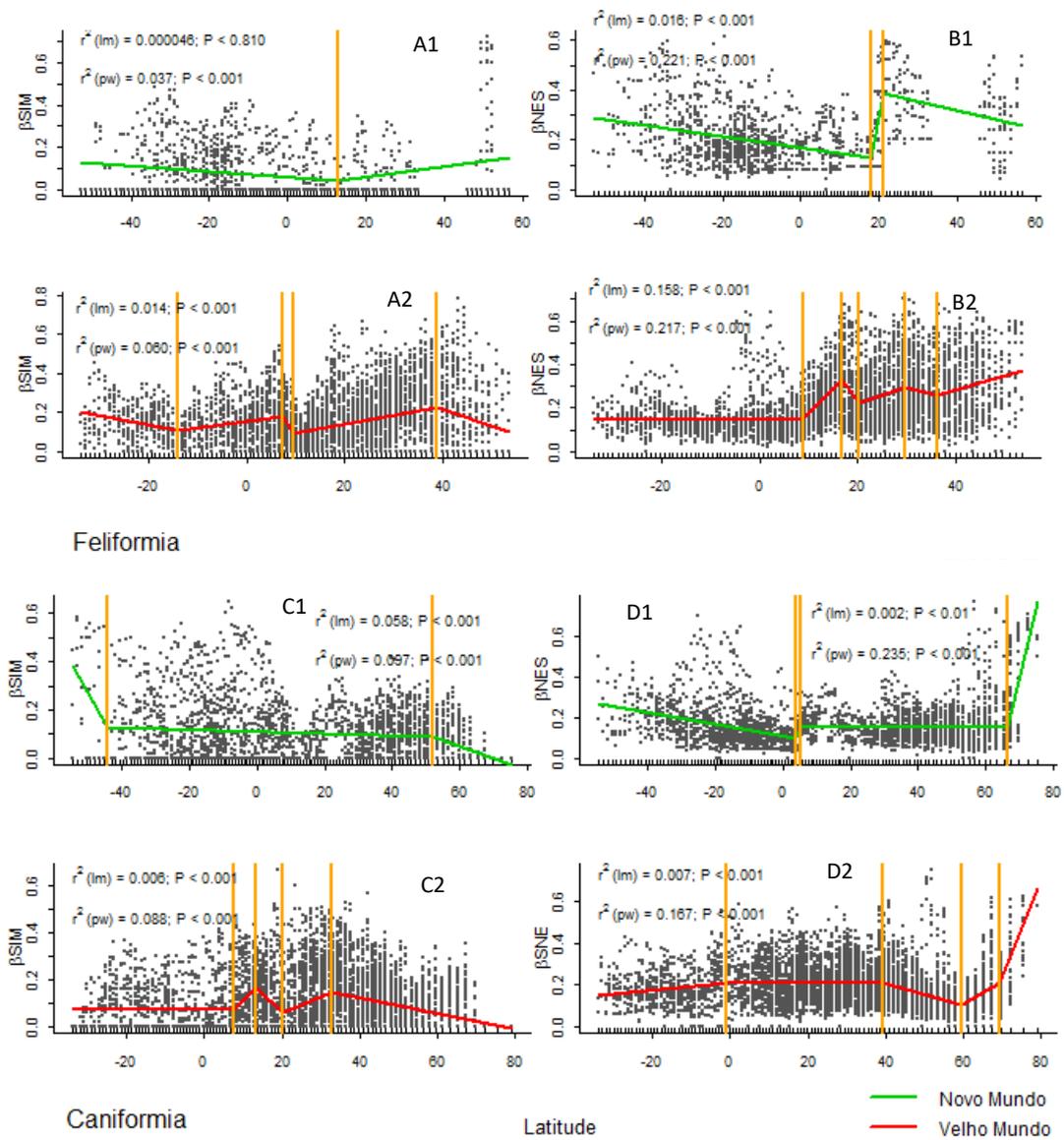


Figura 3. Substituição (β_{SIM}) e diferença de riqueza (β_{NES}) de espécies versus latitude para o Novo e Velho Mundo de Feliformia (A1, A2, B1, B2) e Caniformia (C1, C2, D1, D2). Linha em verde ou vermelho, linha da regressão segmentada; linhas verticais laranja, pontos de quebra; lm, coeficiente de determinação do modelo de regressão linear; pw, coeficiente de determinação da regressão segmentada.

Padrão de diversidade beta

O padrão de substituição de espécies para Feliformia foi maior em uma pequena região do noroeste de América do Norte e uma pequena região costeira no sudeste da América do Sul. Na África a substituição foi maior em pequenas regiões ao oeste e centro sul do Saara e

próximo à bacia do Congo. Na Ásia a substituição foi maior no Oriente Médio. Esse componente também foi maior em regiões montanhosas (Andes, Monte de Camarões na África e região central montanhosa próxima ao Tibet). Não encontramos substituição de espécies no Norte da Ásia, Altiplano, Amazônia, grande parte da América do Norte e Europa (Fig. 4 F1). O padrão de diferença de riqueza de espécies para Feliformia foi maior na região temperada, concentrada em uma pequena parte no noroeste de América do Norte, México e uma pequena parte costeira no sudeste de América do Sul. Oriente Médio, região Central e leste na Ásia. Além disso, teve maior diferença de riqueza de espécies nas regiões áridas do Saara e Andes incluindo o Altiplano. Não teve diferença de riqueza de espécies na Amazônia, norte da Ásia, grande parte de América do Norte e Europa (Fig. 4 F2).

Caniformia teve maior substituição de espécies nas regiões montanhosas (Andes exceto Altiplano, parte da Condilheira do Atlas na África e Cordilheira Himalaias na Ásia). Na África houve maior substituição de espécies ao longo do rio Nilo, pequena região na costa oeste Atlântica, região central próximo ao Equador e pequenas regiões no Sul. Na Ásia a substituição foi maior em pequenas regiões ao leste desse continente e o centro da Índia (Fig. 4 C1). Caniformia teve maior substituição de espécies na América do Norte, Europa e norte da Ásia do que Feliformia (Fig. 4 C1, F1). Por sua vez, teve maior diferença de riqueza de espécies no Altiplano na América do Sul, pequenas regiões no sul do Saara, região central da África, região central da Ásia, oeste da Europa e elevadas latitudes de Europa, Ásia e América do Norte (Fig. 4 C2). Caniformia teve escassa diferença de riqueza e substituição de espécies no Saara e Oriente Médio comparado com Feliformia (Fig. 4 C2, C1, F2, F1). Caniformia e Feliformia tiveram escassa substituição e diferença de riqueza na Amazônia (Fig. 4 C1, C2, F1, F2).

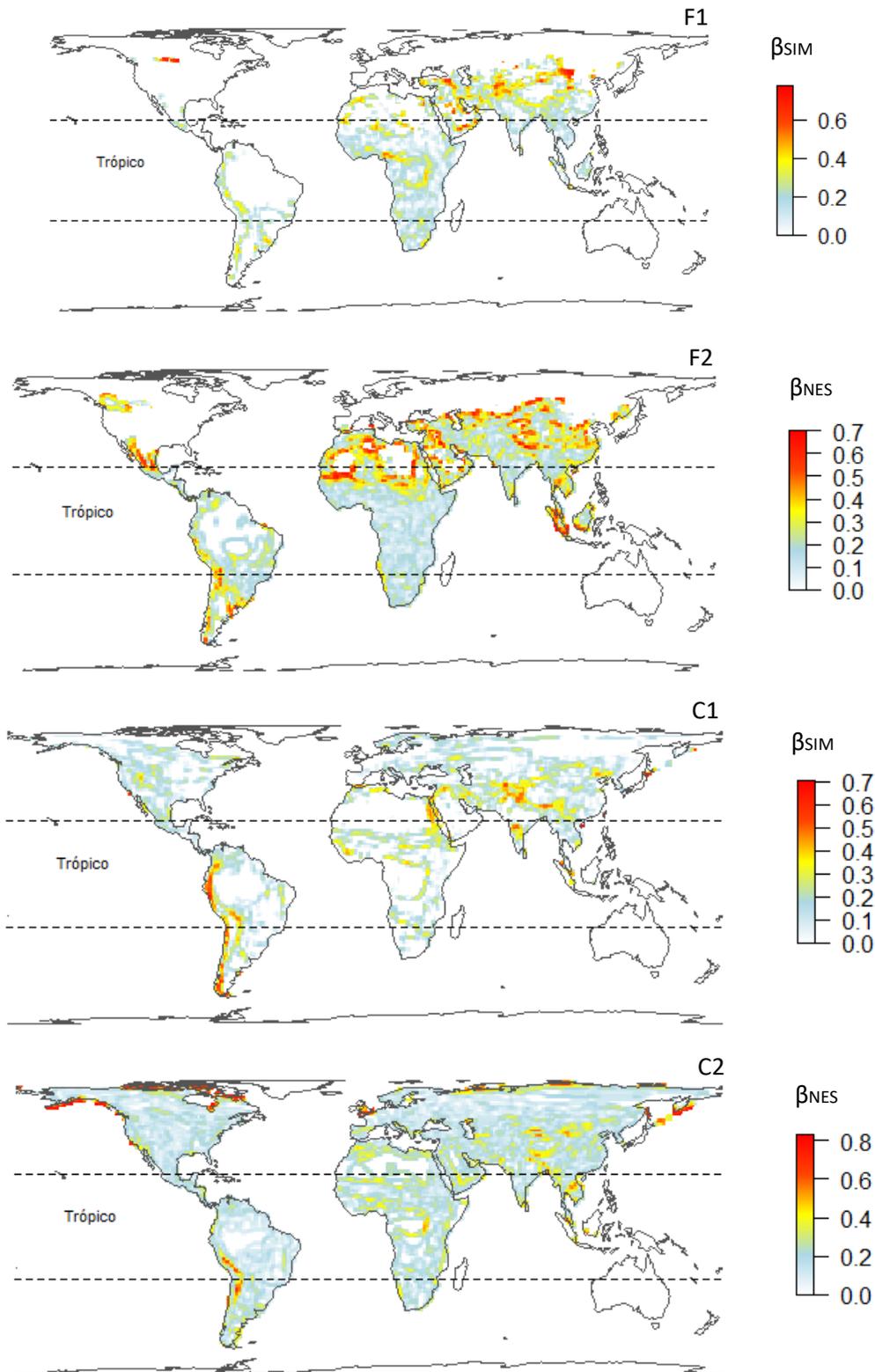


Figura 4. Substituição (β_{SIM}) e diferença de riqueza (β_{NES}) de espécies (média dos valores do respectivo índice da célula focal e as células adjacentes) para Feliformia (F1, F2) e Caniformia (C1, C2) com 110 km x 110 km de resolução.

Discussão

A substituição de espécies de Feliformia e Caniformia a escala global e regional não seguiu um padrão latitudinal, concordando com os estudos de substituição de espécies dos roedores na América do Sul, os componentes de diversidade beta filogenéticos de Carnivora, Rodentia e Chiroptera a nível global e a diversidade beta total de aves a escala global (Gaston *et al.* 2007, Maestri & Patterson 2016, Peixoto *et al.* 2017). Porém, outros autores observaram padrão latitudinal na substituição de espécies nos anfíbios a uma escala global, organismos terrestres/aquáticos e diversidade beta total de plantas e mamíferos de América do Norte (Qian *et al.* 2007, 2009, Baselga *et al.* 2012, Soininen *et al.* 2017). Essa diferença indica que a presença de gradiente latitudinal na substituição de espécies e diversidade beta total depende do taxon e os processos que determinem aquele componente.

Por sua vez, obtivemos um padrão latitudinal na diferença de riqueza de espécies a nível global para Feliformia e Caniformia. Baselga *et al.* (2012) e Soininen *et al.* (2017) também registraram um padrão de gradiente latitudinal com maior contribuição desse componente para anfíbios e organismos terrestres/aquáticos, respectivamente, nas maiores latitudes a um nível global. As latitudes maiores teriam um maior efeito das glaciações com perda de espécies e recolonizações, tendo mais diferença de riqueza de espécies nessas latitudes (Leprieur *et al.* 2011, Baselga *et al.* 2012, Dobrovolski *et al.* 2012, Castro-Insua *et al.* 2016, Soininen *et al.* 2017).

Adicionalmente, observamos maior diferença de riqueza de espécies nas regiões áridas do Saara para Feliformia e o Altiplano e pequenas regiões dos Andes para Feliformia e Caniformia. Paralelamente, Baselga *et al.* (2012) encontraram maior diferença de riqueza de espécies de anfíbios a uma escala global nas regiões áridas, mencionando que as condições pouco favoráveis dessas regiões causariam perda de espécies, gerando maior contribuição desse componente.

A maior diferença de riqueza de Feliformia (9°, 17° e 52° ou pontos de quebra na latitude com aumento de diferença de riqueza) começou a uma menor latitude do que Caniformia (59° e 68° ou pontos de quebra na latitude com aumento de diferença de riqueza) no Hemisfério Norte a nível global, seguindo nossa primeira previsão. Provavelmente características fisiológicas e a conservação de nicho tropical de Feliformia causaria maior perda de espécies ou maior contribuição de diferença de riqueza a uma menor latitude do que Caniformia, subordem com divergência de nicho segundo Buckley *et al.* (2010). Assim, a capacidade de dispersão e recolonização nas maiores áreas temperadas seria maior para Caniformia do que Feliformia. Paralelamente, Castro-Insua *et al.* (2016) observaram que a

maior diferença de riqueza começou a uma maior latitude nos Anseriformes (56°) do que Carnivora e Rodentia (37° para ambos), pelas características fisiológicas dos Anseriformes.

Observamos maior substituição de espécies nas regiões montanhosas, como os Andes, Monte de Camarões e região montanhosa próxima ao Tibet para Feliformia, e os Andes, Cordilheiras do Atlas e Himalaias para Caniformia, concordando com a importância dessas regiões possivelmente nos mecanismos de especiação por alopatria, heterogeneidade ambiental e refúgios na substituição de espécies das populações de Carnivora. Outros estudos também ressaltam a importância das regiões montanhosas. Por exemplo, Melo *et al.* (2009) estudaram aves e mamíferos do Novo Mundo e encontraram maior diversidade beta total nas regiões montanhosas, concluindo que a grande diferença altitudinal e de temperatura em pequenas distâncias nas montanhas causa diferenças na composição de espécies. Baselga *et al.* (2012) ressaltaram a importância das montanhas na contribuição de substituição de espécies para anfíbios em escala global, também sugerindo como principais determinantes à heterogeneidade de habitat e características históricas de especiação por alopatria, refúgios nas áreas montanhosas onde as espécies poderiam persistir, e adaptações. Assim, Ghalambor *et al.* (2006) destacam uma maior especiação alopatrica nas montanhas das regiões tropicais do que temperadas e Hoorn *et al.* (2010) mencionam a importância dos Andes na história evolutiva das espécies no Novo Mundo, com migrações, colonizações e especiações. Adicionalmente, Maestri *et al.* (2016) observaram maior contribuição de substituição de espécies de roedores nos Andes da América do Sul com a elevação como melhor preditor e propõem que as populações dos roedores teriam sido isoladas pelas barreiras montanhosas, produzindo especiação e maior contribuição desse componente. Paralelamente, Leprieur *et al.* (2011) obtiveram maior substituição de peixes de água doce nas bacias de drenagem com alta variação topográfica, indicando especiação alopatrica como causa. Castro-Insua *et al.* (2016) determinaram que 20% da variabilidade na substituição de espécies dos Mamíferos não voadores do Novo Mundo é explicada pela relação positiva entre elevação média e substituição, sugerindo que as montanhas produziriam substituição por especiação alopatrica ou heterogeneidade ambiental.

Caniformia e Feliformia tiveram maior substituição de espécies ao longo do rio Nilo no Nordeste da África e próximo à bacia do Congo na África Central, respectivamente, e já que o rio Nilo e Congo tem grande extensão, possivelmente constituiriam uma barreira geográfica e áreas de transição que gerariam substituição de espécies de Caniformia e Feliformia. Assim, Melo *et al.* (2009) obtiveram diversidade beta total de aves ao longo do rio Amazonas no Novo Mundo, indicando como possível causa, a especiação alopatrica pela barreira que formaria o rio, e ao ser uma área de transição, o entorno do rio teria maior

diversidade beta, como observado também por van Rensburg *et al.* (2004) para aves do Sul da África.

Neste estudo, no hemisfério Norte do Velho Mundo a substituição de espécies de Feliformia e Caniformia aumentou com a latitude até os 39° e 33°, respectivamente, e diminuiu após o respectivo ponto de quebra. Concordando, Castro-Insua *et al.* (2016) encontraram aumento da substituição de espécies de Carnivora com a latitude desde o Equador até os 29°, diminuindo após esse ponto de quebra no Novo Mundo. Porém, contrário a Castro-Insua *et al.* (2016), não encontramos esse padrão de substituição de espécies no Novo Mundo nem a mesma latitude do ponto de quebra.

Por outro lado, no Hemisfério Norte do Novo e Velho Mundo para Caniformia e no Hemisfério Norte do Velho Mundo para Feliformia, a diferença de riqueza de espécies aumentou após o ponto de quebra (66° e 60° para Caniformia respectivamente, 8° para Feliformia) e foi baixo desde o Equador até o respectivo ponto de quebra. Castro-Insua *et al.* (2016), também observaram uma relação entre diferença de riqueza de Carnivora e latitude com pouca inclinação da reta de regressão desde o Equador até os 37°, aumentando nas maiores latitudes ou após esse ponto de quebra. Esses padrões também são refletidos na substituição e diferença de riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia quando visto Novo e Velho Mundo junto ou globalmente. A respeito dos pontos de quebra encontrados para Feliformia (39° na substituição e 8° na diferença de riqueza do Velho Mundo) e Caniformia (33° na substituição do Velho Mundo, 66° e 60° na diferença de riqueza do Novo e Velho Mundo, respectivamente), foram vários e diferentes aos observados por Castro-Insua *et al.* (2016) para Carnivora no Novo Mundo (29° e 37° para substituição e diferença de riqueza, respectivamente).

A maior diferença de riqueza de espécies de Feliformia no Hemisfério Sul do Novo do que Velho Mundo segue nossa previsão de que provavelmente um dos fatores determinantes seja a maior perda de espécies por competição com Caniformia na América do Sul. Já que, as interações bióticas podem causar diferença de riqueza de espécies como o aninhamento a grande escala (Soininen *et al.* 2017), e sendo que Caniformia diversificou mais na região tropical no Novo do que Velho Mundo (Pedersen *et al.* 2014), Feliformia teria maior competição com Caniformia no Novo Mundo. Por outro lado, Feliformia originou-se no Velho Mundo, tendo maior riqueza de espécies e diversificando na África e o Sul da Ásia (Pedersen *et al.* 2014). Assim, Pires *et al.* (2017) registrou no Hemisfério Norte que algumas famílias de Carnivora aumentaram a taxa de extinção de outras, por exemplo, o aumento da diversidade de Viverridae e Felidae intensificou a extinção, respectivamente, de Canidae e Mustelidae na Eurásia. Também, as taxas de extinção de Hyaenidae e Canidae foram afetadas,

respectivamente, pelo aumento da diversidade de Canidae e Felidae na América do Norte (Pires *et al.* 2017). No entanto, temos ressalvas em determinar que a competição e a história biogeográfica de Feliformia e Caniformia causaram esse padrão porque não testamos esses fatores.

Considerando a maior concentração de diferença de riqueza de espécies para Feliformia nas regiões áridas e montanhosas do Saara, Médio Oriente e Ásia Central no Hemisfério Norte do Velho Mundo, o padrão observado provavelmente estaria determinado pela heterogeneidade ambiental, frequência de eventos de dispersão (Soininen *et al.* 2017), e regiões ambientais pouco favoráveis (Baselga *et al.* 2012).

Soininen *et al.* (2017) sugerem que teria mais extinções ordenadas e recolonizações próximo aos polos pelas condições pouco favoráveis, variabilidade climática e glaciações, gerando diferença de riqueza de espécies como o aninhamento. Assim, Dobrovolski *et al.* (2012) encontraram que as glaciações no Quaternário produziram gradientes de diversidade no continente Americano com maior contribuição de diferença de riqueza para anfíbios e mamíferos nas maiores latitudes, já que sítios com maior efeito da última glaciação teriam maior contribuição desse componente pela extinção das espécies e posterior recolonização dos sítios descongelados. Leprieur *et al.* (2011) registraram diferença de riqueza dos peixes de água doce nas bacias de drenagem com maior efeito das glaciações do Quaternário nas altas latitudes a uma escala global, propondo extinções dos peixes com menores áreas de distribuição e recolonizações pelos peixes que encontraram refúgios no Sul. Nesse sentido, o aumento de diferença de riqueza de espécies de Caniformia próximo ao Polo Ártico ou após os 66° e 60° na América do Norte e Eurásia, respectivamente, provavelmente foi causado por extinções e recolonizações seletivas devido às glaciações.

