Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional

JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO[1 *]
LEVI CARINA TERRIBILE[2]
GUILHERME DE OLIVEIRA[3]
THIAGO FERNANDO L.V.B. RANGEL[4]

[1] Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.
[2] Laboratório de Macroecologia, Universidade Federal de Goiás, Campus Jataí, Jataí, Brasil.
[3] Programa de Pós-Graduação em Ecologia & Evolução, ICB, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.
[4] Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, USA.
[*] e-mail: jafdinizfilho@gmail.com

RESUMO

Ao longo de pelo menos 200 anos, ecólogos e biogeógrafos têm se empenhado na tentativa de entender os processos envolvidos na geração e manutenção do padrão atual de distribuição da biodiversidade. Com o objetivo de apresentar uma visão geral dos avanços nessas linhas de pesquisa, o presente trabalho traz uma síntese das principais hipóteses ecológicas e evolutivas existentes para explicar esses padrões e ilustra como elas podem ser integradas para explicá-los. Como exemplo, apresentamos uma análise do gradiente de riqueza de espécies de serpentes Elapidae do Novo Mundo. Nossos resultados revelaram que processos puramente ecológicos não são suficientes para explicar o padrão de riqueza, embora cerca de 70% da variação espacial na riqueza de espécies seja explicada por variáveis ambientais. Uma análise dos padrões de riqueza estruturados na filogenia, bem como simulações de processos de conservação de nicho, mostram que fatores históricos devem ser utilizados para explicar esses padrões. Finalmente, apresentamos quais as consequências dos padrões de riqueza observados na conservação das espécies e como estratégias de preservação podem ser geradas a partir dos modelos ecológicos e evolutivos discutidos.

ABSTRACT

During the last 200 years, ecologists and biogeographers have hardly attempted to find out which processes are implicated on the generation and maintenance of the broad scale biodiversity gradients. Here we address the main hypotheses concerning diversity patterns and highlight how ecological and evolutionary models can be integrated to explain these patterns. To illustrate this perspective, we analyzed the gradient in species richness of New World coral snakes (Elapidae: Serpentes) and interpreted the outputs under alternative integrated models. Our results show that ecological processeses alone are not sufficient to account for the richness pattern in this group, although about 70% of the spatial variation in species richness can be explained by environmental drivers. The analysis

of phylogenetically-structured richness patterns, as well as simulations of niche conservatism process, reveals that evolutionary factors must be used to understand these patterns. Finally, we present the implication of these patterns for biodiversity conservation and suggest how the observed patterns can be used in systematic conservation planning.

Introdução

Padrões de diversidade em grandes escalas, notadamente os chamados "gradientes latitudinais" de riqueza de espécies (i.e., maior riqueza nos trópicos do que nas regiões temperadas), têm sido discutidos na literatura ecológica e biogeográfica principalmente a partir do inicio do seculo XIX, quando Alexander von Humboldt (1769-1859) propôs os primeiros modelos mecanísticos para explicar esse padrão (Hawkins, 2001). Ao longo desses 200 anos, o interesse pelos padrões de diversidade em grande escala passou por uma série de fases distintas mas, de um modo geral, a carência de dados e a existência de problemas teóricos e metodológicos dificultavam o estabelecimento de predições gerais para o grande numero de hipóteses alternativas desenvolvidas para explicar esses padrões (Dobhzhansky, 1950; Hutchinson, 1959; Pianka, 1966; MacArthur, 1972; Currie, 1991; Rohde, 1992). O surgimento da macroecologia no início dos anos 90 (Brown & Maurer, 1989; Brown, 1995; Gaston & Blackburn 2000) reascendeu o interesse dos ecólogos pelos padrões em grandes escalas, apoiados principalmente por dois aspectos: 1) maior disponibilidade de dados ecológicos (mapas de distribuição geográfica das espécies), evolutivos (estabelecimento de filogenias mais robustas e completas) e ambientais (principalmente provenientes de sensoriamento remoto e modelos climáticos gerais) em grandes escalas geográficas, e; 2) crescente ênfase em modelos teóricos que permitissem diferenciar os mecanismos propostos para explicar esses padrões, desenvolvimento este associado a um aumento da capacidade computacional de processar e analisar dados (Hawkins, 2004).