As latitudes temperadas do Hemisfério Norte têm maior variação estacional do que no Hemisfério Sul (Dynesius & Jansson 2000, Ghalambor *et al.* 2006), pela temperatura fria do inverno. Nas regiões temperadas do Hemisfério Sul, a proximidade do oceano diminui o frio invernal (Ghalambor *et al.* 2006). Assim, as espécies que estiverem nas regiões temperadas do Hemisfério Norte teriam uma adaptação fisiológica de maior tolerância ao frio (Ghalambor *et al.* 2006). Buckley *et al.* (2010) mostraram que Feliformia apresenta alta conservação de nicho filogenético tropical comparada com Caniformia, sendo que Feliformia está distribuída principalmente no trópico, e Caniformia homogeneamente distribuída nos continentes (Pedersen *et al.* 2014). Nesse contexto, o padrão de quase ausência de diferença na composição de espécies de Feliformia nas altas latitudes do Hemisfério Norte comparado com o Hemisfério Sul seria pela menor tolerância térmica ao frio de Feliformia e à maior

variação climática do Hemisfério Norte, subordem que conservando o nicho ancestral teria dispersado pouco nas maiores latitudes desse Hemisfério.

Concluimos que a substituição e diferença de riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia seguiram um padrão geográfico complexo ademais de latitudinal (Maestri *et al.* 2016, Peixoto *et al.* 2017), com o primeiro componente principalmente nas regiões montanhosas e rios, por exemplo, Andes, Himalaia, Monte de Camarões, Cordilheiras do Atlas, em torno do Tibet, rio do Congo e rio Nilo. Por sua vez, geralmente houve maior diferença de riqueza nas regiões temperadas e/ou áridas, como, Polo Ártico para Caniformia e Oriente Médio, Saara e Altiplano para ambas subordens. Devemos ressaltar que processos históricos poderiam ser os principais determinantes do padrão encontrado nas comunidades de Feliformia e Caniformia. Assim, a maior substituição de espécies nas regiões montanhosas e rios possivelmente seria gerada por especiação alopátrica ou heterogeneidade de habitat (Leprieur *et al.* 2011, Baselga *et al.* 2012, Maestri *et al.* 2016, Castro-Insua *et al.* 2016). Além disso, a maior diferença de riqueza de espécies de Caniformia no Polo Ártico sugere extinções e recolonizações seletivas pelas glaciações do Quaternário (Leprieur *et al.* 2011, Dobrovolski *et al.* 2012, Baselga *et al.* 2012, Castro-Insua *et al.* 2016, Soininen *et al.* 2017). Também, o gradiente de aumento de diferença de riqueza de Feliformia com a latitude no Hemisfério Sul, maior no Novo do que Velho Mundo, seguindo nossa previsão, sugere que a migração, diversificação e competição, segundo Pedersen *et al.* (2014), teriam causado maior perda de espécies de Feliformia por Caniformia na América do Sul do que na África. Finalmente, sendo que a elevação ($r^2=0.20$) e a temperatura máxima do mês mais quente ($r^2=-0.55$) tiveram, respectivamente, maior relação com a substituição e diferença de riqueza dos mamíferos não voadores de América (Castro-Insua *et al.* 2016) e considerando a pouca tolerância ao frio de Feliformia (Buckley *et al.* 2010), processos contemporâneos como temperatura máxima ou temperatura média anual, possivelmente também seriam preditores importantes da diversidade beta desse táxon. Assim, ressaltamos determinar ou testar quais dos processos sugeridos explicam melhor a dissimilaridade de cada componente de diversidade beta de Caniformia e Feliformia a nível global como foco de próximos estudos para compreender a diferença na composição de espécies das comunidades de Carnivora e as subordens.

Referência

Almeida-Neto, M., Frensel, D. M. B. & Ulrich, W. 2011. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga. 2010. *Global Ecology and Biogeography* 21: 772-777.

- Barycka, E. 2006. Evolution and systematics of the feliform Carnivora. *Mammalian Biology* 72: 257-282.
- Baselga, A., A. Jiménez-Valverde & G. Niccolini. 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology letters* 3:642-645.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143.
- Baselga, A., C. Gómez-Rodríguez & J. M. Lobo. 2012. Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PloS ONE* 7:e32341.
- Baselga, A. 2013. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography* 36: 124-128.
- Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman & A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74: 143-175.
- Buckley, L. B., T. J. Davies, D. D. Ackerly, N. J. B. Kraft, et al. 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 2131-2138.
- Cardillo, M. 2015. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366: 2545-2553.
- Carvalho, J. C., P. Cardoso & P. Gomes. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 21: 760-771.
- Castro-Insua, A., Gomez-Rodríguez C. & A. Baselga. 2016. Break the pattern: Breakpoints in beta diversity of vertebrates are general across clades and suggest common historical causes. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1279-1283.
- Dalerum, F. 2013. Phylogenetic and functional diversity in large carnivore assemblages. *Proc R Soc B* 280: 20130049.

- Davies, T. J., S. Meiri, T. G. Barraclough & J. L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters* 10: 146-152.
- Diniz-Filho, J. A. F., M. A. Rodríguez, L. M. Bini, M. A. Olalla-Tarraga, M. Cardillo, J. C. Nabout, J. Hortal & B. A. Hawkins. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography* 36: 2222-2236.
- Dobrovolski, R., A. S. Melo, F. A. S. Cassemiro & J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 21: 191-197.
- Dynesius, M. & R. Jansson. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 9115-9120.
- Fergnani, P. N. & A. Ruggiero. 2015. Ecological diversity in South American mammals: their geographical distribution shows variable associations with phylogenetic diversity and does not follow the latitudinal richness gradient. *PLoS ONE* 10:e0128264.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho & J. F. Guégan. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132-147.
- Gaston, K. J., R. G. Davies, C. D. L. Orme, V. A. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding et al. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 274: 1567-1574.
- Ghalambor, C. K., R. B. Huey, P. R. Martin, J. J. Tewksbury, G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46: 5-17.
- Gittleman, J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora et al. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.

IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1, <http://www.iucnredlist.org>.

Jetz, W. & C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *PNAS* 98: 5661-5666.

Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.

Leprieur, F., P. A. Tedesco, B. Hugueny, O. Beauchard, H. H. Dürr, S. Brosse, & T. Oberdorff. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14: 325-334.

Maestri, R. & B. D. Patterson. 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PloS ONE* 11: e0151895.

Marshall, L. G. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. In *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht, p. 709-21. New York: Plenum

Melo, A. S., T. F. L. V. B. Rangel & J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226-236.

Muggeo, V. M. R. 2008. Segmented: An R package to Fit Regression Models with 547 Broken-Line Relationships. *R News* 8: 20-25.

Nyakatura, K. & O. R. P. Bininda-Emonds. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10.

Pedersen, R. Ø., B. Sandel & J. C. Svenning. 2014. Macroecological Evidence for Competitive Regional-Scale Interactions between the Two Major Clades of Mammal Carnivores (Feliformia and Caniformia). *Plos One* 9(6): e100553.

Peixoto, F., F. Villalobos, A. S. Melo, J. Diniz-Filho, R. Loyola, T. F. Rangel & M. Cianciaruso. 2017. Geographical patterns of phylogenetic beta diversity components in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography* 1-11.

Pires, M. M., D. Silvestro & T. B. Quental. 2015. Continental faunal exchange and the asymmetrical radiation of carnivores. *Proc. R. Soc. B* 282:20151952.

- Pires, M. M., D. Silvestro & T. B. Quental. 2017. Interactions within and between clades shaped the diversification of terrestrial carnivores. *Evolution* 71-7: 1855-1864.
- Qian, H., Badgley, C. & D. L. Fox. 2009. The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 111-122.
- Qian, H. & R. E. Ricklefs. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters* 10: 737-744.
- Qiu, Z. 2003. Dispersals of Neogene Carnivorans between Asia and North America. *American Museum of Natural History* 279: 18-31.
- Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. F. L. V. B. Rangel & G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proc. R. Soc. B* 274: 165-174.
- Soininen, J., J. J. Lennon & H. Hillebrand. 2007. A Multivariate Analysis of Beta Diversity across Organisms and Environments. *Ecology* 88: 2830-2838.
- Soininen, J., J. Heino & J. Wang. 2017. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 00:1-14.
- Ulrich, W. & M. Almeida-Neto. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* 35: 865-871.
- Van Valkenburgh, B. 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Reviews earth Planet Sci.* 27: 463-93.
- Van Valkenburgh, B., Wang X. & J. Damuth. 2004. Cope's Rule, Hypercarnivory, and Extinction in North American Canids. *Science* 306: 101-104.
- Van Rensburg, B. J., P. Koleff, Gaston K. J. & S. L. Chown. 2004. Spatial congruence of ecological transition at the regional scale in South Africa. *J. Biogeogr.* 31: 843-854.
- Wiens, J. J., & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.

Wiens, J. J. 2004. Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. *Evolution* 58: 193-197.

Wiens, J. J. 2008. Commentary on Losos (2008): Niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters* 11: 1004-1005.

Wisz, M. S, J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88: 15-30.

Zeileis, A., C. Kleiber, Kramer W. & K. Hornik. 2003. Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis* 44: 109-123

Capítulo 2

A co-distribuição, co-diversidade e campo de diversidade da ordem Carnivora

Resumo

Entender os padrões de gradiente geográfico de diversidade e seus processos determinantes é um dos principais interesses da Macroecologia. A abordagem em conjunto da distribuição de espécies e diversidade de sítios ajuda a entender esses padrões. Além disso, modelos nulos que simularam áreas de distribuição coesivas têm gerado padrões de associação positiva entre espécies (i.e. co-distribuição) e sítios (i.e. co-diversidade ou igual composição de espécies nos sítios). A ordem Carnivora apresenta grande diferença na diversidade de espécies e tem se registrado a grande escala que a riqueza de espécies de suas subordens, Feliformia e Caniformia, pode ser explicada pela competição interespecífica entre essas taxa. Assim, para compreender o gradiente de diversidade de Carnivora, examinamos os padrões de co-distribuição, co-diversidade e campos de diversidade (i.e. riqueza de espécies dentro de uma área de distribuição) da ordem, subordens e famílias a nível global, contrastando com modelos nulos coesivos e considerando a abordagem de distribuição e diversidade em conjunto. Adicionalmente, avaliamos o efeito de competição interespecífica na estrutura de campo de diversidade entre as subordens Feliformia e Caniformia. Para Carnivora observamos padrões de co-distribuição positivo baixo entre espécies e co-diversidade positivo entre sítios, diferentes e maiores dos padrões gerados pelo modelo nulo coesivo. Predominaram espécies de áreas de distribuição pequena com riqueza média proporcional variável dentro de suas áreas de distribuição, teve poucas espécies de áreas de distribuição grande com riqueza média proporcional baixa dentro de suas áreas de distribuição e os sítios de maior riqueza tiveram em média espécies com áreas de distribuição pequena. Canidae e Ursidae possuíram co-distribuição negativa ou segregação e co-diversidade positiva diferentes dos respectivos padrões do modelo nulo coesivo. Então, as associações observadas entre espécies e sítios para Carnivora, Canidae e Ursidae seriam geradas por processos adicionais à sobreposição ao acaso das áreas de distribuição coesivas. As espécies de Carnivora tiveram em média 15 espécies dentro suas áreas de distribuição. Carnivora teve mais espécies com campos de diversidade de maior frequência de sítios com baixa riqueza. A menor co-ocorrência na área de distribuição da espécie focal Feliformia com

espécies Caniformia e vice-versa poderia ser explicada pela competição interespecífica entre essas subordens, embora outros fatores causais devem ser testados.

Palavras chave: co-distribuição, co-diversidade, campo de diversidade, competição interespecífica, Feliformia, Caniformia, Carnivora, Ursidae, Canidae.

Introdução

O estudo dos padrões de gradiente geográfico de diversidade e seus processos é um dos principais interesses da Macroecologia (Arita *et al.* 2012). No entanto, os processos causais desses padrões ainda são elusivos e se procuram explicações em consenso (Mittelbach *et al.* 2007, Field *et al.* 2009, Brown 2014). As unidades fundamentais da Biogeografia são a distribuição de espécies e diversidade ou número de espécies nos sítios (Brown *et al.* 1996; Arita *et al.* 2008). No padrão de distribuição, a ocupação (i.e. número de sítios onde uma espécie ocorre) é usada para estimar o tamanho da área de distribuição de uma espécie e os pesquisadores têm procurado os processos que estruturam os padrões de distribuição (Brown *et al.* 1996, Arita *et al.* 2008). Por outro lado, a diversidade de espécies nos sítios é usada para identificar *hotspots* ou sítios com alta diversidade de espécies e testar processos evolutivos e ecológicos que determinariam esse padrão (Arita *et al.* 2008).

Um dos grupos que melhor exemplifica os padrões geográficos de diversidade são os mamíferos, com a maioria das ordens mostrando variação geográfica em riqueza e distribuição de espécies existentes e extintas (Willig *et al.* 2003, Villalobos *et al.* 2016). Dentro dos mamíferos, a ordem Carnivora tem sido estudada em termos de padrões macroecológicos e macroevolutivos (Gittleman 1985, Gittleman & Purvis 1998, Diniz-Filho & Tôres 2002, Diniz-Filho *et al.* 2009, Machac *et al.* 2011). Grupo que é apropriado para o estudo desses padrões pela sua distribuição geográfica conhecida, ocorrer em todos os continentes e possuir espécies com grande diferença em número ou riqueza, tamanho corporal, dieta e estrutura social (Gittleman 1985, Gittleman & Purvis 1998, Bininda-Emonds *et al.* 1999, Diniz-Filho *et al.* 2009).

Carnivora possui 16 famílias e 286 espécies existentes no total, sendo 13 famílias terrestres com 250 espécies (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012). A ordem é dividida nas subordens Feliformia e Caniformia (Nyakatura & Bininda-Emonds 2012). A maioria das famílias de Feliformia teria se originado no Velho Mundo e diversificado na Ásia, África e Europa (Barycka 2006), ocorrendo principalmente na região tropical e incluindo 121 espécies

terrestres existentes (Buckley *et al.* 2010). Já as 129 espécies terrestres existentes de Caniformia diversificaram principalmente fora da região tropical e estão homogeneamente distribuídas, abrangendo regiões temperadas além de tropicais (Buckley 2010, Pedersen *et al.* 2014). Linhagens de pequeno porte de Caniformia teriam mais espécies do que as linhagens de grande porte (Gittleman & Purvis 1998). Porém, não se registrou essa relação negativa entre tamanho corporal e riqueza de espécies para Feliformia (Gittleman & Purvis 1998).

Na maioria dos estudos de gradiente de diversidade, incluindo estudos sobre Carnivora, não se considera o tamanho da área de distribuição conjuntamente à riqueza de espécies (Borregaard & Rahbek 2010, Villalobos & Arita 2010, Villalobos *et al.* 2013). No entanto, a relação direta entre distribuição de espécies e diversidade de sítios é importante (Borregaard & Rahbek 2010), já que o padrão de gradiente de diversidade nos sítios é uma propriedade da sobreposição das áreas de distribuição das espécies, e que por sua vez é determinado pelo tamanho e localização das áreas de distribuição (Brown *et al.* 1996, Borregaard & Rahbek 2010). Grupos de espécies podem co-ocorrer nos mesmos locais e assim compartilham suas áreas de distribuição (i.e. “co-distribuição”). Por outro lado, outros grupos de espécies podem ocorrer de maneira segregada, distribuindo-se em locais diferentes mais do que o esperado ao acaso (Trejo & Arita 2013, Villalobos *et al.* 2013). A co-distribuição entre espécies faz com que diferentes locais possam ter uma composição semelhante de espécies ou “co-diversidade”. Por sua vez, a co-diversidade também pode ser determinada pela composição diferente de espécies entre os locais maior do que o esperado ao acaso (Trejo & Arita 2013, Villalobos *et al.* 2013).

Recentemente, os padrões de distribuição e diversidade foram estudados em conjunto, através do “campo de diversidade”, proposto para examinar a riqueza de espécies dos sítios dentro da área de distribuição de uma espécie focal. Essa abordagem permite compreender melhor a estrutura interna de uma área de distribuição e avaliar espécies individuais e assembleias (Arita *et al.* 2008, Villalobos & Arita 2010). Por exemplo, os morcegos Phyllostomidae tiveram um padrão geográfico de mais sítios com maior riqueza de espécies do que a média e espécies de áreas de distribuição pequena com campos de diversidade de alta ou baixa riqueza (Villalobos & Arita 2010).

A conjunção dos padrões de distribuição e diversidade é obtida através de uma matriz de presença-ausência e visualizada com gráficos de dispersão ou *range-diversity plots* (Arita *et al.* 2008), que incluem o tamanho das áreas de distribuição, a riqueza de espécies, a co-ocorrência das espécies medida pelo grau de covariância na matriz e histogramas de distribuição de frequência (Arita *et al.* 2008, Borregaard & Rahbek 2010, Villalobos & Arita 2010). Paralelamente, pode se avaliar a estrutura interna da área de distribuição de uma

espécie focal, considerando a riqueza de espécies do clado oposto nos sítios dentro da área de distribuição focal (i.e. “campo de diversidade cruzado”).

Na distribuição e diversidade de espécies em grande escala, a interação biótica não é considerada importante na determinação desses padrões. No entanto, existem estudos que demonstram o contrário e sugere-se considerar esse processo (Gotelli *et al.* 2010, Wisz *et al.* 2013, Pedersen *et al.* 2014). Por exemplo, na ordem Carnivora em escala regional, as espécies filogeneticamente próximas e com maior diferença no comprimento dos dentes carnassiais sobrepuseram mais as áreas de distribuição, sugerindo competição com deslocamento de caracteres ou competição por exclusão como determinante da co-ocorrência (co-distribuição) entre espécies (Davies *et al.* 2007).

Adicionalmente, a competição e a diferença na história biogeográfica entre Feliformia e Caniformia foram consideradas como preditores do padrão de riqueza desses clados (Pedersen *et al.* 2014). No Novo Mundo migraram poucas linhagens de Feliformia em relação à Caniformia desde Eurásia (Van Valkenburgh 1999). Assim, a América do Sul foi colonizada primeiro e por mais linhagens de Caniformia quando o istmo do Panamá emergiu (Van Valkenburgh 1999). Isso provavelmente permitiu maior diversificação de Caniformia pela ausência de competidores Feliformia, ao contrário do Velho mundo que possuía várias linhagens de Feliformia estabelecidas (Pedersen *et al.* 2014). O Velho Mundo tem maior riqueza de espécies de Feliformia e o Novo Mundo de Caniformia na região tropical (Pedersen *et al.* 2014). Paralelamente, registrou-se efeito negativo da riqueza de espécies de Feliformia sobre a riqueza de espécies de Caniformia (Pedersen *et al.* 2014). Portanto, o padrão de riqueza desses clados poderia ser determinado pela história biogeográfica e competição interespecífica (Pedersen *et al.* 2014), talvez pela sobreposição na dieta e predação interespecífica observadas entre essas subordens (Donadio & Buskirk 2006).

A sobreposição das áreas de distribuição de espécies também pode ser determinada pelas propriedades geométricas dessas áreas (Jetz & Rahbek 2002, Borregaard & Rahbek 2010, Gotelli *et al.* 2010, Villalobos & Arita 2010, Wisz *et al.* 2013, Villalobos *et al.* 2013). Assim, áreas de distribuição coesivas foram simuladas para os morcegos Phyllostomidae que criaram sistemas com associação positiva entre as espécies e entre os sítios (Villalobos & Arita 2010, Villalobos *et al.* 2013). Além disso, a riqueza de 1599 espécies endêmicas de aves do sub Saara foi estruturada pela limitação geométrica, heterogeneidade de habitat, produtividade primária, heterogeneidade topográfica e temperatura média máxima (Jetz & Rahbek 2002). Modelos que incluíram juntamente fatores climáticos e áreas de distribuição coesivas fizeram melhores previsões de riqueza das aves endêmicas da América do Sul com

áreas de distribuição grande do que os modelos que desconsideraram coesão nas áreas de distribuição (Rahbek *et al.* 2007).