Mais recentemente, Whittaker *et al*. (2001) e Rahbek & Graves (2001) adotaram uma noção mais pragmática e operacional, na qual os gradientes de diversidade são analisados com o objetivo principal de avaliar um número menor de hipóteses, porém mais testáveis, menos redundantes e menos baseadas em raciocínios circulares ou *ad hoc*. Essas hipóteses incluíam os efeitos da energia, produtividade, heterogeneidade ambiental, história evolutiva e efeitos puramente estocásticos sobre a forma das distribuições geográficas das espécies (efeito do domínio médio ou *mid-domain effect*) (ver Willig *et al*., 2003 para uma revisão recente), como possíveis causas dos padrões de diversidade. Estudos utilizando procedimentos meta-analíticos demonstraram que, dentre essas várias hipóteses, os efeitos climáticos, notadamente a influência de um balanço entre a disponibilidade de energia e água, explicariam de modo bastante satisfatório os padrões de diversidade em grandes escalas (e.g., Hawkins *et al*., 2003; Currie *et al*., 2004).

Entretanto, há uma série de dificuldades teóricas em associar, de forma direta ou indireta, esses padrões climáticos e os diferentes componentes da diversidade biológica em um contexto puramente ecológico (ver Currie *et al*., 2004). Deste modo, os efeitos históricos devem ser consideravelmente importantes para explicar os mecanismos associados a esses gradientes, embora ainda não exista um consenso sobre como esses efeitos poderiam interagir com componentes ecológicos atuais a fim de gerar os padrões observados (Ricklefs, 2004, 2006). Na realidade, a própria falta de uma definição geral para efeitos históricos (ver a seguir) tem se tornado um problema, já que diferentes estudos têm se referido a processos muito distintos quando mencionam o termo 'efeitos históricos'. Torna-se necessário, portanto, o desenvolvimento de um arcabouço teórico que permita integrar os diferentes modelos existentes atualmente para explicar os gradientes de diversidade e, consequentemente, compreender como surgem correlações elevadas entre padrões de diversidade e clima atual sob processos históricos atuando em diferentes escalas de tempo e espaço.

Além do interesse teórico, é preciso ainda considerar que a aceitação crescente por parte da comunidade cientifica e da sociedade em geral da enorme influência do Homem sobre a diversidade biológica gerou uma maior demanda pela compreensão desses padrões de diversidade e dos processos ecológicos e evolutivos subjacentes a eles. Recentemente tornou-se mais claro que um conhecimento efetivo dos padrões de diversidade em grandes escalas e dos processos envolvidos em sua origem e manutenção é vital para estabelecer programas mais eficientes de conservação da biodiversidade (e.g., Whittaker *et al*., 2005).

Assim, neste artigo procuramos apresentar um arcabouço teórico geral que nos permita entender como padrões ecológicos e históricos podem ser integrados no sentido de explicar os gradientes de diversidade. Para tal, estabelecemos uma versão conceitual unificada dos principais modelos ecológicos e evolutivos que têm sido utilizados para explicar padrões de diversidade em grandes escalas desde o século XVIII. Para exemplificar, apresentamos uma série de análises dos padrões de riqueza de Elapidae (Serpentes) na região Neotropical e discutimos as implicações desses padrões para conservação.

Modelos ecológicos e evolutivos de diversificação

De modo geral, as diversas hipóteses desenvolvidas para explicar os gradientes de riqueza de espécies ao longo dos últimos 200 anos podem ser agrupadas em dois grandes modelos conceituais: modelos ecológicos e modelos evolutivos. Sem dúvida, esses modelos não são mutuamente exclusivos e diversas tentativas de colocá-los em um mesmo contexto foram realizadas recentemente (Wiens & Donoghue, 2004; Hawkins *et al*., 2005, 2006, 2007; Jablonsky *et al*. 2006; Roy & Goldberg, 2007; Wiens *et al*., 2007).