Nesse contexto, a través da abordagem de distribuição e diversidade em conjunto, este estudo será o primeiro em examinar os padrões de co-distribuição, co-diversidade, estrutura de campo de diversidade e campo de diversidade cruzado de Carnívora, suas subordens e famílias com o intuito de compreender o gradiente de diversidade da ordem. Assim, avaliaremos esses padrões considerando a restrição geométrica de coesão nas áreas de distribuição ao ser um importante determinante desses padrões em vários taxa. Além disso, examinaremos o efeito da competição interespecífica entre Feliformia e Caniformia na estrutura de campo de diversidade. Detalhamos os objetivos abaixo.

- 1) Avaliar a co-distribuição entre espécies e co-diversidade entre sítios da ordem Carnívora e cada família.
- 2) Examinar a estrutura de campo de diversidade para Carnívora e cada espécie da ordem.
- 3) Examinar a estrutura de campo de diversidade cruzado, considerando: a) a riqueza de espécies de Feliformia dentro da área de distribuição de cada espécie de Caniformia; b) a riqueza de espécies de Caniformia dentro da área de distribuição de cada espécie de Feliformia.

Seguindo Davies *et al.* (2007) e Pedersen *et al.* (2014), se a competição entre Feliformia e Caniformia é um importante determinante nos padrões de distribuição e diversidade, espera-se que: i) A maioria dos locais na área de distribuição de uma espécie de Feliformia tenham menor riqueza de espécies de Caniformia e ii) A maioria dos locais na área de distribuição de uma espécie de Caniformia tenham menor riqueza de espécies de Feliformia.

Métodos

Dados da matriz de presença-ausência

Obtivemos polígonos da área de distribuição global de 12 famílias e 236 espécies terrestres/semiaquáticas da Ordem Carnívora da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, 2016). Segundo Nyakatura & Bininda-Emonds (2012), existem 16 famílias e 286 espécies terrestres/semiaquáticas de Carnívora, sendo 121 e 165 espécies de Feliformia e Caniformia, respectivamente. Eliminamos os polígonos das espécies insulares e semiaquáticas marinhas, como a família insular Eupleridae, pois suas espécies poderiam

ocorrer em células menores do que as consideradas neste estudo (110 km x 110 km). Além disso, processos diferentes poderiam determinar padrões de diversidade e distribuição nas ilhas e continentes. Também eliminamos os polígonos do urso polar (*Ursus maritimus*) por ser uma espécie semiaquática com polígonos pouco definidos. Assim, consideramos 110 e 112 espécies terrestres de Feliformia e Caniformia, respectivamente, incluindo as famílias Procyonidae, Felidae, Canidae, Ursidae, Ailuridae, Mustelidae, Mephitidae, Nandiniidae, Prionodontidae, Viverridae, Herpestidae e Hyaenidae. Fizemos uma matriz de presença-ausência em nível global para Carnivora e cada família com a função `lets.presab()` do pacote *letsR* no programa R, versão 3.5.1 (Vilela & Villalobos 2015). A matriz resultante para a ordem Carnivora apresentou 11297 sítios (linhas) e 222 espécies (colunas).

Padrões geográficos de co-distribuição e co-diversidade

Obtivemos quatro parâmetros das matrizes de presença ausência da ordem Carnivora e cada família: s^* , número de espécies proporcional de cada uma das N células (i.e. riqueza proporcional ao número total de espécies de cada sítio); n^* , tamanho da área de distribuição proporcional de cada uma das S espécies (i.e. ocupação proporcional ao número total de sítios de cada espécie); D^* , média proporcional da riqueza de espécies dos sítios dentro de cada área de distribuição (i.e. média proporcional do campo de diversidade); R^* , média proporcional do tamanho da área de distribuição das espécies de um sítio (i.e. média proporcional do campo de dispersão; Arita *et al.* 2012, Villalobos *et al.* 2013). Através do gráfico de dispersão, *range-diversity plot*, por sítios (s^* vs. R^*) e outro por espécie (n^* vs. D^*), o grau de associação entre as espécies (co-distribuição) ou entre sítios/células da grade (co-diversidade) foi determinado pela posição de pontos em cada gráfico para a ordem Carnivora e para as famílias Procyonidae, Felidae, Canidae, Ursidae, Mustelidae, Viverridae, Herpestidae e Mephitidae. Desconsideramos Ailuridae, Nandiniidae, Prionodontidae e Hyaenidae por terem menos de quatro espécies. Fizemos os gráficos de *range-diversity plot* de espécies e sítios com as funções `species.plot()` e `sites.plot()` disponibilizadas por Arita *et al.* (2012).

Usamos o teste de razão de variância (*variance-ratio*) por espécies (i.e. razão entre a variância de riqueza de espécies dos sítios e a soma de variâncias dentro das áreas de distribuição das espécies; Arita *et al.* 2012, Trejo & Arita 2013) e por sítios (i.e. razão entre a variância de área de distribuição e a soma de variâncias de riqueza de espécies dos sítios; Arita *et al.* 2012, Trejo & Arita 2013) para avaliar as associações entre espécies (co-

distribuição) e entre sítios (co-diversidade), respectivamente, para a ordem Carnivora e cada uma das oito famílias mencionadas. Um valor maior do que 1 da razão de variância significa associação positiva e indica que a maioria dos pontos do *range-diversity plot* estariam na direita da linha vertical que representa a média proporcional da riqueza ou a média proporcional do tamanho da área de distribuição. Valores da razão de variância menores do que 1 ou próximos de 1 indicam covariância média negativa ou que não existe associação significativa, respectivamente (Villalobos *et al.* 2013). Os testes de *variance-ratio* foram feitos com os códigos escritos por Arita *et al.* (2012).

Campo de diversidade

O campo de diversidade para cada espécie foi calculado com o conjunto dos valores de riqueza das células dentro da área de distribuição de cada espécie focal (Villalobos & Arita 2010). Assim, para cada espécie focal, medimos a área de distribuição e com a riqueza dentro dos sítios da respectiva área de distribuição focal obtivemos a média, variância, assimetria (*Skewness*) e excesso de curtose das 222 espécies. Fizemos duas funções no programa R (Anexo 1) usando os valores da matriz de presença-ausência para calcular os dados necessárias na avaliação do campo de diversidade, seguindo Villalobos & Arita (2010) e Arita *et al.* (2012). A assimetria e excesso de curtose foram calculados com o pacote *rockchalk* no programa R.

Usamos histogramas das distribuições de frequência de riqueza de espécies e mapas como ferramentas para examinar e descrever o campo de diversidade para Carnivora. Como exemplos ilustrativos, usamos as espécies *Canis lupus* (lobo) por ser a espécie com maior área de distribuição da ordem, *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico) por não co-ocorrer com espécies Feliformia, *Felis silvestres* (gato-selvagem) por ter a maior área de distribuição de Feliformia, *Leopardus wiedii* (gato maracajá) por ter a maior média de riqueza de espécies Caniformia dentro sua área de distribuição, sendo uma espécie de Feliformia, e *Acinonyx jubatus* (chita) por ser um predador de grande porte. Os mapas foram projetados para Behrmann porque conserva a área e não distorce o formato aos 30° de latitude Norte e Sul. Os histogramas das distribuições de frequência de riqueza de espécies mostram a variação da riqueza de espécies entre os sítios dentro da área de distribuição da espécie focal. O mapa mostra a co-ocorrência da espécie focal com as demais espécies através da estrutura de riqueza nos sítios dentro da área de distribuição da espécie focal (Villalobos & Arita 2010).

Campo de diversidade cruzado

Para examinar o efeito potencial de competição entre espécies das subordens de Carnivora, usamos o campo de diversidade cruzado, definido como o campo de diversidade por espécie de uma subordem baseado na riqueza de espécies da outra subordem. Assim, obtivemos a riqueza de espécies de Feliformia dentro da área de distribuição de uma espécie focal de Caniformia (i.e. campo de diversidade cruzado de uma espécie focal de Caniformia). Fazendo o inverso, obtivemos a riqueza de espécies de Caniformia dentro da área de distribuição de uma espécie focal de Feliformia (i.e. campo de diversidade cruzado de uma espécie focal de Feliformia). Escrevemos a função `cDiv.Cruzado()` no programa R para calcular os campos de diversidade cruzados (Anexo 2).

Obtivemos a média, variância, assimetria (*Skewness*) e excesso de curtose da riqueza de espécies dentro de cada um dos campos de diversidade das 110 espécies de Feliformia e das 112 espécies de Caniformia. Além disso, usamos mapas e histogramas da distribuição de frequência de riqueza cruzada, visualizando a co-ocorrência e a variação de riqueza de espécies cruzada na respectiva área de distribuição para *Canis lupus* (lobo), *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico), *Felis silvestres* (gato-selvagem), *Leopardus wiedii* (gato maracajá) e *Acinonyx jubatus* (chita), como exemplos.

Modelo nulo

O modelo nulo usado, disponibilizado por Rangel (2018), simulou áreas de distribuição coesivas ao acaso e distribuição independente de espécies. Usamos áreas de distribuição coesivas devido ao efeito na co-distribuição e co-diversidade de espécies (Villalobos & Arita 2010, Trejo & Arita 2013). No modelo, os tamanhos das áreas de distribuição e número total de ocorrências observados foram mantidos fixos, mas a riqueza de espécies, localização e formato das áreas de distribuição foram diferentes. A alocação das áreas de distribuição iniciou com o sorteio de uma célula focal no espaço geográfico de distribuição de Carnivora. Em seguida, adicionou-se ao acaso uma nova célula das oito células adjacentes à periferia da área de distribuição em crescimento e então repetiu-se o processo até o tamanho da área de distribuição empírico ser atingido. Para medir a significância de covariância entre espécies e entre sítios, respectivamente, usamos o teste de razão de variância por espécies (Schluter 1984) e sítios (Arita *et al.* 2012), onde calculamos os parâmetros para as 1000 matrizes de presença-ausência geradas pelo modelo nulo. Também, obtivemos o intervalo de confiança (IC) ao 95% dos valores de razão de variância dos parâmetros do modelo nulo e se o valor observado da razão de variância foi incluído no

IC. No campo de diversidade e campo de diversidade cruzado, usamos as 1000 matrizes de presença-ausência geradas pelo modelo nulo coesivo para obter matrizes de riqueza e riqueza cruzada e construímos intervalos de confiança ao 95% dos valores de assimetria da frequência de riqueza para cada espécie, olhando a inclusão do valor de assimetria observado no IC. Consideramos 97 espécies Feliformia e 104 espécies Caniformia na avaliação do campo de diversidade cruzado.

Resultados

1) Padrões geográficos de co-distribuição e co-diversidade de Carnivora

A associação entre espécies de Carnivora foi positiva (Fig. 1; Anexo 6; $V_{sp} = 2,91$, razão de variância para espécie). O IC 95% da razão de variância por espécie do modelo nulo coesivo não incluiu a razão de variância observada ($0,923 \leq V_{sp} \leq 2,37$; Fig. 2; $V_{sp} = 1,481$ como média de 1000 razão de variâncias do modelo nulo). Assim, a probabilidade de valores de razão de variância por espécie do modelo nulo ser igual ou maior à razão de variância observada foi menor que 0,001. Além disso, no modelo nulo a associação entre espécies foi quase nula, significando que a distribuição das espécies foi quase independente nas simulações (Fig. 1 C). As espécies tiveram predominância de pequenas áreas de distribuição (Fig. 1A no histograma da ordenada).

A associação entre sítios de Carnivora também foi positiva (Fig. 1; Anexo 6; $V_{si} = 1071,40$, razão de variância para sítio). O IC 95% da razão de variância do modelo nulo não incluiu a razão de variância observada ($1062,662 \leq V_{si} \leq 1068,999$; Fig. 2; $V_{si} = 1065,100$ como média de 1000 razão de variâncias do modelo nulo). Assim, a probabilidade de valores de razão de variância por sítio do modelo nulo ser igual ou maior à razão de variância observada foi menor que 0,001. Além disso, no modelo nulo coesivo a associação entre sítios foi positiva, embora menor do que a associação observada, então, as espécies sobrepuseram menos suas áreas de distribuição do que no sistema empírico (Fig. 1 D). Sítios com maior riqueza de espécies tiveram em média espécies com áreas de distribuição pequena. Em contraste, sítios com baixa riqueza de espécies tiveram em média espécies com áreas de distribuição de tamanho variável, desde pequenas até grandes (Fig. 1B). Os sítios tiveram uma média de 5,40% de espécies de Carnivora.

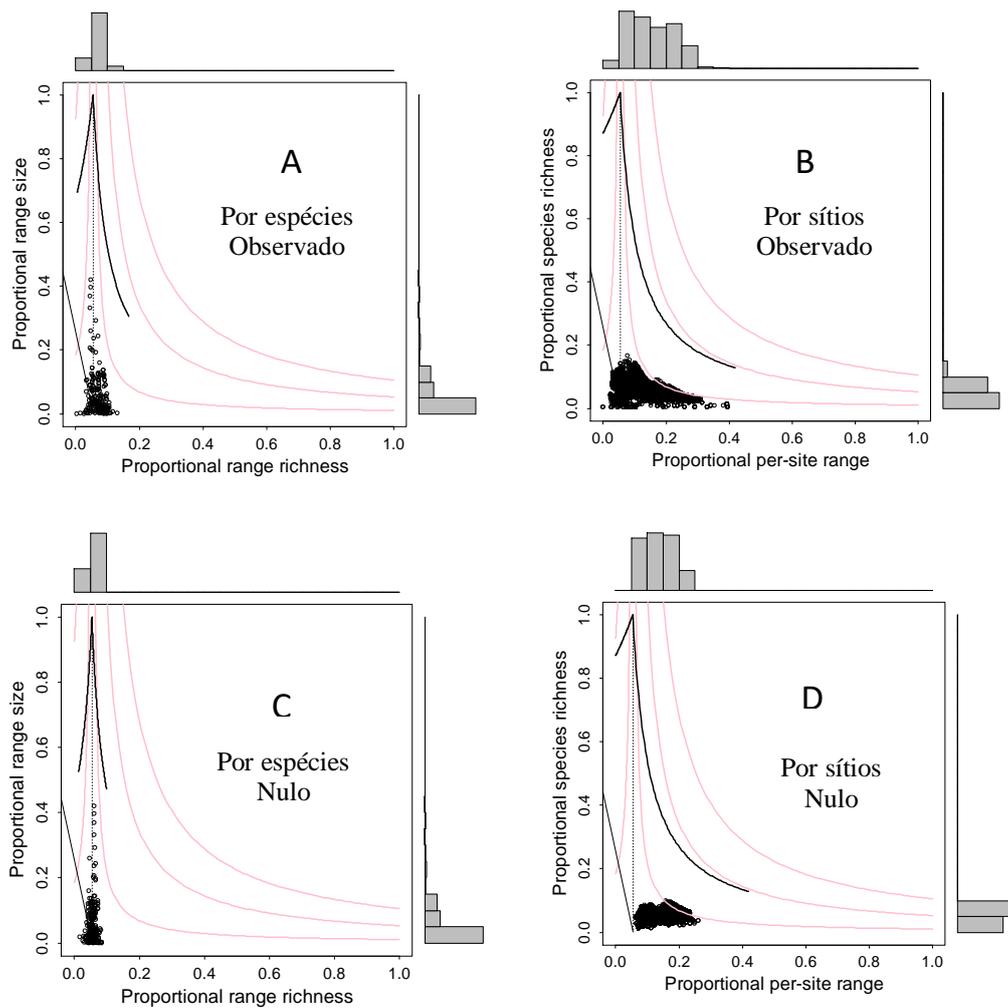


Figura 1. *Range-diversity plots* para 222 espécies de Carnivora em 11297 sítios. Dados empíricos (A) e para uma repetição do modelo nulo por espécies (C) com riqueza média proporcional nas áreas de distribuição das espécies (abscissa) e tamanho proporcional das áreas de distribuição (ordenada). A linha vertical tracejada indica a média proporcional da riqueza de espécies dos 11297 sítios. Dados empíricos (B) e para uma repetição do modelo nulo por sítios (D) com média proporcional do tamanho das áreas de distribuição das espécies que ocorrem nos sítios (abscissa) e riqueza proporcional de espécies nos sítios (ordenada). A linha vertical tracejada indica a média proporcional dos tamanhos das áreas de distribuição das 222 espécies. Histogramas de frequência de distribuição para a variável do respectivo eixo são mostrados. Curvas negras indicam limites superiores absolutos e linhas curvas rosas as covariâncias iguais a $\pm 0,01$, $\pm 0,05$ e $\pm 0,1$.

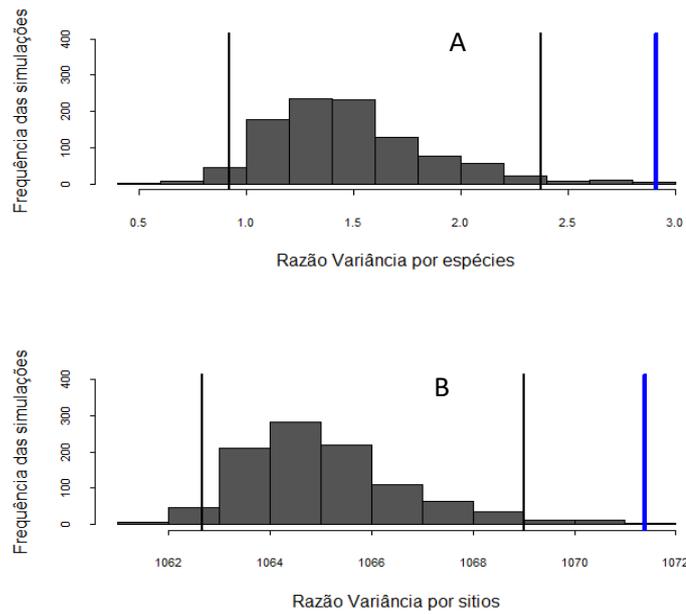


Figura 2. Distribuição de frequência da razão de variância por espécies (A) e sítios (B) de 1000 repetições do modelo nulo com áreas de distribuição coesivas. Linhas verticais negras indicam limite inferior e superior do IC 95% da razão de variância do modelo nulo por espécies e sítios. Linha vertical azul indica a respectiva razão de variância observada para Carnívora.

1.1) Padrões geográficos de Co-distribuição e Co-diversidade por família

Não existiu associação ou segregação observada entre as espécies Procyonidae e não foi diferente do padrão sob as razões de variância do modelo nulo coesivo (Fig. 3 A1; $V_{sp} = 0,99$; Anexo 6). Assim, o IC 95% da razão de variância do modelo nulo incluiu a razão de variância observada por espécie ($0,434 \leq V_{sp} \leq 3,316$). Por outro lado, os sítios tiveram co-diversidade positiva (Fig. 3 A2; $V_{si} = 637,28$; Anexo 6). Porém, não diferente do padrão do modelo nulo coesivo. Assim, o IC 95% da razão de variância por sítio do modelo nulo incluiu a razão de variância observada ($616,277 \leq V_{si} \leq 744,277$). Cada sítio teve em média 18,46% de espécies Procyonidae. *Nasuella meridensis* teve a menor área de distribuição (7 sítios) e *Procyon cancrivorus* a maior área de distribuição (1185 sítios) seguido de *Procyon lotor* (1182 sítios) e *Potos flavus* (1175 sítios).

A co-distribuição das espécies Felidae foi baixa ($V_{sp} = 1,44$; Fig. 3 B1) e não diferente do modelo nulo coesivo ($0,637 \leq V_{sp} \leq 2,045$; Anexo 6). Além disso, a co-diversidade dos sítios foi positiva ($V_{si} = 764,68$; Fig. 3 B2), mas não diferente do padrão sob o modelo nulo

coesivo ($749,43 \leq V_{si} \leq 776,448$). Teve predominância de riqueza baixa dentro das áreas de distribuição das espécies e áreas de distribuição pequenas (Fig. 3 no *range-diversity plot* por espécie). Cada sítio teve em média 7.39 % de espécies de Felidae. *Lynx pardinus* e *Felis silvestris* tiveram a menor (2 sítios) e maior (3047 sítios) área de distribuição, respectivamente.

Para Canidae observamos co-distribuição e co-diversidade negativa e positiva, respectivamente (Fig. 3 C1, C2; Anexo 6; $V_{sp} = 0,470$; $V_{si} = 1580,260$), e diferentes dos padrões sob o modelo nulo coesivo. Assim, a respectiva razão de variância observada para espécie e sítio não foi incluída no IC 95% de razão de variância do modelo nulo ($0,551 \leq V_{sp} \leq 2,086$; $1583,440 \leq V_{si} \leq 1649,874$). Cada sítio teve em média 8% de espécies Canidae. Predominou baixa riqueza média dentro das áreas de distribuição das espécies (Fig. 3; Anexo 6). *Pseudalopex fulvipes* e *Canis lupus* tiveram a menor (1 sítio) e maior (4721 sítios) área de distribuição, respectivamente. Considerando Ursidae, observamos co-distribuição e co-diversidade, negativa e positiva, respectivamente ($V_{sp} = 0,240$; $V_{si} = 1449,560$; Fig. 3 D1, D2; Anexo 6) e diferentes dos padrões sob o modelo nulo coesivo, já que a respectiva razão de variância observada não foi incluída no IC 95% do modelo nulo ($0,410 \leq V_{sp} \leq 1,856$; $1474,054 \leq V_{si} \leq 1727,985$). Cada sítio teve em média 17% de espécies Ursidae. *Ailuropoda melanoleuca* e *Ursus arctos* tiveram a menor (22 sítios) e maior (2894 sítios) área de distribuição, respectivamente.

Não teve co-distribuição significativa entre espécies e a co-diversidade dos sítios foi positiva para Mustelidae ($V_{sp} = 1,100$; $V_{si} = 1056,410$, respectivamente). Esses padrões observados não foram diferentes do modelo nulo coesivo (Fig. 4 E1, E2; Anexo 6; $0,602 \leq V_{sp} \leq 2,104$; $1046,471 \leq V_{si} \leq 1077,154$). As espécies ocorreram em 8.12% dos sítios como média. Predominou uma riqueza média baixa dentro das áreas de distribuição e tamanhos pequenos das áreas de distribuição (Fig. 4 E1; Anexo 6). *Martes melampus* e *Melogale cucphuongensis* tiveram as menores (1 sítio) áreas de distribuição e *Mustela nivalis* teve a maior (4159 sítios) área de distribuição. Considerando Viverridae, a co-distribuição de espécies foi positiva e baixa e a co-diversidade de sítios foi positiva ($V_{sp} = 1,320$; $V_{si} = 636,360$, respectivamente), porém, não diferentes dos padrões obtidos segundo o modelo nulo coesivo (Fig. 4 F1, F2; Anexo 6; $0,513 \leq V_{sp} \leq 2,470$; $622,718 \leq V_{si} \leq 656,591$). Cada sítio teve 8.90% de espécies em média. *Paradoxurus zeylonensis* e *Civettictis civetta* tiveram a menor (8 sítios) e maior (1380 sítios) área de distribuição, respectivamente.

A co-distribuição e co-diversidade observados de Herpestidae ($V_{sp} = 2,250$; $V_{si} = 707,380$, respectivamente) foram positivas e não foram diferentes dos padrões segundo o

modelo nulo coesivo (Fig. 4 G1, G2; Anexo 6; $0,608 \leq V_{sp} \leq 2,667$; $680,440 \leq V_{si} \leq 714,466$). Cada sítio teve 11,19 % de espécies em média. *Bdeogale omnivora* e *Herpestes fuscus* tiveram as menores áreas de distribuição (10 sítios) e *Herpestes sanguineus* teve a maior (1536 sítios) área de distribuição. Adicionalmente, a co-distribuição e co-diversidade observadas para Mephitidae ($V_{sp} = 0,690$; $V_{si} = 353,150$, respectivamente) foi negativa e positiva, respectivamente. Porém, esses padrões não foram diferentes daqueles gerados pelo modelo nulo coesivo (Fig. 4 H1, H2; Anexo 6; $0,483 \leq V_{sp} \leq 2,068$; $346,675 \leq V_{si} \leq 402,545$). Cada sítio teve 15.70 % de espécies em média. *Spilogale pygmaea* (28 sítios) e *Mephitis mephitis* (1140 sítios) tiveram a menor e maior área de distribuição, respectivamente.

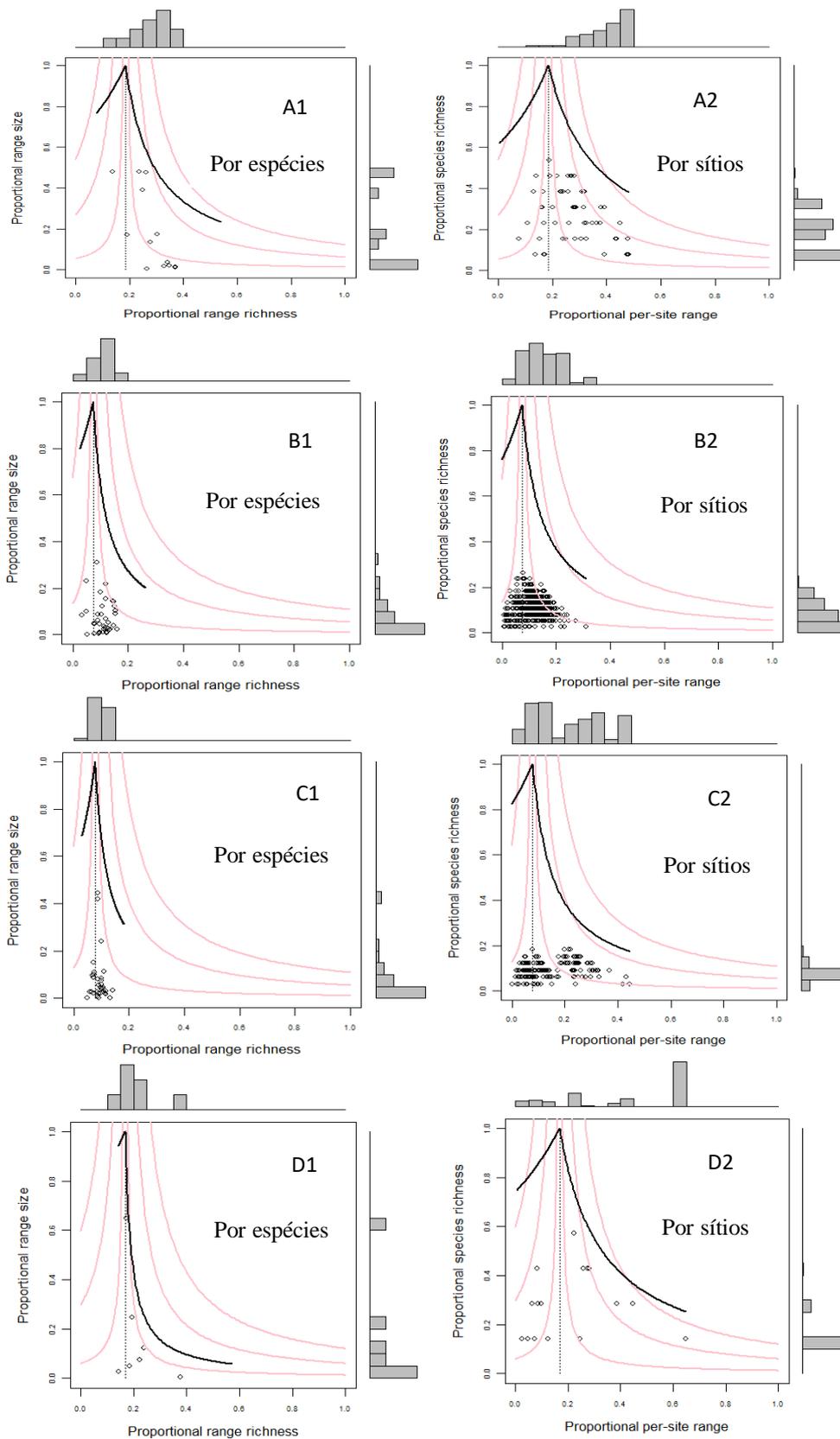


Figura 3. *Range-diversity plots* por espécies (A1, B1, C1 e D1) e sítios observados (A2, B2, C2 e D2) para 13 espécies de Procyonidae em 2464 sítios (A1 e A2), 38 espécies de Felidae em 9845 sítios (B1 e B2), 33 espécies de Canidae em 10614 sítios (C1 e C2) e sete espécies

de Ursidae em 4461 sítios (D1 e D2). Histogramas de frequência de distribuição para a variável do respectivo eixo; linhas curvas negras, limites superiores absolutos; linhas curvas rosas, covariância igual (± 0.01 , ± 0.05 e ± 0.1). Mais detalhes na Figura 1.

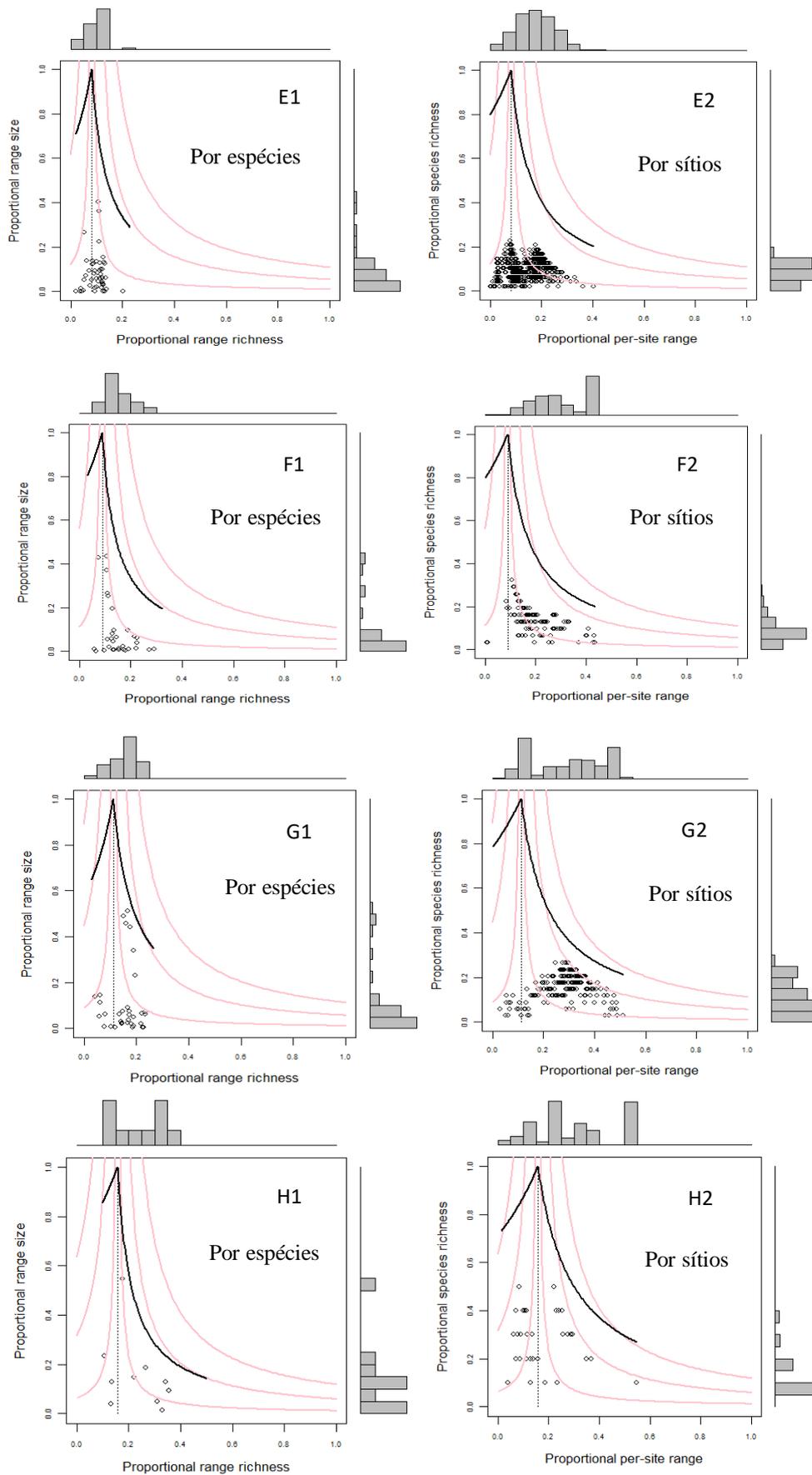


Figura 4. *Range-diversity plots* por espécies (E1, F1, G1 e H1) e sítios (E2, F2, G2 e H2) para 48 espécies de Mustelidae em 10303 sítios (E1 e E2), 31 espécies de Viverridae em 3173 sítios (F1 e F2), 34 espécies de Herpestidae em 2991 sítios (G1 e G2) e 10 espécies de Mephitidae em 2080 sítios (H1 e H2). Histogramas de frequência de distribuição para a variável do respectivo eixo; linhas curvas negras, limites superiores absolutos; linhas curvas rosas, covariância igual (± 0.01 , ± 0.05 e ± 0.1). Mais detalhes na Figura 1.

2) *Campo de diversidade de Carnivora e por espécie*

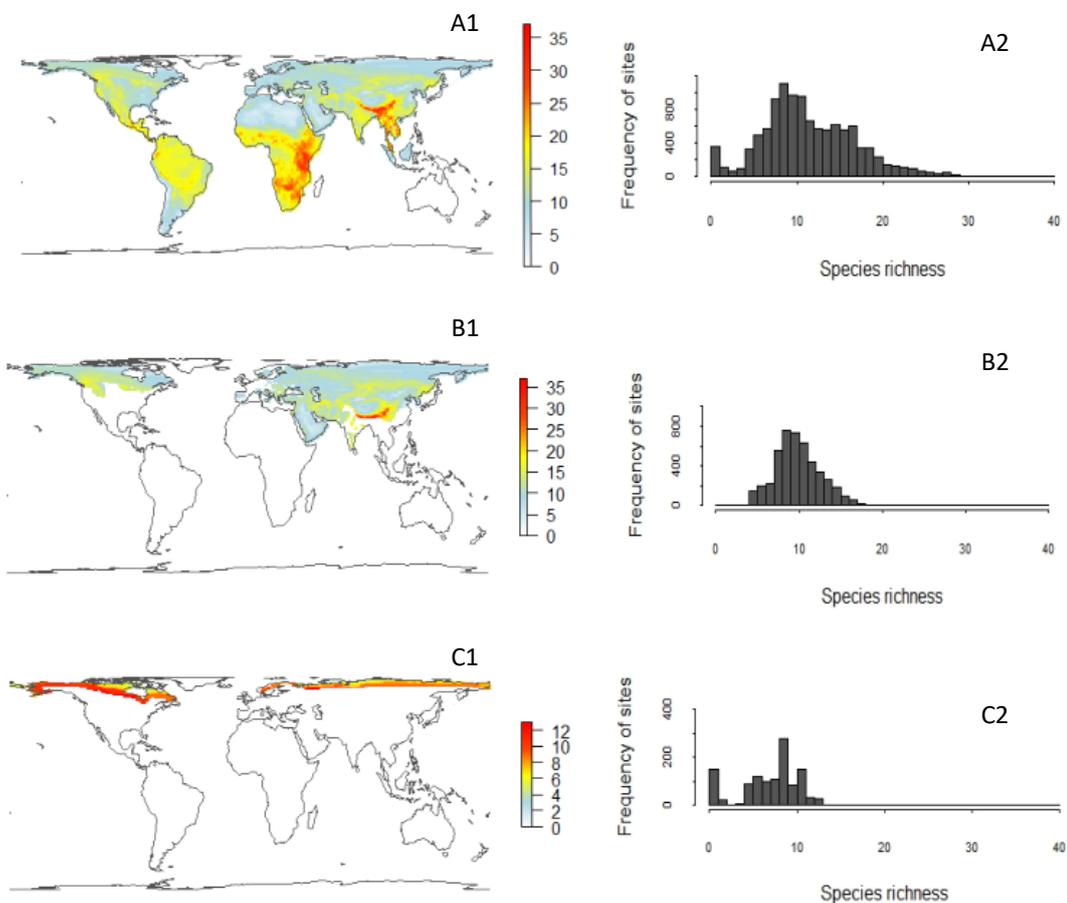
As 222 espécies de Carnivora distribuíram-se no continente Americano, África, Europa e Ásia, com maior riqueza de espécies no Sul e Leste da África e Sul da Ásia (Fig. 5 A1). A distribuição de frequência de riqueza mostrou predominância de sítios com número baixo de espécies (Fig. 5 A2; $g1 = 0,512$ assimetria da frequência de riqueza observada) não diferente das assimetrias sob o modelo nulo coesivo ($-0,406 \leq g1 \leq 0,691$ como IC 95% das assimetrias de frequência de riquezas do modelo nulo). Segundo o padrão de distribuição de frequência de riqueza dentro as áreas de distribuição das espécies de Carnivora, mostrado no histograma de *range-diversity plot* por espécie, também predominou pouca riqueza (Fig. 1 A na abscissa; Anexo 6).

Considerando o campo de diversidade por espécie, *Canis lupus* (lobo), espécie com a maior área de distribuição da ordem, distribuiu-se em 42% dos sítios, principalmente no Hemisfério Norte, e co-ocorreu em média com 10,56 espécies em sua área de distribuição. Mostrou mais sítios com pouca riqueza na distribuição de frequência de riqueza em sua área de distribuição e diferente ao modelo nulo coesivo (Fig. 5 B1, B2; $g1 = 1,762$ como assimetria da frequência de riqueza observada, Anexo 3). Por sua vez, *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico) distribuiu-se no Hemisfério Norte em 10,36% dos sítios, co-ocorreu em média com 7,44 espécies em sua área de distribuição e teve mais sítios com alta riqueza de espécies não diferente segundo o modelo nulo coesivo (Fig. 5 C1, C2; $g1 = -0,699$ como assimetria da frequência de riqueza observada, Anexo 3).

Na subordem Feliformia, *Felis silvestris* (gato-selvagem) teve a maior área de distribuição, ocorrendo em 29,19% dos sítios na África, Europa e parte de Ásia. Além disso, co-ocorreu em média com 14,16 espécies em sua área de distribuição e teve maior frequência de sítios com baixa riqueza não diferente sob o modelo nulo coesivo (Fig. 5 D1, D2; $g1 = 0,379$ como assimetria da frequência de riqueza observada, Anexo 3). *Leopardus wiedii* (gato maracajá) distribuiu-se em 10,79% dos sítios na América Central e América do Sul, co-

ocorreu em média com 16,34 espécies em sua área de distribuição, possuindo maior frequência de sítios com riqueza alta não diferente segundo o modelo nulo coesivo (Fig. 5 E1, E2; $g_1 = -0,139$ como assimetria da distribuição de frequência de riqueza observada; Anexo 3). *Acinonyx jubatus* (chita), distribuiu-se em 6,02% dos sítios no Norte, Sul e Leste da África, co-ocorreu em média com 17,94 espécies em sua área de distribuição e teve variação nos valores de riqueza dentro da sua área de distribuição, tendo menor riqueza no Saara e mostrando uma distribuição de frequência de riqueza multimodal com maior frequência de sítios com alta riqueza não diferente segundo o modelo nulo coesivo (Fig. 5 F1, F2; $g_1 = -0,311$ como assimetria da distribuição de frequência de riqueza observada; Anexo 3).

Na respectiva área de distribuição de 218 espécies Carnívora, 13,30% das espécies tiveram maior frequência de sítios com baixa riqueza e foram diferentes das assimetrias de distribuições de frequência de riqueza obtidas pelo modelo nulo coesivo (Anexo 3). Adicionalmente, 3,67% das espécies tiveram maior frequência de sítios com alta riqueza e foram diferentes das assimetrias de distribuições de frequência de riqueza obtidas pelo modelo nulo coesivo (Anexo 3).