Os modelos ecológicos, em um sentido estrito, partem do pressuposto que os padrões observados são consequência direta (ou indireta) da influência do clima sobre as distribuições geográficas das espécies, independente de processos de longa duração como especiação e extinção em escala regional, e desse modo resultaria em um acúmulo de espécies em climas mais propícios, que seriam, por sua vez, ambientes mais quentes e úmidos (Figura 1). Essas distribuições estariam, portanto, em 'equilíbrio' com o clima (Araújo & Pearson, 2005), de modo que processos estocásticos de dispersão e efeitos de barreiras seriam relativamente pouco importantes para determinar a ocorrência das espécies. As hipóteses ecológicas ganharam força principalmente em função de uma série de meta-análises que mostraram correlações bastante elevadas entre gradientes ambientais e gradientes de riqueza, principalmente ligados à disponibilidade de água e energia (e.g., Hawkins *et al*., 2003a). Há, entretanto, uma série de problemas em ligar diretamente variações na riqueza a componentes climáticos, principalmente porque as explicações com base na produtividade dos ecossistemas ou em ativação metabólica (Allen *et al*., 2002; Hawkins *et al*., 2003b) explicariam melhor as variações na abundância, e não diretamente as variações na riqueza. Modelos neutros de diversificação (sensu Hubbell, 2001) ou puramente estatísticos (ligados à efeitos de amostragem) são, de qualquer modo, necessários para associar a variação na abundância à variação na riqueza (Currie *et al*., 2004). Porém, é biologicamente mais plausível que mecanismos evolutivos forneçam uma explicação mais parcimoniosa para essa ligação.

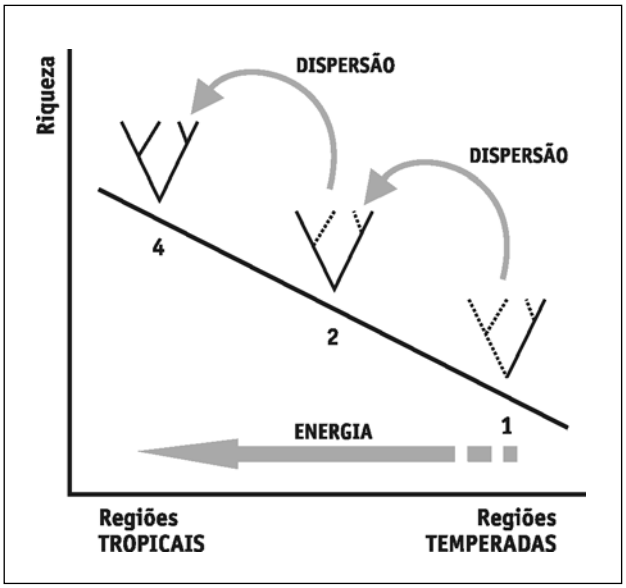

FIGURA 1 – Gradiente de riqueza sob um processo puramente ecológico, com taxas de diversificação constantes nas regiões tropicais e temperadas, mas no qual a maior riqueza tropical surgiria por dispersão para regiões tropicais mais favoráveis em termos de disponibilidade de energia.

Sob um ponto de vista teórico, é possível argumentar que o número de espécies em um sistema ecológico qualquer é, em última instância, função de um processo evolutivo de diversificação, que poderia ser modelado de forma bastante simples por um modelo análogo ao crescimento populacional Malthusiano (Maurer, 1999; mas ver Jablonsky *et al*., 2006 e Roy & Goldberg, 2007 para modelos mais complexos), no qual $S = S_0 e^{rt}$, onde S é o número de espécies, S_0 é o número inicial de espécies e *r* é a taxa de diversificação, dada pela diferença entre especiação (*b*) e extinção (*d*). Com base nesse modelo simples, é possível argumentar que diferenças na riqueza de espécies entre sistemas ecológicos temperados e tropicais poderiam aparecer por diferentes valores nas taxas de diversificação *r* (chamado aqui de modelo I, ou de variação geográfica nas taxas de diversificação) ou por diferentes valores de S_0 (modelo II, referente à variação nas condições iniciais, ou riqueza inicial) (Mittelbach *et al*., 2007) (Figura 2). Assim, em um primeiro momento, as explicações evolutivas para os gradientes de diversidade poderiam ser diferenciadas nesses dois grupos.