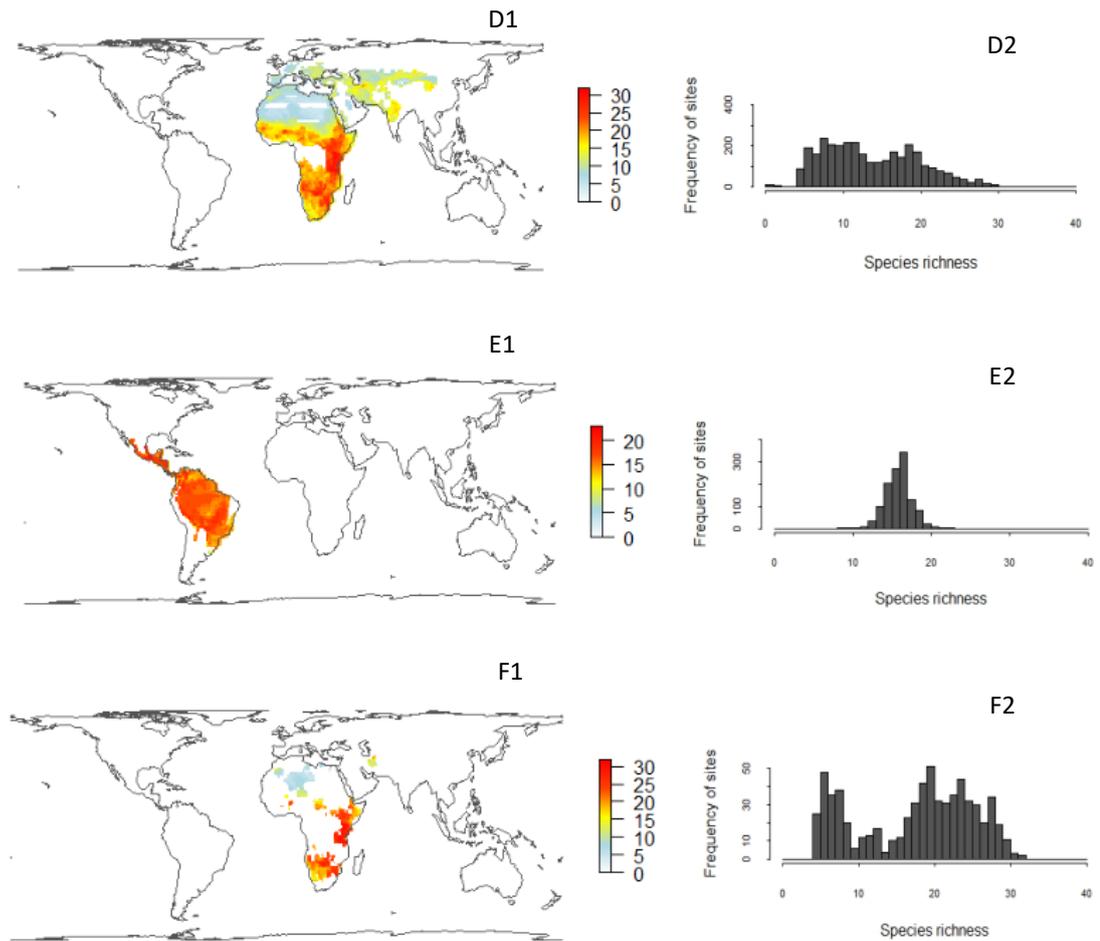


Figura 5. Mapa e distribuição de frequência de riqueza de 222 espécies de Carnivora em 11297 células (A1, A2). Campo de diversidade ou riqueza de espécies nos sítios dentro da área de distribuição da espécie focal e distribuição de frequência dessa riqueza para *Canis lupus* (lobo; B1, B2), *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico; C1, C2), *Felis silvestris* (gato-selvagem; D1, D2), *Leopardus wiedii* (gato maracajá; E1, E2) e *Acinonyx jubatus* (chita; F1, F2). Resolução: 110 km x 110 km.

3) Campo de diversidade cruzado

Considerando o campo de diversidade cruzado de espécies Caniformia, *Canis lupus* (lobo), co-ocorreu em média com 2,29 espécies de Feliformia na área de distribuição, mostrando maior frequência de sítios com baixa riqueza observada de espécies Feliformia ($g1 = 2,644$, assimetria positiva observada; Fig. 6 A1, A2) diferente ao modelo nulo coesivo (Anexo 5). *Mustela nudipes* (doninha) teve a maior média de riqueza de espécies da subordem na área de distribuição, co-ocorrendo em média com 16.86 espécies de Feliformia em 0,25% dos sítios e teve maior frequência de sítios com alta riqueza observada ($g1 = -0,039$, assimetria negativa observada), porém essa assimetria negativa de riqueza não foi diferente do modelo nulo coesivo (Anexo 5). Ao contrário, *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico) distribuiu-se em 6,10% dos sítios e não co-ocorreu com espécies Feliformia (Fig. 6 B1, B2).

Nas espécies Feliformia, *Felis silvestris* (gato-selvagem) teve a maior área de distribuição, ocorrendo em 29,07% dos sítios com 5,79 espécies de Caniformia em média em sua área de distribuição. Teve maior frequência de sítios com baixa riqueza observada de espécies Caniformia ($g1 = 0,506$ como assimetria positiva; Fig. 6 C1, C2) que não foi diferente do modelo nulo coesivo (Anexo 4). *Leopardus wiedii* (gato maracajá) teve a maior riqueza média da subordem na área de distribuição com 10,52 espécies de Caniformia em 10,79% dos sítios. Porém, a espécie teve maior frequência de sítios com baixa riqueza observada em sua área de distribuição ($g1 = 0,288$ como assimetria positiva; Fig. 6 D1, D2) que não foi diferente do modelo nulo coesivo (Anexo 4). *Acinonyx jubatus* (chita) co-ocorreu em média com 5,49 espécies de Caniformia na área de distribuição, ocorrendo em 6% dos sítios e teve maior frequência de sítios com baixa riqueza observada de espécies ($g1 = 0,092$ como assimetria positiva; Fig. 6 E1, E2) que não foi diferente da assimetria de distribuição de frequência de riqueza segundo o modelo nulo coesivo (Anexo 4). Ao contrário, *Catopuma badia* (gato-vermelho-de-bornéu) e *Diplogale hosei* (civeta) distribuíram em 0,416% e 0,194% dos sítios, respectivamente, e não co-ocorreram com espécies de Caniformia.

Na respectiva área de distribuição de 97 espécies Feliformia, 8,60% das espécies tiveram maior frequência de sítios com baixa riqueza de espécies Caniformia e foram diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza do modelo nulo coesivo (Anexo 4). Além disso, 2,15% das espécies Feliformia tiveram maior frequência de sítios com alta riqueza de espécies Caniformia e foram diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza do modelo nulo coesivo (Anexo 4).

Por sua vez, na respectiva área de distribuição de 103 espécies Caniformia, 31,07% das espécies tiveram maior frequência de sítios com baixa riqueza de espécies Feliformia e

foram diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza do modelo nulo coesivo (Anexo 5). Além disso, 6,80% das espécies Caniformia tiveram maior frequência de sítios com alta riqueza de espécies Feliformia e foram diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza do modelo nulo coesivo (Anexo 5).

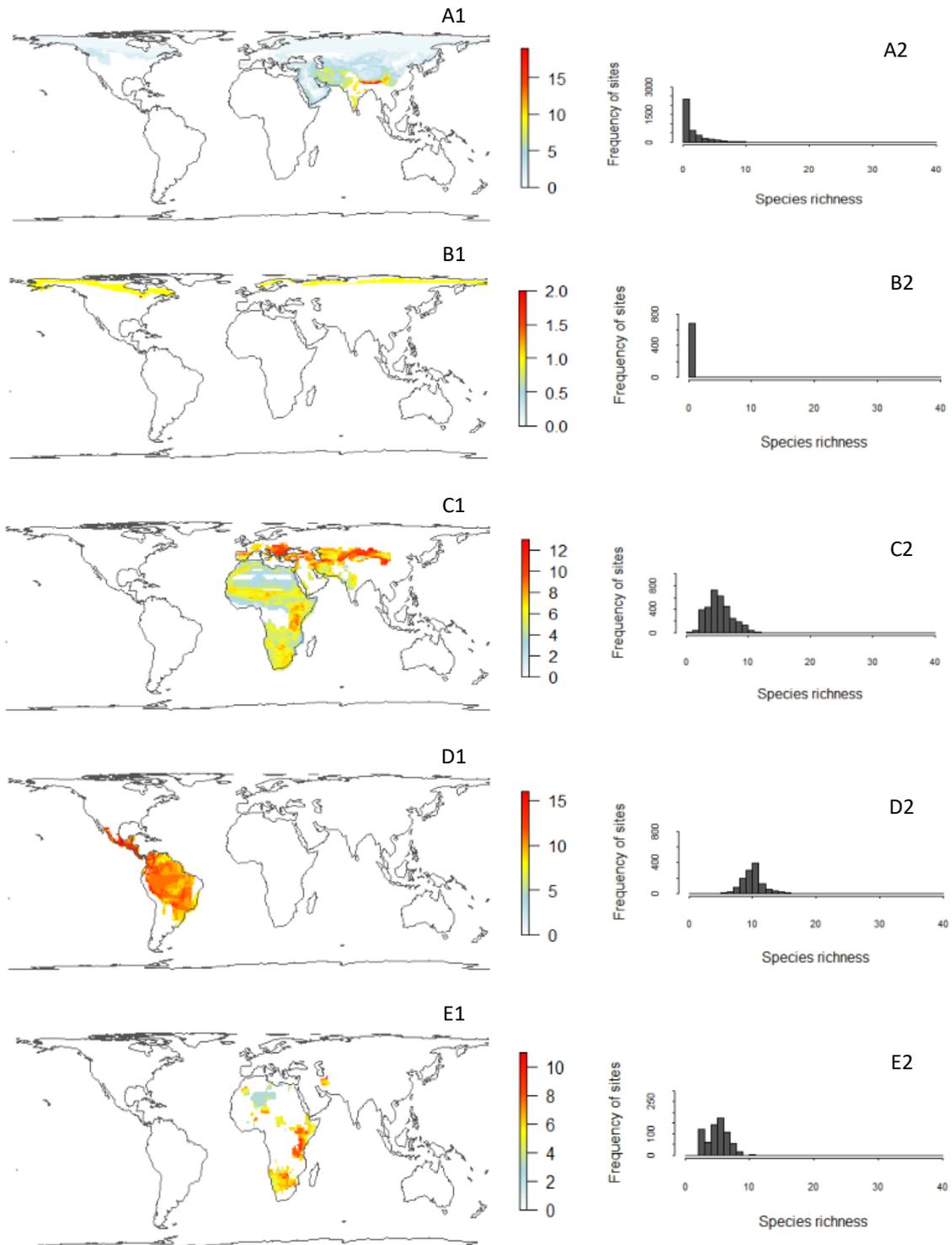


Figura 6. Riqueza de espécies Feliformia nos sítios dentro da área de distribuição da espécie focal de Caniformia e histograma com distribuição de frequência dessa riqueza para *Canis lupus* (lobo; A1, A2) e *Vulpes lagopus* (raposa-do-ártico; B1, B2). Riqueza de espécies Caniformia nos sítios dentro da área de distribuição da espécie focal de Feliformia e histograma com distribuição de frequência dessa riqueza para *Felis silvestris* (gato-selvagem; C1, C2), *Leopardus wiedii* (gato maracajá; D1, D2) e *Acinonyx jubatus* (chita; E1, E2). Resolução do mapa: 110 km x 110 km.

Discussão

Observamos uma co-distribuição positiva baixa para Carnivora, sendo maior ao padrão de co-distribuição gerado pelo modelo nulo com áreas de distribuição coesivas. Borregaard & Rahbek (2010) e Villalobos *et al.* (2013) também encontraram uma co-distribuição observada com predominância positiva para as aves de América do Sul e os morcegos Phyllostomidae, respectivamente, porém, a co-distribuição positiva observada desses taxa foi maior e teve uma estrutura diferente a respeito de Carnivora.

A maioria das espécies de Carnivora tiveram áreas de distribuição pequenas, sendo que as espécies ocorreram em 5.40% dos sítios como média a um nível global. Segundo Arita *et al.* (2008), quando o táxon possui maiormente áreas de distribuição restritas, essas espécies tenderiam a ter riqueza baixa, média ou intermédia dentro as áreas de distribuição delas, e as poucas espécies com áreas de distribuição grande desse táxon tenderiam a ter uma riqueza próxima a média proporcional de riqueza de todos os sítios nas áreas de distribuição delas. Nesse sentido, a co-distribuição observada de Carnivora seguiu esse padrão indicado por Arita *et al.* (2008). Concordando, esses autores observaram o padrão de co-distribuição mencionado nos mamíferos terrestres de América do Norte com 744 espécies maiormente restritas e uma tendência de correlação negativa entre os tamanhos das áreas de distribuição e a diversidade dentro as áreas de distribuição das espécies.

Neste estudo o modelo nulo com áreas de distribuição coesivas gerou um sistema quase sem associação entre espécies, comparado com a baixa associação positiva entre espécies do sistema empírico de Carnivora que foi diferente do modelo nulo coesivo. Segundo Arita *et al.* (2008) e Trejo & Arita (2013), os modelos nulos que simulassem distribuição independente de espécies, apresentariam ausência de associação entre elas. Ao contrário do determinado para Carnivora, Villalobos & Arita (2010) e Arita *et al.* (2012) obtiveram covariância positiva maior na co-distribuição do modelo nulo com áreas de distribuição coesivas. Além disso, segundo esses autores, a média dos valores de razão de variância dos

modelos nulos de co-distribuição positiva foi menor e maior do que a co-distribuição empírica dos morcegos Phyllostomidae e 212 espécies de mamíferos terrestres no México Central, respectivamente.

Encontramos que a co-diversidade dos sítios para Carnivora teve uma covariância positiva maior do padrão de co-diversidade do modelo nulo coesivo. Soberón & Ceballos (2011) também obtiveram um padrão semelhante de co-diversidade positiva empírica para Carnivora com uma covariância média maior comparado com Chiroptera, Rodentia e Artiodactyla a nível global. Além disso, concordou com o observado por Arita *et al.* (2008) nos mamíferos terrestres de América do Norte e a tendência do padrão de co-diversidade para táxons maiormente de áreas de distribuição restrita, a respeito dos sítios de maior riqueza tiverem em média espécies com pequenas áreas de distribuição e sítios de baixa riqueza tiverem em média espécies com variação no tamanho das áreas de distribuição.

Uma co-diversidade positiva também foi obtida para as aves de América do Sul e os morcegos Phyllostomidae (Borregaard & Rahbek 2010 e Villalobos *et al.* 2013). Embora no *range-diversity plot* a dispersão da nuvem de pontos ou a estrutura do padrão foi diferente para cada grupo, comparado com Carnivora, tendo duas aglomerações de pontos no caso das aves e uma maior dispersão de pontos para esses taxa do que Carnivora. Assim, Arita *et al.* (2008) mencionam que a distribuição e diversidade variam com a combinação de taxa e a escala consideradas. Portanto, diferentes processos provavelmente determinaram o padrão de co-diversidade para cada táxon.

O padrão de co-diversidade positiva gerado pelo modelo nulo de áreas de distribuição coesivas foi diferente ao padrão de co-diversidade positiva observado para Carnivora. Assim, a co-diversidade positiva empírica foi maior do que a simulada e no *range-diversity plot* por sítios a nuvem de pontos do modelo nulo foi mais agregada e não sobrepuos com a borda da nuvem de pontos observada. Então, o padrão observado de co-diversidade de Carnivora não foi gerado só pela sobreposição ao acaso de áreas de distribuição coesivas, ainda que, a coesão ao acaso possa gerar associação positiva entre os sítios, já que as áreas de distribuição de espécies estariam formadas por várias células próximas, a sobreposição ao acaso delas geraria sítios adjacentes semelhantes (Borregaard & Rahbek 2010).

Nesse sentido, Borregaard & Rahbek (2010) e Villalobos *et al.* (2013) também registraram um padrão de co-diversidade positivo observado para as aves de América do Sul e morcegos Phyllostomidae, respectivamente, diferente e maior ao padrão de co-diversidade positivo do modelo nulo de áreas de distribuição coesivas. Adicionalmente, Arita *et al.* (2012)

encontrou co-diversidade positiva observada para 212 espécies de mamíferos no México Central que foi diferente e menor do que a co-diversidade positiva gerada pelo modelo nulo de áreas de distribuição coesivas. Modelos neutros gerados por Trejo & Arita (2013), considerando diferentes níveis de especiação e dispersão, criaram sistemas com covariância próxima de zero e positiva entre espécies e sítios, respectivamente. Segundo Trejo & Arita (2013), a co-diversidade positiva dos modelos neutros simulados foi devido ao efeito dos processos estocásticos com valores intermédios de dispersão e especiação. Borregaard & Rahbek (2010) e Villalobos *et al.* (2013) mencionam que a tendência de associação positiva entre sítios ou a semelhança na composição de espécies nos sítios se deveria à desproporcionada contribuição de mais sítios na composição de espécies pelas áreas de distribuição grande de espécies e que essa co-diversidade positiva nula deve ser considerada ao testar processos causais desse padrão.

Os processos causais da co-distribuição e co-diversidade positivas observadas para Carnivora ainda não foram determinados e sugerimos que sejam estudados para compreender a geração e manutenção desses padrões na ordem. Processos históricos como conservação de nicho, história biogeográfica, história evolutiva de especiação e extinção, fatores climáticos, ambientais e interações bióticas provavelmente determinariam os padrões de co-distribuição e co-diversidade de Carnivora a grande escala (Davies *et al.* 2007, Field *et al.* 2009, Buckley *et al.* 2010, Diniz-Filho *et al.* 2010, Pedersen *et al.* 2014, Pires *et al.* 2017). Assim, embora não tenham sido avaliados os processos causais da co-diversidade de Carnivora, Soberón & Ceballos (2011) propuseram que a maior covariância média na co-diversidade de Carnivora a respeito de Rodentia, registrada por eles, provavelmente se deveria à maior capacidade de dispersão e áreas de distribuição maiores de Carnivora. Por outro lado, Borregaard & Rahbek (2010) mencionaram que processos históricos e ecológicos poderiam estruturar a co-diversidade de aves na América do Sul. Arita *et al.* (2008) sugeriram que a co-distribuição e co-diversidade dos mamíferos terrestres de América do Norte provavelmente foram determinados pelo efeito de Rapoport e o gradiente latitudinal. Além disso, Villalobos *et al.* (2013) avaliaram e determinaram que a coesão nas áreas de distribuição, clima, conservação de nicho e mais outros processos não considerados por eles, causariam a co-distribuição e co-diversidade positiva nos morcegos Phyllostomidae.

Considerando as famílias de Carnivora, encontramos co-distribuição positiva para Herpestidae e co-distribuição positiva baixa para Felidae e Viverridae. As espécies de Canidae, Ursidae e Mephitidae tiveram co-distribuição negativa e não teve associação nem segregação entre as espécies de Procyonidae e Mustelidae. Além disso, observamos co-

diversidade positiva para as oito famílias consideradas de Carnivora. No entanto, só Canidae e Ursidae tiveram co-distribuição e co-diversidade diferentes dos padrões gerados pelo modelo nulo coesivo, sugerindo que os padrões de Canidae e Ursidae seriam estruturados por processos ainda por determinar.

Segundo Villalobos & Arita (2010), o Campo de diversidade ou a riqueza de espécies nos sítios dentro da área de distribuição de uma espécie focal permite a análise da distribuição geográfica de populações de espécies e ajuda a compreender a estrutura interna das áreas de distribuição. Nesse sentido, observamos a nível global que Carnivora teve 15.95 espécies como média dentro das áreas de distribuição das espécies com 1 e 29.44 espécies como mínimo e máximo. Além disso, teve maior frequência de baixa riqueza de espécies Carnivora nos sítios do que a média. Nos morcegos Phyllostomidae, Villalobos & Arita (2010) encontraram 3.2 e 70.8 espécies como mínimo e máximo dentro da área de distribuição dessas espécies e ao contrário de Carnivora, os morcegos Phyllostomidae tiveram maior frequência de alta riqueza de espécies nos sítios do que a média.

Adicionalmente, segundo Villalobos & Arita (2010) o Campo de diversidade ajuda identificar padrões de distribuição e diversidade a nível espécie e de assembleia. Assim, Carnivora teve maior número de espécies com distribuição de frequência de riqueza de assimetria positiva do que negativa, sendo 13,30% e 3,67% as espécies que tiveram baixa e alta riqueza de espécies dentro as áreas de distribuição delas, respectivamente. Além disso, segundo esses autores o Campo de diversidade pode ser explicado por processos evolutivos, requerimentos ambientais semelhantes das espécies e interações bióticas.

Considerando o campo de diversidade cruzado, nossa previsão de encontrar menor riqueza de espécies do clado competidor na área de distribuição da espécie oposta foi cumprida, já que de 97 espécies de Feliformia houve mais espécies dessa subordem com maior frequência de sítios de baixa (8,6%) do que alta (2,15%) riqueza de espécies Caniformia dentro as áreas de distribuição. No caso de 103 espécies de Caniformia, determinamos que mais espécies tiveram maior frequência de sítios com baixa (31,07%) do que alta riqueza (6,80%) de espécies Feliformia dentro as áreas de distribuição. Assim, a menor co-ocorrência da espécie focal Caniformia com espécies Feliformia e vice-versa, encontrada, provavelmente se deva à competição e predação interespecífica entre as subordens Feliformia e Caniformia, embora, devem ser testados outros mecanismos causais na análise de Campo de diversidade dessas subordens. Nesse contexto, segundo Pedersen *et al.* (2014) a variação na riqueza de Caniformia foi melhor explicada pela riqueza de espécies de Feliformia junto aos fatores de precipitação média anual, temperatura estacional, elevação,

diversidade de habitat e índice de influência humana. Esses autores encontraram que o efeito da riqueza de Feliformia foi negativa na riqueza de espécies de Caniformia, já que a história biogeográfica diferente e competição entre essas subordens como a sobreposição da dieta, além de predação interespecífica, teria causado maior riqueza de espécies de Caniformia no trópico do Novo Mundo, diversificando mais no Novo Mundo pela ausência de competidores Feliformia, pois no Velho Mundo tiveram linhagens de Feliformia estabelecidas.

Referência

Arita, H. T., J. A. Christen, P. Rodríguez & J. Soberón. 2008. Species Diversity and Distribution in Presence–Absence Matrices: Mathematical Relationships and Biological Implications. *The American Naturalist* 172: 519-532.

Arita, H. T., A. Christen, P. Rodríguez & J. Soberón. 2012. The presence–absence matrix reloaded: the use and interpretation of range-diversity plots. *Global Ecology and Biogeography* 21:282-292.

Barycka, E. 2006. Evolution and systematics of the feliform Carnivora. *Mammalian Biology* 72: 257-282.

Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman & A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74: 143-175.

Borregaard, M. K., & C. Rahbek. 2010. Dispersion fields, diversity fields and null models: uniting range sizes and species richness. *Ecography* 33: 402-407.

Brown, J. H., G. C. Stevens & D. M. Kaufman. 1996. The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 597-623.

Brown, J. H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41: 8-22.

Buckley, L. B., T. J. Davies, D. D. Ackerly, N. J. B. Kraft, et al. 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 2131-2138.

- Davies, T. J., S. Meiri, T. G. Barraclough & J. L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters* 10: 146-152.
- Diniz-Filho, J. A. F. & N. M. Tôrres. 2002. 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., M. A. Rodríguez, L. M. Bini, M. A. Olalla-Tarraga, M. Cardillo, J. C. Nabout, J. Hortal & B. A. Hawkins. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography* 36: 2222-2236.
- Diniz-Filho, J. A. F., L. C. Terribile, M. J. Ribeiro da Cruz & L. C. G. Vieira. 2010. Hidden patterns of phylogenetic non-stationarity overwhelm comparative analyses of niche conservatism and divergence. *Global Ecology and Biogeography*.
- Donadio, E. & S. W. Buskirk. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist* 167: 524-536.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho & J. F. Guégan. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132-147.
- Gittleman, J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Gittleman, J. L. & A. Purvis. 1998. Body size and species-richness in carnivores and primates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 113-119.
- Gotelli, N. J., G. R. Graves & C. Rahbek. 2010. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *PNAS* 107: 5030-5035.
- IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1, <http://www.iucnredlist.org>.
- Jetz, W. & C. Rahbek. 2002. Geographic Range Size and Determinants of Avian Species Richness. *Science* 297: 1548-1551.
- Machac, A., J. Zrzavý & D. Storch. 2011. Range Size Heritability in Carnivora is Driven by Geographic Constraints. *The American Naturalist* 177: 767-779.

- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell & A. P. Allen. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- Nyakatura, K. & O. R. P. Bininda-Emonds. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10.
- Pedersen, R. Ø., B. Sandel & J. C. Svenning. 2014. Macroecological Evidence for Competitive Regional-Scale Interactions between the Two Major Clades of Mammal Carnivores (Feliformia and Caniformia). *Plos One* 9(6): e100553.
- Pires, M. M., D. Silvestro & T. B. Quental. 2017. Interactions within and between clades shaped the diversification of terrestrial carnivores. *Evolution* 71-7: 1855-1864.
- Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. F. L. V. B. Rangel & G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proc. R. Soc. B* 274: 165-174.
- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 63: 998-1005.
- Soberón, J. & G. Ceballos. 2011. Species Richness and Range Size of the Terrestrial Mammals of the World: Biological Signal within Mathematical Constraints. *PLoS ONE* 6: e19359.
- Trejo-Barocio, P. & H. T. Arita. 2013. The Co-Occurrence of Species and the Co-Diversity of Sites in Neutral Model of Biodiversity. *PLoS ONE* 8: e79918.
- Van Valkenburgh, B. 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Reviews earth Planet Sci.* 27: 463-93.
- Vilela, B., & F. Villalobos. 2015. letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Villalobos, F., & H. T. Arita. 2010. The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography* 19: 200-211.

Villalobos, F., A. Lira-Noriega, J. Soberón & H. T. Arita. 2013. Co-diversity and co-distribution in phyllostomid bats: Evaluating the relative roles of climate and niche conservatism. *Basic and Applied Ecology* 15: 85-91.

Villalobos, F., Carotenuto F., P. Raia & J. A. F. Diniz-Filho. 2016. Phylogenetic fields through time: temporal dynamics of geographical co-occurrence and phylogenetic structure within species ranges. *Phil.Trans. R. Soc. B* 371: 20150220.

Willig, M. R., D. M. Kaufman & R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 273-309.

Wisz, M. S, J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88: 15-30.

Conclusão geral

Concluimos que a substituição e diferença de riqueza de espécies de Feliformia e Caniformia seguem um padrão geográfico ademais de latitudinal, com o primeiro componente principalmente nas regiões montanhosas e rios, como, Andes, Himalaia, Monte de Camarões, Cordilheiras do Atlas, em torno do Tibet, rio do Congo e rio Nilo. Por sua vez, geralmente houve maior diferença de riqueza nas regiões temperadas e/ou áridas, como, Polo Ártico para Caniformia e Oriente Médio, Saara e Altiplano para ambas subordens. Devemos ressaltar que fatores históricos poderiam ser os principais determinantes dos padrões encontrados nas comunidades de Feliformia e Caniformia.

A maior substituição de espécies nas regiões montanhosas e rios para Feliformia e Caniformia sugere que os fatores de especiação alopátrica ou heterogeneidade de habitat poderiam gerar esse padrão. Além disso, a maior diferença de riqueza de espécies de Caniformia no Polo Ártico provavelmente teria sido originada pelas extinções e recolonizações seletivas das glaciações do Quaternário. Também, o gradiente de aumento de diferença de riqueza de espécies de Feliformia com a latitude no Hemisfério Sul, maior no Novo do que Velho Mundo, seguindo nossa previsão, sugere que a migração, diversificação e competição interespecífica, teriam causado maior perda de espécies de Feliformia por Caniformia na América do Sul do que na África.

Por outro lado, no estudo de Castro-Insua *et al.* (2016), sendo que a elevação e a temperatura máxima do mês mais quente tiveram, respectivamente, maior relação com substituição e diferença de riqueza dos mamíferos não voadores de América. A pouca tolerância ao frio de Feliformia e sua conservação de nicho filogenética tropical (Buckley *et al.* 2010), sugerem que fatores contemporâneos, adicionais aos históricos, como temperatura máxima ou temperatura média anual, possivelmente seriam preditores importantes da diversidade beta desse táxon. Assim, ressaltamos testar quais dos processos sugeridos explicam melhor a dissimilaridade de cada componente de diversidade beta de Caniformia e Feliformia a nível global como foco de próximos estudos para compreender a diferença na composição de espécies das comunidades de Carnivora e suas subordens.

A respeito dos padrões de co-distribuição de espécies e co-diversidade de sítios, observados a nível global para Carnivora, têm covariância positiva e são diferentes dos padrões gerados pelo modelo nulo coesivo. Para Canidae e Ursidae observamos co-distribuição negativa ou segregação espacial entre espécies e co-diversidade positiva entre sítios. Assim, esses padrões observados são estruturados por fatores adicionais à sobreposição ao acaso de áreas de distribuição coesivas. Possíveis mecanismos a serem testados na origem

dos padrões observados são a conservação e divergência de nicho, história biogeográfica, competição interespecífica, especiação, extinção e fatores ambientais contemporâneos. Adicionalmente, registramos que a maioria das espécies de Carnívora apresentam áreas de distribuição pequena, ocorrendo como média em 5,4% dos sítios a nível global.

No campo de diversidade a nível global de Carnívora registramos em média 15,95 espécies dentro as áreas de distribuição geográfica, tendo 1 e 29,44 espécies como mínimo e máximo, respectivamente. Para 218 espécies Carnívora, têm mais áreas de distribuição com pouca (13,3%) do que alta (3,67%) riqueza de espécies que são diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza obtidas pelo modelo nulo coesivo.

Considerando o campo de diversidade cruzado para 97 espécies Feliformia, têm mais áreas de distribuição possuindo pouca (8,6%) do que alta (2,15%) riqueza de espécies Caniformia, sendo diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza obtidas pelo modelo nulo coesivo. Paralelamente, para 103 espécies Caniformia, têm mais áreas de distribuição possuindo pouca (31,07%) do que alta (6,80%) riqueza de espécies Feliformia, também diferentes das assimetrias das distribuições de frequência de riqueza obtidas pelo modelo nulo coesivo. Concordando com nossa previsão, a menor co-ocorrência da espécie focal Caniformia com espécies Feliformia e vice-versa, encontrada, provavelmente se deve à competição e predação interespecífica entre as subordens Feliformia e Caniformia, embora, devem ser testados outros mecanismos causais na análise de Campo de diversidade dessas subordens.

Referência geral

- Arita, H. T., J. A. Christen, P. Rodríguez & J. Soberón. 2008. Species Diversity and Distribution in Presence–Absence Matrices: Mathematical Relationships and Biological Implications. *The American Naturalist* 172: 519-532.
- Barycka, E. 2006. Evolution and systematics of the feliform Carnivora. *Mammalian Biology* 72: 257-282.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143.
- Baselga, A., C. Gómez-Rodríguez & J. M. Lobo. 2012. Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PloS ONE* 7: e32341.
- Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman & A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74: 143-175.
- Borregaard, M. K., & C. Rahbek. 2010. Dispersion fields, diversity fields and null models: uniting range sizes and species richness. *Ecography* 33: 402-407.
- Buckley, L. B., T. J. Davies, D. D. Ackerly, N. J. B. Kraft, et al. 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277: 2131-2138.
- Castro-Insua, A., C. Gomez-Rodríguez & A. Baselga. 2016. Break the pattern: Breakpoints in beta diversity of vertebrates are general across clades and suggest common historical causes. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1279-1283.
- Davies, T. J., S. Meiri, T. G. Barraclough & J. L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters* 10: 146-152.
- Diniz-Filho, J. A. F., M. A. Rodríguez, L. M. Bini, M. A. Olalla-Tarraga, M. Cardillo, J. C. Nabout, J. Hortal & B. A. Hawkins. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography* 36: 2222-2236.

- Dobrovolski, R., A. S. Melo, F. A. S. Cassemiro & J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 21: 191-197.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho & J. F. Guégan. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132-147.
- Gittleman, J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Gittleman, J. L. & A. Purvis. 1998. Body size and species-richness in carnivores and primates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 113-119.
- Graves, G. R. & C. Rahbek. 2005. Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 7871-7876.
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
- Leprieur, F., P. A. Tedesco, B. Hugueny, O. Beauchard, H. H. Dürr, S. Brosse, & T. Oberdorff. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14: 325-334.
- Marshall, L. G. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. In *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht, p. 709-21. New York: Plenum
- Melo, A. S., T. F. L. V. B. Rangel & J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226-236.
- Nyakatura, K. & O. R. P. Bininda-Emonds. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10.
- Pedersen, R. Ø., B. Sandel & J. C. Svenning. 2014. Macroecological Evidence for Competitive Regional-Scale Interactions between the Two Major Clades of Mammal Carnivores (Feliformia and Caniformia). *Plos One* 9(6): e100553.

- Peixoto, F., F. Villalobos, A. S. Melo, J. Diniz-Filho, R. Loyola, T. F. Rangel & M. Cianciaruso. 2017. Geographical patterns of phylogenetic beta diversity components in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography* 1-11.
- Soininen, J., J. Heino & J. Wang. 2017. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 00:1-14.
- Soberón, J. & G. Ceballos. 2011. Species Richness and Range Size of the Terrestrial Mammals of the World: Biological Signal within Mathematical Constraints. *PLoS ONE* 6: e19359.
- Trejo-Barocio, P. & H. T. Arita. 2013. The Co-Occurrence of Species and the Co-Diversity of Sites in Neutral Model of Biodiversity. *PLoS ONE* 8: e79918.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Van Valkenburgh, B. 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Reviews earth Planet Sci.* 27: 463-93.
- Villalobos, F., & H. T. Arita. 2010. The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography* 19: 200-211.
- Villalobos, F., A. Lira-Noriega, J. Soberón & H. T. Arita. 2013. Co-diversity and co-distribution in phyllostomid bats: Evaluating the relative roles of climate and niche conservatism. *Basic and Applied Ecology* 15: 85-91.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. *Evolution* 58: 193-197.

Anexo 1. Funções para calcular dados de Campo de diversidade e Campo de Dispersão.

```
# Karem Olarte
# Capitulo II
# Funcoes Campo de Diversidade e Dispersao 10Dez2017
#####
###
#####
###

# Criando a matriz teste

#m <- 7
#n <- 10
#ma <- matrix(sample(0:1,n*m,replace=T),n,m)
#mat <- ma
#mat[,1] <- (1:10)
#mat[,2] <- (5:14)
#mat
#colnames(mat) <- c('lon','lat','sp1','sp2','sp3','sp4','sp5')
#rownames(mat) <- c('p1','p2','p3','p4','p5','p6','p7','p8','p9','p10')
#mat

# Matriz de Arita et al. (2012) para testar funcoes.

long <- c(3,5,6,7,8,8,8,2,2,5,5,6,9,8,9,2,2,2)
lat <- c(3,4,5,5,5,7,7,7,8,8,8,9,9,5,5,2,2,2)
sp1 <- c(1,1,0,1,1,1,1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp2 <- c(1,0,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,0)
sp3 <- c(1,1,1,0,1,0,0,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp4 <- c(1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1)
sp5 <- c(1,1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1)
sp6 <- c(1,1,1,1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp7 <- c(1,1,1,1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp8 <- c(1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp9 <- c(1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)
sp10 <- c(1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)

matzAr <- cbind(long,lat,sp1,sp2,sp3,sp4,sp5,sp6,sp7,sp8,sp9,sp10)
rownames(matzAr) <- c('p1','p2','p3','p4','p5','p6','p7',
'p8','p9','p10','p11','p12','p13','p14','p15','p16','p17',
'p18')

matzAr

## Obtendo campo de diversidade para cada especie
#Especies nas colunas e sitios nas linhas

f.CDiv <- function(mat)
{
  N <- nrow(mat) #N° sitios
  S <- ncol(mat[, -c(1,2)]) #N° especies
  Ncels <- N*S #N° celulas da grid
  sj <- rowSums(mat[, -c(1,2)]) #Riqueza para cada sitio
  ni <- colSums(mat[, -c(1,2)]) #Range size (occupancy) para cada especie
  nip <- round((ni/N),4) #Range size proporcional por especie
}
```

```

sjp <- round((sj/S),4)#Riqueza proporcional por sitio
fpro <- round(((sum(sj)/N)/S), 3) # N° total proporcional das especies
# que ocorrem

riqmat <- ifelse(mat[ ,-c(1,2)]==1, rowSums(mat[ ,-c(1,2)]), 0)
riqmatCoord <- cbind(mat[ ,c(1,2)],riqmat)

Di <- colSums(riqmat)#campo de diversidade para cada especie
med.si <- round(Di/ni,2) #Riqueza media do range por especie
med.siPro <- round(med.si/S,2) #Equivalente proporcional de med.si
result <- list(N, S, Ncels, ni, sj, Di,
              nip, sjp, med.si, med.siPro, fpro,
              riqmatCoord)
names(result) <- c("N° sitios (N)","N° especies (S)",
                  "N° celulas (Ncels)","Range size por especie (ni)",
                  "Riqueza por sitio (sj)","Campo Diversidade (Di)",
                  "Range size proporcional por especie (nip)",
                  "Riqueza proporcional por sitio (sjp)",
                  "Riqueza media no range por especie (med.si)",
                  "Equivalente proporcional de med.si (med.siPro)",
                  'N°total proporcional das especies que ocorrem
(fpro)',
                  'Matriz de riqueza (riqmatCoord)')

return(result)
}

mat <- PamCar
dim(mat)

DivCar <- f.CDiv(mat)

# O output desta funcao da varios valores, incluindo
# campo de diversidade e matriz de riquezas dentro do
# range por especie.

#####
###
#####
###

##Obtendo Campo Dispersao
##Especies nas linhas e sitios nas colunas

#Transpondo a matriz e tirando coordenadas

transmat <- t(matzAr[ ,-c(1,2)])

f.CDisp <- function(transmat)
{
  S <- nrow(transmat) #N° especies
  N <- ncol(transmat) #N° sitios
  Ncel <- N*S #N° celulas da grid
  sj <- colSums(transmat) #Riqueza por sitio
  ni <- rowSums(transmat) #Range size (occupancy) por especie
  nip <- round((ni/N),4) #Range size proporcional por especie
  sjp <- round((sj/S),4) #Riqueza proporcional por sitio

```

```

nismat <- ifelse(transmat==1, rowSums(transmat), 0)

Rj <- colSums(nismat)#campo de dispersao por sitio
med.ni <- round(Rj/sj,2) #Media do tamanho da area de distribuicao de
#especies por sitio
med.niPro <- round(med.ni/N,2) #Equivalente proporcional de med.ni

resultD <- list(N, S, Ncel, ni, sj, Rj,
               nip, sjp, med.ni, med.niPro, nismat)

names(resultD) <- c("N° sitios (N)", "N° especies (S)",
                  "N° celulas (Ncel)", "Range size por especie (ni)",
                  "Riqueza por sitio (sj)", "Campo Dispersão por
sitio (Rj)",
                  "Range size proporcional por especie (nip)",
                  "Riqueza proporcional por sitio (sjp)",
                  "Media do range size por sitio (med.ni)",
                  "Equivalente proporcional de med.ni (med.niPro)",
                  " matriz range size das especies por sitio
(nismat)")

  return(resultD)
}

campoDisp <- f.CDisp(transmat)

# O output desta funcao da varios valores, incluindo
# campo de dispersao e matriz de ranges size por sitio.