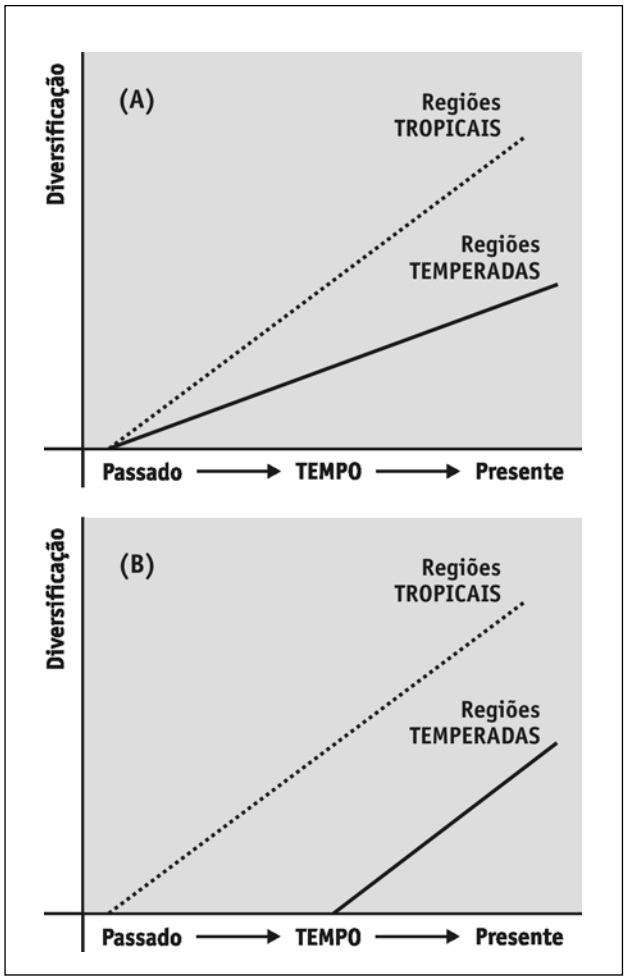

FIGURA 2 – Modelos históricos para os gradientes de diversidade, baseados em variações nas taxas de diversificação (maior taxa de diversificação nas regiões tropicais em função de maior disponibilidade energética, A) ou nas condições iniciais (os trópicos seriam mais antigos e teriam tido mais tempo para acumular espécies, B). O número de espécies aumentando com o tempo (diversificação) está expresso em escala logarítmica, ajustando-se ao modelo $S = S_0\, e^{rt}$.

O modelo I parte do princípio de que, sob ambientes relativamente estáveis ao longo do tempo evolutivo, as taxas de diversificação estariam geograficamente estruturadas ao longo de um gradiente ambiental, como por exemplo, uma variação espacial na disponibilidade de água e energia (Figura 3). Em regiões mais produtivas ou com maior disponibilidade de energia, o processo de diversificação seria mais rápido e geraria acúmulo de espécies. Entretanto, como as taxas de diversificação podem ser decompostas em dois componentes (especiação e extinção), os vários mecanismos previamente propostos para explicar os fatores históricos nos gradientes de diversidade podem ser facilmente incorporados a esse modelo geral.

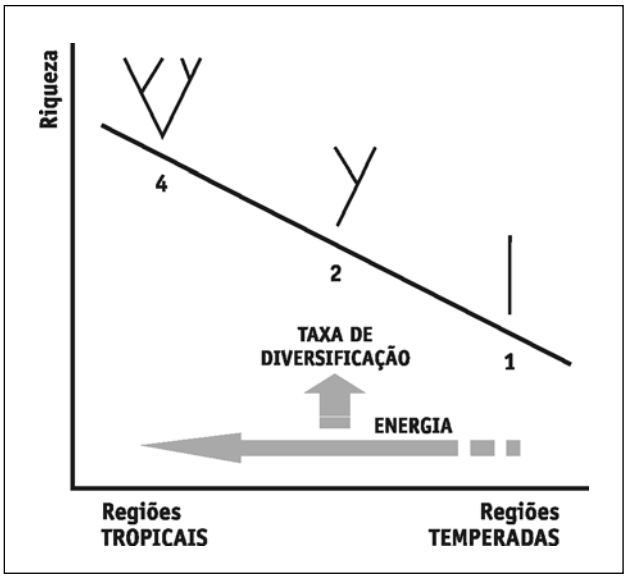

FIGURA 3 – Gradiente de riqueza gerado por variações espacialmente estruturadas na taxa de diversificação (modelo I, ver texto).