```

Anexo 2. Função para calcular dados de Campo de Diversidade Cruzado.

```
# Karem Olarte 28set2018
# Funcao Campo de Diversidade Cruzado entre Feliformia e
# Caniformia.

#####
# Funcao cDiv.Cruzado(df.fel, df.can)

# Dois data frames presença ausencia com spp nas colunas,
# sitios nas linhas e longitude latitude nas duas primeiras
# colunas.
# Os data frame devem ter o mesmo numero de colunas.
df.fel <-
dim(df.fel)# 11297 112
df.fel[1:5,1:7]
class(df.fel)

df.can <-
dim(df.can)#11297 114
df.can[1:5,1:7]
class(df.can)

cDiv.Cruzado <- function(df.fel, df.can){
# Tirando coordenadas e transpondo data frames

fespRow <- t(df.fel[,-c(1,2)])
canspRow <- t(df.can[,-c(1,2)])

# Repetindo identificadores para feliformia e caniformia
fe.nome <- rep('Fel', nrow(fespRow))
ca.nome <- rep('Can',nrow(canspRow))
dfFe <- as.data.frame.character(fe.nome)
dfCan <- as.data.frame.character(ca.nome)

# Add nome identificador de feliformia e caniformia para
# cada spp do respectivo data frame
Fel <- cbind(dfFe, fespRow)
Can <- cbind(dfCan, canspRow)

# Obtendo nro de linhas de Feliformia e Caniformia
n.linFe <- nrow(Fel)
n.linCan <- nrow(Can)

n.colFe <- ncol(Fel)
n.colcan <- ncol(Can)

# mudando lro nome da coluna para juntar data frames
# Feliformia e Caniformia

colnames(Fel)[1] <- 'subordem'
colnames(Can)[1] <- 'subordem'

colnames(Fel)[2:n.colFe] <- as.character(c(1:(n.colFe-1)))
colnames(Can)[2:n.colcan] <- as.character(c(1:(n.colcan-1)))

dfCaFe <- rbind(Fel, Can)

# riqmat <- ifelse(mat[,-c(1,2)]==1, rowSums
```

```

#(mat[ , -c(1,2)], 0)
#riqmatCoord <- cbind(mat[ , c(1,2)], riqmat)

# Criando vetores de riqueza para Caniformia e Feliformia
vetriqfe <- numeric((ncol(dfCaFe))-1)
vetriqca <- numeric((ncol(dfCaFe))-1)

ncolu <- ncol(dfCaFe)

# Criando data frame com zeros para preencher com dados de riqueza
# de Feliformia e Caniformia.
maRiqCruz <- matrix(0, nrow(dfCaFe), ncolu-1)

dfRiqCruz <- as.data.frame(maRiqCruz)

for (i in 1:((ncol(dfCaFe))-1)) {

  feT <- dfCaFe[,1] == 'Fel' & dfCaFe[,i+1] == 1
  riqfe <- sum(feT)
  vetriqfe[i] <- riqfe
  postFe <- which(feT==T) #Posicoes das spp Feliformia

  caT <- dfCaFe[,1] == 'Can' & dfCaFe[,i+1] == 1
  riqca <- sum(caT)
  vetriqca[i] <- riqca
  postCan <- which(caT==T) #Posicoes das spp Caniformia

# Obtendo data frame de riqueza cruzada para Caniformia e Feliformia
dfRiqCruz[postCan,i] <- vetriqfe[i]

dfRiqCruz[postFe,i] <- vetriqca[i]

}

# Separando data frames Feliformia de Caniformia
riq.Crufel <- dfRiqCruz[1:n.linFe,]
riq.Crucan <- dfRiqCruz[(n.linFe+1):(nrow(dfRiqCruz)),]

# Transpondo, colocando coordenadas e nomes nas colunas e linhas
riq.CrufelT <- t(riq.Crufel)
riq.CrucanT <- t(riq.Crucan)

# Adding nomes e coordenadas na data frame cruzada de Feliformia
rownames(riq.CrufelT) <- rownames(df.fel)
colnames(riq.CrufelT) <- colnames(df.fel[-c(1,2)])
riqCrFe <- cbind(df.fel[,c(1,2)],riq.CrufelT)

# Adding nomes e coordenadas na data frame cruzada de Caniformia
rownames(riq.CrucanT) <- rownames(df.can)
colnames(riq.CrucanT) <- colnames(df.can[-c(1,2)])
riqCrCan <- cbind(df.can[,c(1,2)],riq.CrucanT)

# Obtendo campo de diversidade Cruzado por especie para
# Feliformia e Caniformia
Cdivfe <- colSums(riqCrFe[, -c(1,2)])
Cdivcan <- colSums(riqCrCan[, -c(1,2)])

# Range size por especie para Feliformia e Caniformia
df0lfe <- ifelse(riqCrFe[, -c(1,2)]!=0,1,0)
niraSize.fe <- colSums(df0lfe)

df0lca <- ifelse(riqCrCan[, -c(1,2)]!=0,1,0)
niraSize.ca <- colSums(df0lca)

```

```

# Calculando media do Campo de Diversidade Cruzado por especie
# para Caniformia e Feliformia
  simedCdiv.fe <- round((Cdivfe/niraSize.fe),2)

  simedCdiv.ca <- round((Cdivcan/niraSize.ca),2)

# Fazendo lista de resultados
ResCru <- list(riqCrFe, riqCrCan, Cdivfe, Cdivcan, niraSize.fe,
niraSize.ca, simedCdiv.fe, simedCdiv.ca)

names(ResCru) <- c('Riqueza Cruzada.fe','Riqueza Cruzada.can',
'Di Campo DivCru.fe', 'Di Campo DivCru.can', 'ni Range Size.fe',
'ni Range Size.can','med.si Media Campo DivCru.fe',
'med.si Media Campo DivCru.can')

return(ResCru)
}

CdivCr.fecan <- cDiv.Cruzado(df.fel, df.can)

```

Anexo 3. Campo de diversidade de 218 espécies de Carnívora. Tamanho da área de distribuição, média, variância, assimetria (g1, Skewness) e excesso de Curtose da riqueza na área de distribuição das 218 respectivas espécies de Carnívora. Intervalo de confiança (IC) ao 95% da assimetria (g1, Skewness) de frequência de riqueza da respectiva espécie, gerado por 1000 repetições do modelo nulo coesivo (1 = assimetria observada incluída no IC 95%, 0 = assimetria observada não incluída no IC 95%).

Espécies de Carnívora	Tamanho Área Distribuição	Média	Variância	Assimetria	Excesso Curtose	IC 95%
Acinonyx.jubatus	680	17.943	58.408	-0.311	-1.179	1
Ailuropoda.melanoleuca	21	23.619	14.748	-0.045	-1.506	1
Ailurus.fulgens	61	25.934	22.529	-0.099	-0.5	1
Aonyx.congicus	281	17.804	9.472	0.794	0.343	1
Arctictis.binturong	218	21.94	25.236	-0.004	0.074	1
Arctogalidia.trivirgata	199	21.824	19.358	-0.444	0.661	1
Arctonyx.albogularis	391	14.934	42.534	0.971	0.524	1
Arctonyx.collaris	183	20.754	21.175	-0.322	-0.606	1
Atelocynus.microtis	277	17.155	1.342	2.735	11.679	0
Atilax.paludinosus	1308	19.817	15.271	0.534	-0.04	1
Bassaricyon.alleni	429	16.984	2.381	-0.148	8.311	1
Bassaricyon.gabbii	29	17.172	4.791	-0.252	-1.636	1
Bassaricyon.medius	42	15.762	8.283	-0.061	-0.464	1
Bassaricyon.neblina	25	18.56	7.673	0.362	-0.823	1
Bassariscus.astutus	417	13.398	8.317	0.405	-0.068	1
Bassariscus.sumichrasti	84	17.69	3.783	0.065	-1.004	1
Bdeogale.crassicauda	191	23.45	14.786	0.186	-0.938	1
Bdeogale.jacksoni	16	29.438	4.129	-1.01	0.749	1
Bdeogale.nigripes	213	17.854	10.059	0.533	-0.194	1
Bdeogale.omnivora	10	24.5	2.944	0	-1.747	1
Canis.adustus	1025	20.785	14.005	0.513	-0.178	1
Canis.aureus	2653	12.482	36.444	0.855	0.15	0
Canis.latrans	1620	11.86	7.675	0.68	0.484	1
Canis.lupus	4736	10.556	11.093	1.763	7.926	0
Canis.mesomelas	628	21.237	20.577	-0.076	-0.247	1
Canis.simensis	8	22	3.429	0.354	-1.596	1
Caracal.aurata	422	18.104	11.794	1.279	2.533	0
Caracal.caracal	1812	16.774	32.924	0.155	-0.833	1
Catopuma.badia	47	7.915	0.645	0.148	-0.24	1
Catopuma.temminckii	220	21.195	40.952	-0.448	-0.285	1
Cerdocyon.thous	842	15.287	6.626	-0.516	0.611	1
Chrotogale.owstoni	43	20.744	11.671	-0.116	-0.283	1
Chrysocyon.brachyurus	445	15.515	6.061	-0.574	0.043	1
Civettictis.civetta	1374	19.764	16.866	0.329	-0.197	1
Conepatus.chinga	485	11.2	18.239	0.129	-0.792	1
Conepatus.humboldtii	84	7.512	2.542	0.287	-0.4	1
Conepatus.leuconotus	267	15.112	7.258	0.261	-0.385	1
Conepatus.semistriatus	277	14.776	11.421	-0.196	0.09	1
Crocuta.crocuta	1348	19.984	16.532	0.187	-0.003	1
Crossarchus.alexandri	140	18.707	12.554	0.908	0.141	1
Crossarchus.ansorgei	70	16.843	3.96	0.54	-0.67	1
Crossarchus.obscurus	63	16.492	5.093	0.101	-0.598	1

Crossarchus.platycephalus	63	14.444	2.896	-0.409	2.22	1
Cuon.alpinus	484	17.8	43.146	0.1	-0.416	1
Cynictis.penicillata	229	20.205	13.664	0.571	-0.399	1
Cynogale.bennettii	178	9.5	35.517	1.427	0.93	0
Diplogale.hosei	22	8.5	0.357	0.639	-0.728	1
Dologale.dybowski	57	22.737	6.376	0.227	-0.825	1
Eira.barbara	1267	16.199	4.025	-0.637	3.403	1
Felis.bieti	73	12.411	9.468	-0.025	-1.268	1
Felis.chaus	854	15.338	28.813	1.118	0.953	0
Felis.margarita	463	9.698	8.207	0.937	0.822	1
Felis.nigripes	189	20.608	13.261	0.55	-0.482	1
Felis.silvestris	3298	14.159	37.104	0.379	-0.664	1
Galictis.cuja	720	12.711	15.711	-0.363	-0.721	1
Galictis.vittata	955	16.217	4.254	-0.482	1.585	1
Genetta.abysinica	62	19.597	6.179	-0.343	-0.392	1
Genetta.angolensis	172	22.814	11.684	0.517	-0.736	1
Genetta.bourloni	23	16.913	5.174	-0.407	-1.073	1
Genetta.cristata	16	13.5	6.133	-0.222	-1.397	1
Genetta.genetta	1380	17.433	35.368	0.019	-0.856	1
Genetta.johnstoni	43	16.465	6.398	-0.085	-1.247	1
Genetta.maculata	1169	20.482	14.914	0.32	-0.031	1
Genetta.pardina	152	17.276	4.638	-0.143	-0.099	1
Genetta.piscivora	34	20.235	7.943	0.981	-0.303	1
Genetta.poensis	24	17	6.435	0.444	-1.052	1
Genetta.servalina	312	19.122	19.709	0.919	0.105	1
Genetta.thierryi	257	17.942	5.625	0.116	-0.078	1
Genetta.tigrina	35	17.514	4.787	-0.125	-0.688	1
Genetta.victoriae	69	20.014	9.162	0.836	-0.2	1
Gulo.gulo	2318	9.881	6.312	0.319	0.017	1
Helarctos.malayanus	323	15.285	69.217	0.045	-1.482	1
Helogale.hirtula	99	20.96	12.611	0.531	-0.561	1
Helogale.parvula	690	21.878	14.981	0.031	-0.085	1
Hemigalus.derbyanus	34	20.471	14.075	-0.181	-1.575	1
Herpailurus.yagouaroundi	1424	15.578	6.868	-0.807	1.079	0
Herpestes.auropunctatus	336	15.571	25.47	1.429	2.009	0
Herpestes.brachyurus	17	21.412	13.382	-0.707	-1.196	1
Herpestes.edwardsii	448	13.891	19.968	1.499	4.634	0
Herpestes.flavescens	35	21.2	8.459	-0.395	0.297	1
Herpestes.fuscus	10	18.1	1.211	-0.171	-0.596	1
Herpestes.ichneumon	1459	17.984	31.267	-0.241	-0.398	1
Herpestes.javanicus	158	19.443	23.815	-0.776	0.119	1
Herpestes.naso	268	17.563	9.468	0.613	0.317	1
Herpestes.ochraceus	61	17	5.567	-0.404	-0.843	1
Herpestes.pulverulentus	86	17.57	4.554	-0.135	-0.333	1
Herpestes.sanguineus	1538	19.622	15.846	0.341	0.079	1
Herpestes.smithii	188	15.17	4.516	-0.647	0.251	1
Herpestes.urva	426	18.622	35.219	0.283	-0.424	1
Herpestes.vitticollis	29	17.172	1.719	0.152	-0.789	1
Hyaena.hyaena	2208	12.353	36.749	0.879	0.122	0
Hydrictis.maculicollis	968	20.081	16.047	0.42	-0.135	1
Ichneumia.albicauda	1367	19.097	24.517	-0.209	-0.131	1
Ictonyx.libycus	548	11.555	19.173	0.702	-0.476	1
Ictonyx.striatus	1409	19.375	21.048	-0.046	-0.126	1
Leopardus.colocolo	536	11.929	26.002	0.185	-1.293	1
Leopardus.geoffroyi	360	10.344	13.708	0.528	-0.444	1
Leopardus.guigna	43	6.558	3.967	-0.384	-1.103	1

<i>Leopardus.guttulus</i>	219	15.991	2.844	0.437	-0.486	1
<i>Leopardus.jacobita</i>	85	9.376	16.571	1.142	0.571	1
<i>Leopardus.pardalis</i>	1378	15.755	6.799	-1.268	3.251	0
<i>Leopardus.tigrinus</i>	879	16.065	4.503	-0.687	1.872	1
<i>Leopardus.wiedii</i>	1219	16.345	3.1	-0.14	1.568	1
<i>Leptailurus.serval</i>	1208	20.606	13.321	0.496	0.028	1
<i>Liberiictis.kuhni</i>	11	17.727	2.618	0.143	-1.747	1
<i>Lontra.longicaudis</i>	1399	15.707	6.28	-0.902	2.072	0
<i>Lycaon.pictus</i>	273	23.275	23.921	-1.159	1.871	0
<i>Lyncodon.patagonicus</i>	145	8.931	2.676	0.687	1.257	1
<i>Lynx.canadensis</i>	826	10.881	6.91	-0.901	3.532	0
<i>Lynx.lynx</i>	2281	10.95	11.041	2.22	9.636	0
<i>Lynx.pardinus</i>	4	8.5	0.333	0	-2.438	1
<i>Lynx.rufus</i>	977	11.922	8.195	0.075	0.709	1
<i>Martes.americana</i>	813	11.755	4.759	0.344	-0.701	1
<i>Martes.flavigula</i>	619	17.808	31.638	0.487	-0.249	1
<i>Martes.foina</i>	1334	11.957	21.776	1.859	4.678	0
<i>Martes.gwatkinsii</i>	12	17.583	2.083	-0.152	-1.087	1
<i>Martes.martes</i>	1017	9.922	3.544	0.149	1.511	1
<i>Martes.pennanti</i>	432	12.516	4.292	-0.249	0.088	1
<i>Martes.zibellina</i>	1021	10.038	7.482	-0.352	1.68	1
<i>Meles.leucurus</i>	1604	11.835	10.134	1.6	5.87	0
<i>Meles.meles</i>	983	9.9	5.721	0.696	1.198	1
<i>Mellivora.capensis</i>	2735	15.823	34.561	0.041	-0.67	1
<i>Melogale.moschata</i>	304	18.164	37.577	0.58	-0.57	1
<i>Melogale.orientalis</i>	3	3.333	1.333	-0.385	-2.333	1
<i>Melogale.personata</i>	222	21.068	31.71	-0.085	0.011	1
<i>Melursus.ursinus</i>	218	17.482	28.841	1.125	1.009	0
<i>Mephitis.macroura</i>	198	15.955	5.962	0.333	-0.565	1
<i>Mephitis.mephitis</i>	1143	11.788	5.654	-0.005	-0.674	1
<i>Mungos.gambianus</i>	172	17.465	6.531	-0.268	-0.093	1
<i>Mungos.mungo</i>	1012	21.026	13.851	0.356	-0.058	1
<i>Mustela.africana</i>	481	16.676	1.382	1.661	7.768	0
<i>Mustela.altaica</i>	626	14.406	19.938	1.959	4.959	0
<i>Mustela.erminea</i>	3733	10.212	6.571	0.229	0.29	1
<i>Mustela.eversmanii</i>	1363	11.649	9.567	1.824	7.255	0
<i>Mustela.felipei</i>	17	19.647	5.993	0.434	-1.252	1
<i>Mustela.frenata</i>	1243	13.294	11.291	0.222	-0.571	1
<i>Mustela.kathiah</i>	328	19.409	34.297	0.418	-0.677	1
<i>Mustela.lutreola</i>	100	10.53	1.423	-0.212	-0.217	1
<i>Mustela.nivalis</i>	4161	9.965	6.256	0.12	0.502	1
<i>Mustela.nudipes</i>	28	20.286	12.952	-0.169	-1.528	1
<i>Mustela.putorius</i>	628	9.207	3.807	-0.798	1.557	0
<i>Mustela.russelliana</i>	9	24	22.75	-0.313	-1.845	1
<i>Mustela.sibirica</i>	1269	12.911	20.141	1.806	4.49	0
<i>Mustela.strigidorsa</i>	167	22.545	25.262	0.096	-0.358	1
<i>Mustela.subpalmata</i>	11	10	2.8	-0.116	-0.866	1
<i>Nandinia.binotata</i>	597	19.464	19.575	0.684	-0.093	1
<i>Nasua.narica</i>	337	15.499	8.763	-0.428	1.239	1
<i>Nasua.nasua</i>	965	16.31	2.571	-0.197	1.985	1
<i>Nasuella.meridensis</i>	6	18.333	1.867	-0.494	-1.193	1
<i>Nasuella.olivacea</i>	50	17.94	7.078	0.089	-0.289	1
<i>Neofelis.diardi</i>	109	7.624	1.311	-0.486	-0.506	1
<i>Neofelis.nebulosa</i>	302	20.43	31.881	0.226	-0.797	1
<i>Neovison.vison</i>	1394	10.989	4.97	0.397	-0.194	1
<i>Nyctereutes.procyonoides</i>	582	13.51	17.731	1.346	2.476	0

Otocolobus.manul	597	13.384	10.797	1.812	5.932	0
Otocyon.megalotis	494	22.012	18.779	0.068	-0.869	1
Paguma.larvata	620	16.997	42.633	0.208	-0.576	1
Panthera.leo	373	23.37	12.648	0.057	-0.176	1
Panthera.onca	1077	16.427	3.803	-1.028	8.162	0
Panthera.pardus	1548	19.186	27.687	-0.068	0.163	1
Panthera.tigris	264	17.852	43.784	0.271	-0.389	1
Panthera.uncia	453	14.358	28.093	1.579	2.943	0
Paracynictis.selousi	195	23.205	6.36	0.318	-0.685	1
Paradoxurus.hermaphroditus	858	13.538	60.578	0.062	-0.686	1
Paradoxurus.jerdoni	23	17.13	1.755	0.109	-0.685	1
Paradoxurus.zeylonensis	8	7.875	2.411	-0.423	-2.03	1
Parahyaena.brunnea	238	21.055	16.584	-0.426	1.053	1
Pardofelis.marmorata	262	18.053	69.016	-0.148	-1.338	1
Poecilogale.albinucha	548	21.58	13.962	0.569	-0.295	1
Poiana.leightoni	12	17.417	2.992	0.273	-1.585	1
Poiana.richardsonii	202	17.079	9.178	1.237	1.449	0
Potos.flavus	1178	16.175	4.568	-0.567	1.714	1
Prionailurus.bengalensis	863	16.275	34.819	0.364	0.248	1
Prionailurus.planiceps	99	9.97	31.866	1.824	1.797	0
Prionailurus.rubiginosus	252	15.056	11.144	0.317	2.239	1
Prionailurus.viverrinus	81	18.654	64.654	0.311	-1.039	1
Prionodon.linsang	43	21.023	15.023	-0.393	-1.386	1
Prionodon.pardicolor	260	20.935	27.814	0.411	-0.587	1
Procyon.cancrivorus	1191	15.72	5.045	-0.624	0.913	1
Procyon.lotor	1200	12.383	8.922	0.335	-0.076	1
Proteles.cristata	609	21.115	20.806	-0.072	-0.405	1
Pseudalopex.culpaes	298	9.138	24.193	0.885	0.308	1
Pseudalopex.griseus	197	8.355	9.485	0.487	0.562	1
Pseudalopex.gymnocercus	286	11.906	14.984	-0.007	-0.727	1
Pseudalopex.sechurae	24	7.375	6.592	0.426	-0.923	1
Pseudalopex.vetulus	178	16.893	2.582	-0.534	0.222	1
Pteronura.brasiliensis	607	16.893	1.974	0.971	4.058	0
Puma.concolor	2166	14.13	13.167	-0.896	0.534	0
Rhynchogale.melleri	219	22.689	10.49	0.549	-0.482	1
Speothos.venaticus	1066	16.195	3.361	-0.256	1.714	1
Spilogale.angustifrons	102	17.353	5.003	-0.105	-0.877	1
Spilogale.gracilis	387	13.344	4.946	0.001	0.519	1
Spilogale.putorius	311	10.55	3.564	0.886	0.57	1
Spilogale.pygmaea	26	17.885	2.266	0.323	-0.89	1
Suricata.suricata	182	18.951	9.539	-0.2	1.293	1
Taxidea.taxus	840	12.737	6.068	0.434	0.393	1
Tremarctos.ornatus	118	16.669	12.223	-0.651	0.414	1
Urocyon.cinereoargenteus	942	12.76	10.78	0.301	-0.68	1
Ursus.americanus	1102	11.712	5.613	0.217	-0.278	1
Ursus.arctos	2916	10.773	11.444	1.916	8.82	0
Ursus.thibetanus	546	17.372	48.575	-0.305	0.212	1
Viverra.megaspila	122	20.516	22.037	-0.422	-0.05	1
Viverra.tangalunga	21	19.095	44.09	-1.355	1.087	1
Viverra.zibetha	317	20.946	30.684	-0.183	-0.055	1
Viverricula.indica	794	16.952	29.052	0.717	0.172	1
Vormela.peregrina	856	11.527	7.616	0.525	1.391	1
Vulpes.bengalensis	309	14.99	15.646	1.878	5.643	0
Vulpes.cana	362	11.47	7.269	0.491	0.011	1
Vulpes.chama	212	19.693	10.669	0.696	0.298	1
Vulpes.corsac	875	11.259	6.76	0.193	-0.137	1

Vulpes.ferrilata	224	14.379	44.532	1.219	0.906	0
Vulpes.lagopus	1170	7.444	10.805	-0.699	-0.364	1
Vulpes.macrotis	197	12.888	5.426	-0.225	0.001	1
Vulpes.pallida	407	14.084	19.766	0.162	-1.023	1
Vulpes.rueppellii	1198	8.256	9.935	1.364	2.421	0
Vulpes.velox	74	12.649	3.053	0.477	-0.955	1
Vulpes.vulpes	4471	10.664	15.119	1.792	6.325	0
Vulpes.zerda	786	7.667	8.059	1.497	3	0

Anexo 4. Campo de diversidade cruzado de 97 espécies Feliformia. Tamanho da área de distribuição de espécies Feliformia. Média, variância, assimetria (g1, Skewness) e excesso de Curtose da riqueza observada de espécies Caniformia na respectiva área de distribuição de 97 espécies de Feliformia. Intervalo de confiança (IC) ao 95% da assimetria (g1, Skewness) de frequência de riqueza de espécies Caniformia na respectiva área de distribuição de 97 espécies Feliformia, gerado por 1000 repetições do modelo nulo coesivo (1 = assimetria observada incluída no IC 95%, 0 = assimetria observada não incluída no IC 95%).