Taxas de especiação elevadas nas regiões tropicais poderiam aparecer sob diferentes combinações de especiação e extinção (Figura 4). Pode-se pensar, por exemplo, que a extinção seria constante ao longo do gradiente, mas que nas regiões tropicais haveria uma maior velocidade de especiação como consequência de um aumento nas taxas de mutação (devido à maior irradiação), ou que haveria maior especialização ecológica (aumentando a necessidade de adaptação a condições ecológicas locais e gerando assim maior isolamento reprodutivo) (Figura 4A). Por outro lado, é possível pensar que a especiação se mantém constante, mas que a extinção é maior nas regiões temperadas, em função da maior instabilidade climáticas dessas regiões (Figura 4B). Esse efeito, na verdade, seria esperado sob uma associação entre a média e a variância do clima nas regiões temperadas. Por fim, é possível combinar esses dois cenários (Figura 4C), mas Weir & Schluter (2007) analisaram padrões de diversificação em mamíferos e aves e mostraram que, nas regiões temperadas, haveria não só maiores taxas de extinção (provavelmente devido à instabilidade climática), mas também maiores taxas de especiação (gerando maior "turnover" de espécies). Os efeitos de variação geográfica nas taxas de extinção, entretanto, seriam mais fortes do que os efeitos nas taxas de especiação, gerando assim um padrão semelhante ao apresentado na Figura 4B. Entretanto, é difícil estimar taxas de especiação e extinção em um contexto geográfico explícito, de modo que a evidência da estrutura geográfica nessas taxas é obtida, de modo geral, apenas pelo contraste entre táxons que se diversificaram primariamente em regiões tropicais ou temperadas.