Espécies Feliformia	Tamanho Área Distribuição	Média	Variância	Assimetria	Excesso Curtose	IC 95%
Arctictis.binturong	218	8.243	13.033	0.265	-0.253	1
Arctogalidia.trivirgata	199	7.945	11.143	0.084	-0.236	1
Atilax.paludinosus	1308	4.962	2.849	0.045	-0.718	1
Bdeogale.crassicauda	191	5.524	3.114	0.276	-0.953	1
Bdeogale.nigripes	213	3.521	1.015	1.582	1.834	0
Caracal.aurata	422	3.815	2.303	0.96	0.74	1
Caracal.caracal	1812	5.63	2.07	0.285	0.438	1
Catopuma.temminckii	220	9.264	18.606	0.161	-0.507	1
Civettictis.civetta	1374	5.004	2.771	-0.009	-0.673	1
Crocuta.crocuta	1348	5.345	2.159	-0.19	-0.055	1
Crossarchus.alexandri	140	3.971	1.884	1.161	0.446	1
Crossarchus.ansorgei	70	3.657	0.779	0.709	-1.355	1
Crossarchus.obscurus	63	2.111	0.358	0.407	0.818	1
Cynictis.penicillata	229	6.061	0.768	-0.001	-0.394	1
Cynogale.bennettii	176	1.773	1.342	1.959	4.335	0
Dologale.dybowski	57	4.93	3.602	0.13	-1.645	1
Felis.bieti	73	8.616	3.49	-0.01	-0.981	1
Felis.chaus	854	7.141	8.053	1.185	1.998	0
Felis.margarita	463	5.538	2.92	0.521	0.396	1
Felis.nigripes	189	6.206	0.643	0.169	-0.544	1
Felis.silvestris	3284	5.791	4.087	0.506	-0.021	1
Genetta.abyssinica	62	5.694	0.905	-0.047	-0.589	1
Genetta.angolensis	172	5.744	1.618	0.484	0.023	1
Genetta.cristata	16	2.375	0.25	0.469	-1.887	1
Genetta.genetta	1380	5.597	1.806	-0.134	-0.243	1
Genetta.maculata	1169	5.121	2.515	0.102	-0.594	1
Genetta.pardina	152	3.355	2.509	0.88	-0.038	1
Genetta.piscivora	34	3.794	1.865	1.47	0.72	1
Genetta.poensis	24	2.292	1.694	1.064	-0.165	1
Genetta.servalina	312	4.279	2.748	1.064	0.051	1
Genetta.thierryi	257	3.852	2.767	0.599	-0.557	1
Genetta.tigrina	35	5.971	0.911	-0.734	-0.373	1
Genetta.victoriae	69	3.855	1.89	1.16	0.043	1
Helogale.parvula	690	5.661	1.899	0.211	-0.259	1
Herpailurus.yagouaroundi	1424	10.008	4.263	-0.281	1.201	1
Herpestes.auropunctatus	336	6.857	6.768	1.339	1.976	0
Herpestes.brachyurus	17	3.235	0.441	-0.242	-0.964	1
Herpestes.edwardsii	448	5.737	4.776	1.946	6.898	0

Herpestes.fuscus	10	5.8	0.4	0.095	-0.93	1
Herpestes.ichneumon	1459	5.021	2.872	0.085	-0.578	1
Herpestes.javanicus	157	6.318	7.449	-0.247	-1.065	1
Herpestes.naso	268	3.888	1.441	0.785	-0.552	1
Herpestes.ochraceus	61	4.836	0.639	-0.862	1.498	1
Herpestes.pulverulentus	86	6.012	0.647	-0.289	-0.79	1
Herpestes.sanguineus	1538	5.151	2.425	-0.149	-0.357	1
Herpestes.smithii	188	5.42	0.972	-0.378	-0.372	1
Herpestes.urva	424	8.347	10.53	0.609	0.899	1
Herpestes.vitticollis	29	5.448	0.756	-0.004	-0.801	1
Hyaena.hyaena	2208	5.357	3.051	0.852	1.865	1
Ichneumia.albicauda	1367	5.273	2.292	-0.183	-0.176	1
Leopardus.colocolo	536	7.088	12.349	0.282	-0.873	1
Leopardus.geoffroyi	360	6.156	5.341	0.216	-0.913	1
Leopardus.guigna	43	3.651	2.233	-0.328	-0.927	1
Leopardus.guttulus	219	9.872	1.25	0.016	-0.299	1
Leopardus.jacobita	85	4.788	7.621	1.174	1.099	1
Leopardus.pardalis	1378	10.075	4.729	-0.786	2.678	0
Leopardus.tigrinus	879	10.139	2.869	-0.34	2.803	1
Leopardus.wiedii	1219	10.518	2.577	0.288	1.469	1
Leptailurus.serval	1208	5.305	2.384	-0.139	-0.275	1
Lynx.canadensis	804	9.872	3.093	0.262	-0.529	1
Lynx.lynx	2280	8.9	4.046	0.396	1.694	1
Lynx.pardinus	4	5.5	0.333	0	-2.438	1
Lynx.rufus	971	10.159	4.536	0.001	-0.721	1
Mungos.mungo	1012	5.285	2.142	0.128	-0.328	1
Neofelis.diardi	109	1.339	0.226	0.669	-1.567	1
Neofelis.nebulosa	302	9.639	11.421	0.609	0.047	1
Otocolobus.manul	597	9.521	5.471	0.291	0.757	1
Paguma.larvata	618	8.089	15.9	0.007	-0.145	1
Panthera.leo	373	5.971	2.292	-0.163	-0.473	1
Panthera.onca	1075	10.506	2.854	0.289	1.679	1
Panthera.pardus	1539	6.14	6.824	1.317	2.732	0
Panthera.tigris	264	7.33	16.556	0.395	-0.826	1
Panthera.uncia	453	9.788	7.322	0.52	0.64	1
Paracynictis.selousi	195	5.723	1.067	0.177	-0.515	1
Paradoxurus.hermaphroditus	748	5.723	12.532	0.582	0.05	1
Paradoxurus.jerdoni	23	5.261	0.656	0.024	-0.809	1
Paradoxurus.zeylonensis	8	1.625	0.268	-0.423	-2.03	1
Parahyaena.brunnea	238	6.046	0.939	-0.452	0.71	1
Pardofelis.marmorata	262	6.42	20.919	0.335	-0.983	1
Poiana.richardsonii	202	3.658	1.102	1.507	1.618	1
Prionailurus.bengalensis	844	8.56	10.738	0.383	0.013	1
Prionailurus.planiceps	99	1.687	0.809	1.229	0.646	1
Prionailurus.rubiginosus	252	5.548	3.579	1.452	5.791	0
Prionailurus.viverrinus	81	7.173	20.82	0.63	-0.79	1
Prionodon.pardicolor	260	9.992	8.934	0.706	0.302	1
Proteles.cristata	609	5.956	1.658	-0.061	-0.096	1
Puma.concolor	2164	9.585	8.083	-0.865	0.67	0
Suricata.suricata	182	5.885	0.777	-0.45	0.588	1
Viverra.megaspila	122	6.787	7.442	0.118	0.063	1
Viverra.tangalunga	19	3.158	0.474	-0.18	-1.026	1
Viverra.zibetha	316	8.335	15.005	0.3	-0.504	1
Viverricula.indica	792	7.431	10.921	0.978	0.871	0

Anexo 5. Campo de diversidade cruzado de 104 espécies Caniformia. Tamanho da área de distribuição de espécies Caniformia. Média, variância, assimetria (g1, Skewness) e excesso de Curtose da riqueza de espécies Feliformia na respectiva área de distribuição de 104 espécies de Caniformia. Intervalo de confiança (IC) ao 95% da assimetria (g1, Skewness) de frequência de riqueza de espécies Feliformia na respectiva área de distribuição de 104 espécies Caniformia, gerado por 1000 repetições do modelo nulo coesivo (1 = assimetria observada incluída no IC 95%, 0 = assimetria observada não incluída no IC 95%).

Espécies Caniformia	Tamanho Área Distribuição	Média	Variância	Assimetria	Excesso Curtose	IC 95%
Ailuropoda.melanoleuca	21	7.333	6.033	0.249	-1.196	1
Ailurus.fulgens	61	11.311	12.985	0.037	-0.726	1
Aonyx.congicus	281	13.673	5.235	0.899	0.344	1
Arctonyx.albogularis	367	5.561	17.072	1.226	0.98	1
Arctonyx.collaris	183	12.869	7.642	-0.127	-0.528	1
Atelocynus.microtis	277	5.949	0.113	-0.304	9.039	1
Bassaricyon.alleni	429	5.932	0.241	-0.749	6.005	0
Bassaricyon.gabbi	29	5.034	0.392	-0.019	-0.54	1
Bassaricyon.medius	42	4.738	0.588	0.143	0.833	1
Bassaricyon.neblina	25	5.12	0.693	0.206	-0.825	1
Bassariscus.astutus	417	2.35	1.714	1.492	1.357	0
Bassariscus.sumichrasti	84	4.929	0.308	-0.452	1.435	1
Canis.adustus	1025	15.337	9.288	-0.08	0.024	1
Canis.aureus	2623	6.853	24.801	0.858	-0.226	1
Canis.latrans	1566	1.708	1.243	2.097	4.211	0
Canis.lupus	4190	2.285	4.852	2.644	9.189	0
Canis.mesomelas	628	15.148	13.399	-0.11	-0.526	1
Canis.simensis	8	15.25	1.071	0.254	-1.377	1
Cerdocyon.thous	841	5.606	1.463	-0.592	1.1	1
Chrysocyon.brachyurus	445	5.737	1.469	-0.473	0.241	1
Conepatus.chinga	480	4.425	2.8	0.12	-0.308	1
Conepatus.leuconotus	267	3.086	2.365	0.499	-1.181	1
Cuon.alpinus	484	9.82	18.015	-0.037	-0.478	1
Eira.barbara	1265	5.757	0.869	-0.793	3.825	0
Galictis.cuja	718	4.873	2.605	-0.222	-0.388	1
Galictis.vittata	953	5.708	0.629	-0.959	2.385	0
Gulo.gulo	1994	1.166	0.223	2.991	8.661	0
Helarctos.malayanus	322	10.205	24.076	0.129	-1.027	1
Hydrictis.maculicollis	968	15.007	7.935	0.335	-0.359	1
Ictonyx.libycus	548	6.038	13.459	0.854	-0.406	1
Ictonyx.striatus	1409	13.707	18.098	-0.531	-0.043	1
Lontra.longicaudis	1399	5.527	1.217	-1.075	2.485	0
Lycaon.pictus	273	16.729	17.948	-1.607	2.903	0
Lyncodon.patagonicus	145	3.552	0.527	-0.179	2.116	1
Martes.americana	808	1.365	0.339	1.346	0.788	0
Martes.flavigula	612	8.634	25.326	0.277	-0.979	1
Martes.foina	1152	3.501	8.957	2.125	5.185	0

Martes.martes	876	1.479	1.185	2.87	8.858	0
Martes.pennanti	428	1.467	0.376	0.945	-0.142	1
Martes.zibellina	983	1.19	0.254	2.924	8.883	0
Meles.leucurus	1459	2.382	3.711	2.169	6.441	0
Meles.meles	812	2.145	3.34	1.632	1.658	0
Mellivora.capensis	2719	10.625	31.112	-0.156	-1.088	1
Melogale.moschata	304	8.484	18.297	0.538	-0.987	1
Melogale.orientalis	3	1.667	0.333	-0.385	-2.333	1
Melogale.personata	222	12.568	8.183	-0.309	-0.507	1
Melursus.ursinus	218	10.628	6.557	0.521	0.228	1
Mephitis.macroura	198	3.51	2.19	0.256	-1.509	1
Mephitis.mephitis	1116	1.549	0.461	1.478	4.292	0
Mustela.africana	481	5.952	0.079	-1.079	13.098	0
Mustela.altaica	611	3.633	10.029	2.205	5.255	0
Mustela.erminea	3165	1.39	0.777	4.454	32.956	0
Mustela.eversmanii	1181	2.216	2.785	2.467	9.249	0
Mustela.felipei	17	5.412	0.632	-0.08	-0.742	1
Mustela.frenata	1216	2.663	3.198	0.885	-0.598	1
Mustela.kathiah	328	9.43	17.218	0.24	-1.184	1
Mustela.lutreola	85	1.024	0.023	6.176	36.576	0
Mustela.nivalis	3525	1.565	1.241	2.416	6.372	0
Mustela.nudipes	28	16.857	10.571	-0.039	-1.73	1
Mustela.russelliana	9	7.889	12.361	-0.072	-1.86	1
Mustela.sibirica	1220	3.089	10.898	2.055	4.081	0
Mustela.strigidorsa	167	12.677	10.642	-0.477	-0.365	1
Mustela.subpalmata	11	4.818	0.564	-1.044	0.816	1
Nasua.narica	337	3.941	2.05	-0.363	-1.185	1
Nasua.nasua	965	6	0.55	-0.214	5.482	1
Nasuella.meridensis	6	5.833	0.167	-1.361	-0.083	1
Nasuella.olivacea	50	5.24	0.635	0.036	-0.709	1
Neovison.vison	1351	1.301	0.28	1.552	1.483	0
Nyctereutes.procyonoides	553	3.694	9.542	1.37	1.35	0
Otocyon.megalotis	494	15.698	12.775	-0.032	-0.978	1
Potos.flavus	1176	5.724	0.78	-0.367	1.746	1
Procyon.cancrivorus	1189	5.725	0.992	-0.736	2.115	0
Procyon.lotor	1171	2.035	1.689	1.521	1.453	0
Pseudalopex.culpaeus	282	3.979	2.363	0.868	0.534	1
Pseudalopex.griseus	197	3.381	1.492	1.755	5.735	0
Pseudalopex.gymnocercus	286	4.591	3.541	0.196	-0.33	1
Pseudalopex.sechurae	24	3.167	1.275	-0.485	-0.534	1
Pseudalopex.vetus	178	6.202	0.806	-0.218	-0.776	1
Pteronura.brasiliensis	607	6.092	0.295	1.233	5.144	1
Speothos.venaticus	1066	5.894	0.615	-0.314	2.689	1
Spilogale.angustifrons	102	4.569	1.079	-1.23	1.139	1
Spilogale.gracilis	387	2.178	0.551	2.849	10.432	0
Spilogale.putorius	309	1.172	0.182	2.706	8.638	0
Spilogale.pygmaea	26	5.154	0.375	-0.071	-0.567	1
Taxidea.taxus	825	1.863	0.929	1.933	5.141	0
Tremarctos.ornatus	118	5.568	1.205	0.559	-0.082	1
Urocyon.cinereoargenteus	919	2.356	2.517	1.067	-0.246	1
Ursus.americanus	1085	1.437	0.433	1.817	5.428	0
Ursus.arctos	2652	1.865	3.707	3.78	18.391	0
Ursus.thibetanus	505	8.483	24.024	0.15	-1.178	1
Vormela.peregrina	753	3.153	3.241	0.78	0.208	1
Vulpes.bengalensis	309	9.078	5.663	0.469	0.719	1
Vulpes.cana	362	5.072	2.981	0.063	-0.321	1

Vulpes.chama	212	13.637	8.346	0.57	-0.271	1
Vulpes.corsac	740	2.524	2.518	1.151	1.208	0
Vulpes.ferrilata	224	5.036	13.846	1.751	2.474	0
Vulpes.lagopus	689	1.001	0.001	26.135	682.009	0
Vulpes.pallida	407	8.155	18.363	0.221	-1.137	1
Vulpes.rueppellii	1181	3.553	5.317	2.038	6.373	0
Vulpes.velox	74	1.541	0.252	-0.159	-2.001	1
Vulpes.vulpes	3972	3.033	8.541	1.947	4.117	0
Vulpes.zerda	786	3.271	3.472	1.902	5.381	0

Anexo 6. Parâmetros de co-distribuição (por espécie) e co-diversidade (por sítio) para Carnívora e oito famílias. V_{sp} , razão de variância para espécies; V_{si} , razão de variância para sítios. Proporções e números máximos e mínimos entre parênteses.

	Carnívora	Procyonidae	Felidae	Canidae	Ursidae	Mustelidae	Viverridae	Herpestidae	Mephitidae
Parâmetros para espécies									
N° Total de espécies	222	13	38	33	7	48	31	34	10
Riqueza média na área de distribuição	15,95 min=1(0,004), max=29,44(0,13)	3,68 min=1,79(0,14), max=4,83(0,37)	4,13 min=1,27(0,03), max=6,12(0,16)	3,05 min=1,62(0,05), max=4,63(0,14)	1,53 min=1(0,14), max=2,64(0,38)	4,66 min=1(0,02), max=9,67(0,20)	4,69 min=1,82(0,06), max=9,09(0,29)	5,32 min=1,48(0,04), max=7,96(0,23)	2,38 min=1,06(0,11), max=3,56(0,36)
Tamanho médio da área de distribuição	609,83 sítios (min=1, max=4736)	455 sítios (min=7, max=1185)	727,71 sítios (min=2, max=3047)	824,91 sítios (min=1, max=4721)	746,29 sítios (min=22, max=2894)	836,29 sítios (min=1, max=4159)	282,29 sítios (min=8, max=1380)	334,71 sítios (min=10, max=1536)	326,6 sítios (min=28, max=1140)
Vsp	2,91	0,99	1,44	0,47	0,24	1,10	1,32	2,25	0,69
N° Total de ocorrência de espécies	135382 (0,054)	5915 (0,185)	27653(0,074)	27222(0,078)	5224(0,167)	40142(0,081)	8751(0,089)	11380(0,112)	3266(0,157)
Parâmetros para sítios									
N° Total de sítios	11297	2464	9845	10614	4461	10303	3173	2991	2080
Riqueza média de espécies	11,98 (min=1, max=37)	2,40 (min=1, max=7)	2,81 (min=1, max=10)	2,56 (min=1, max=6)	1,17 (min=1, max=4)	3,90 (min=1, max=11)	2,76 (min=1, max=10)	3,80 (min=1, max=9)	1,57 (min=1, max=5)
Vsi	1071,40	637,28	764,68	1580,26	1449,56	1056,41	636,36	707,38	353,15