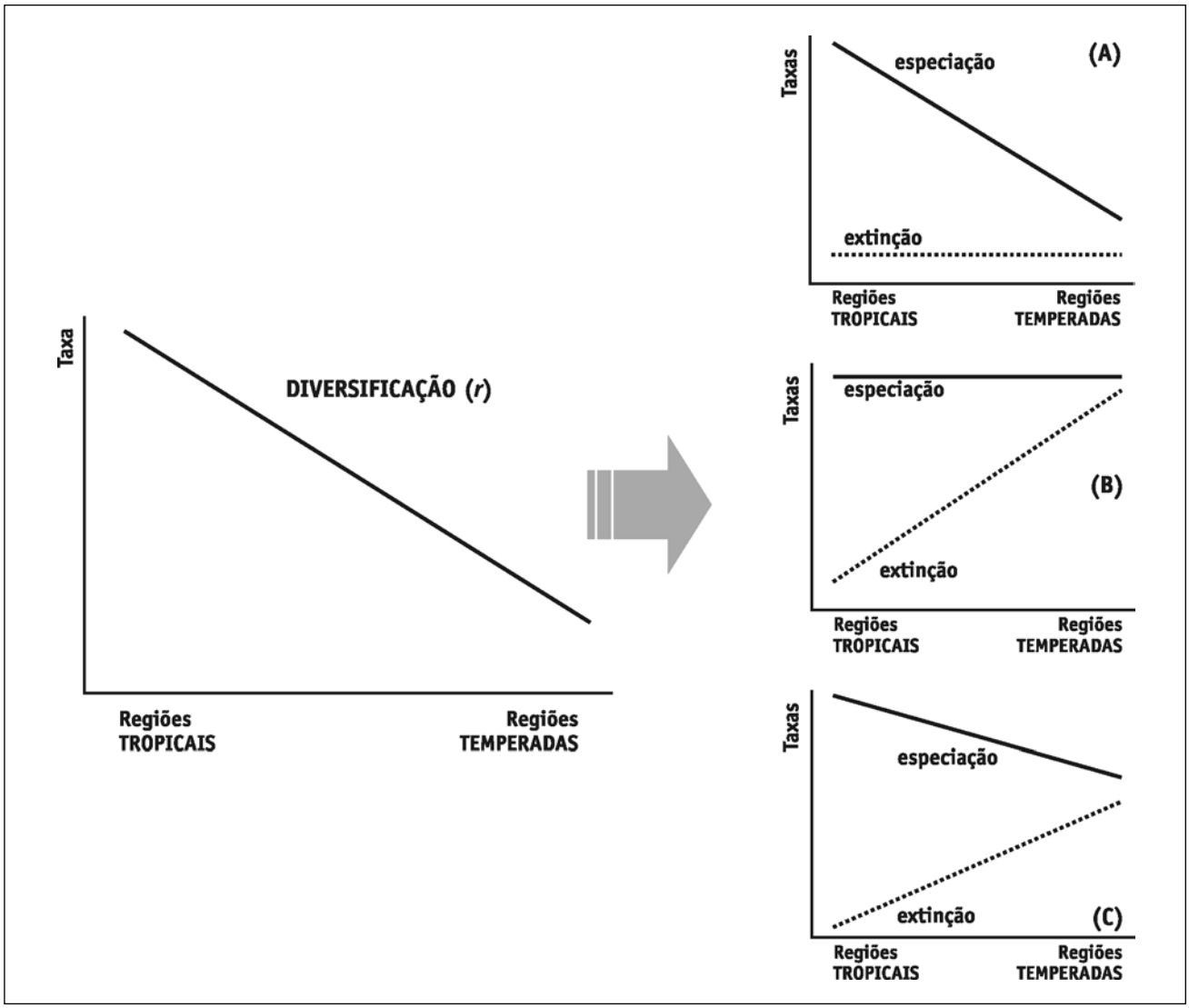

FIGURA 4 – Sob um modelo evolutivo (histórico) do tipo I, a maior diversidade nas regiões tropicais seria causada por uma maior taxa de diversificação, mas esta poderia ser obtida por diferentes combinações de padrões geográficos nas taxas de extinção e especiação.

Independente das combinações possíveis de especiação e extinção ao longo do espaço geográfico, é interessante pensar que, sob o modelo I, correlações entre clima e riqueza são esperadas, já que o número de espécies é, indiretamente, função do clima (atuando sob as taxas de diversificação). Mesmo que o modelo apresentado acima se torne mais complexo e admita, de forma mais realista, que existam variações no clima ao longo do tempo evolutivo, essas variações estariam também estruturadas no espaço geográfico. Deste modo, seria possível definir que efeitos históricos seriam, na verdade, efeitos da história do próprio clima, já que este determinaria as estruturações nas taxas de especiação e/ou extinção.

No modelo II, por outro lado, haveria apenas uma variação nas condições iniciais, representadas por variações em S_0. Na verdade, essa é uma das hipóteses históricas "clássicas", representada pela idéia geral da antiguidade dos trópicos. Recentemente esse modelo foi reinterpretado em um contexto mais macroecológico, a partir da idéia do balanço entre conservação e evolução do nicho ecológico das espécies (Wiens & Donoghue, 2004). Esse modelo parte do princípio de que o padrão de resfriamento das regiões mais temperadas ao norte, iniciado há mais de 30 milhões de anos, causou uma retração das distribuições geográficas das espécies e ocorrência de processos mais fortes de extinção em escala regional. As espécies que permaneceram estariam, portanto, adaptadas a um ambiente tropical e assim continuariam seu processo de diversificação, e como os nichos tendem a se conservar no tempo evolutivo, essas regiões tropicais teriam acumulado mais

espécies. Posterior e gradativamente, essas espécies começaram a evoluir para nichos distintos e que permitiram a ocupação dos ambientes temperados, gerando assim o gradiente observado atualmente.

Note-se que, sob o modelo II, não haveria causas biológicas ou ecológicas intrínsecas para variações nas taxas de especiação ou extinção, já que as espécies estariam adaptadas aos seus ambientes. O modelo II pode ser, de certa forma, similar ao modelo I com taxas de extinção mais elevadas nas regiões temperadas, mas é importante notar que, sob o modelo II, o efeito histórico seria puramente contingencial. Como sugeriram Wiens & Donoghue (2004), se o clima tivesse variado historicamente na direção oposta (ou seja, um resfriamento das regiões tropicais no passado), o gradiente de riqueza poderia ser invertido. Mais uma vez, a correlação observada atualmente entre riqueza de espécies e clima seria função indireta da dinâmica no clima, conforme simulado recentemente por Rangel *et al*. (2007).

A diferenciação entre os modelos I e II para efeitos históricos ainda é difícil com base em dados empíricos, tanto por razões conceituais quanto metodológicas. É bastante provável que um balanço entre esses dois modelos possam explicar simultaneamente os gradientes de diversidade, em múltiplas escalas de tempo e para diferentes grupos de organismos (ver Diniz-Filho *et al*., 2007). Na verdade, espera-se que um modelo de conservação de nicho e antiguidade dos trópicos (modelo II) explique os gradientes em grupos de organismos que se diversificaram principalmente a partir do Eoceno médio, quando esses efeitos das mudanças climáticas passaram a ser bem mais acentuados. Ao mesmo tempo, existiria uma estrutura filogenética subjacente aos gradientes de diversidade, com espécies mais "basais" na filogenia ocorrendo principalmente em regiões tropicais, ou de ambientes "ancestrais" (Chown & Gaston, 2000; Hawkins *et al*., 2005, 2006, 2007; Wiens *et al*., 2007).Por outro lado, é possível que modelos de maior "turnover" de espécies por efeito de instabilidade climática nas regiões temperadas possa explicar diversificações mais recentes, durante o Pleistoceno, em função da alternância entre períodos glaciais e interglaciais.

A seguir, apresentamos uma avaliação dos padrões de riqueza de espécies de serpentes da família Elapidae no Novo Mundo a fim de exemplificar como o arcabouço conceitual exposto acima pode ser, pelo menos em parte, avaliado. Em um segundo momento, determinamos quais as implicações dos padrões observados e dos processos inferidos para a conservação da diversidade desse grupo.

Riqueza de espécies de Elapidae no novo mundo

Padrões de riqueza de espécies

Foram analisadas 73 espécies da família Elapidae, sendo uma espécie do gênero *Micruroides*, quatro espécies do gênero *Leptomicrurus* e 68 espécies do gênero *Micrurus*. A partir dos pontos de ocorrência compilados de coleções herpetológicas e de Campbell & Lamar (2004), as distribuições geográficas das espécies com mais de 20 pontos de ocorrência foram modeladas por meio do método de modelagem de distribuição geográfica potencial GARP ('Genetic Algorithm for Rule-Set Production') (Stockwell & Noble, 1992, ver também Anacleto *et al*., 2006). Para espécies com menos de 20 pontos, as distribuições foram delimitadas por meio de polígonos mínimos convexos (ver Diniz-Filho *et al*., 2006). As áreas de distribuição geradas foram mapeadas sobre uma grade de 1° de latitude por um grau de longitude, e somadas para obter a riqueza de espécies.

A Figura 5 revela um forte padrão geográfico na riqueza de espécies de Elapidae, com acentuado número de espécies concentradas na região Amazônica, e diminuindo em direção ao sul da América do Sul e América do Norte. Esse padrão é concordante com os gradientes latitudinais de riqueza revelados por outros grupos de organismos em grandes escalas espaciais (Hawkins *et al*., 2003a; Grenyer *et al*., 2006).

Seguindo o arcabouço teórico apresentado acima, inicialmente foram utilizadas variáveis ambientais (Tabela 1) para modelar o padrão geográfico de riqueza de espécies, utilizando o pacote SAM ('Spatial Analysis in Macroecology', Rangel *et al*., 2006). Essas variáveis, conjuntamente, explicaram 70% na variação de riqueza de espécies, sendo que a evapotranspiração atual (AET), uma variável composta que serve como indicador da disponibilidade de energia e água, apresentou o coeficiente de regressão mais elevado (Tabela 1) (o coeficiente de determinação de AET sobre a riqueza, em uma análise de regressão simples, foi igual a 58%). Assim, o padrão observado para as espécies de Elapidae é coerente com as análises realizadas para diversos grupos de organismos e que mostram que uma combinação de disponibilidade de energia e água explica grande parte da variação nos padrões de riqueza de espécies (Hawkins *et al*., 2003). Entretanto, esse ajuste elevado não significa necessariamente que um modelo puramente ecológico seja suficiente para explicar o padrão observado, sendo necessário avaliar outros componentes históricos e evolutivos subjacentes a esse gradiente.

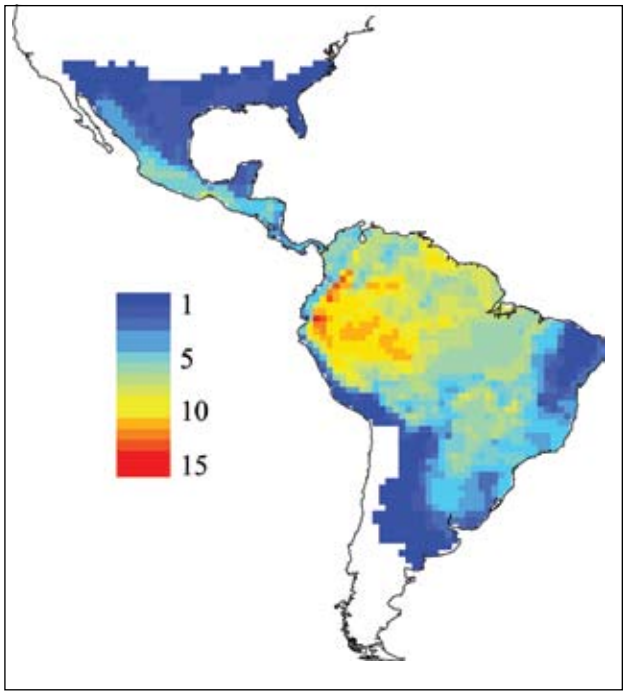

FIGURA 5 – Padrão de riqueza de 73 espécies de Elapidae no Novo Mundo.

TABELA 1 – Coeficientes de regressão padronizados médios (bw) ao longo de 63 modelos combinando o efeito de 6 variáveis ambientais explicando a riqueza de elapídeos no Novo Mundo. Os coeficientes padronizados foram ponderados pelo valor do peso (w) do critério de Informação de Akaike (AIC) em cada um dos modelos (ver Burnham & Anderson, 2002). Os coeficientes do modelo saturado (b), com todos as variáveis, mostram um padrão semelhante (mas com efeitos maiores da temperatura).

VARIÁVEIS AMBIENTAIS*	bw	b
AET	0,584	0,509
PET	– 0,126	– 0,214
UMR	0,069	0,047
ELEV	0,465	0,497
NPP	0,113	0,165
TEMP (1/kT)	– 0,534	– 0,715

** Variáveis ambientais utilizadas são evapotranspiração real (AET), evapotranspiração potencial (PET), umidade relativa (HUM); amplitude de elevação (RELEV), produtividade primária líquida (NPP) e temperatura (TEMP, transformada por 1/kT, seguindo o modelo metabólico de Allen* et al.*, 2002).*

A partir da filogenia disponível para Elapidae em Campbell & Lamar (2004), foi possível classificar um total de 43 espécies (do total de 73 analisadas anteriormente) em espécies "basais" e "derivadas" (ver Hawkins *et al*., 2006, 2007), com base no número de nós existentes entre cada espécie e a "raiz" da árvore filogenética (distância RD). Embora esse método de "desconstrução filogenética" (sensu Marquet *et al*., 2004) com base na distância RD seja bastante simples e não leve em consideração padrões filogenéticos mais complexos que poderiam ser expressos pelos tempos de diversificação, ele é útil quando existem filogenias pouco detalhadas. Além disso, essa divisão simples entre grupos basais e derivados deve ser suficiente para elucidar padrões históricos mais gerais.

Os mapas de riqueza das espécies basais e derivadas (Figura 6) mostram padrões distintos para esses dois grupos, o que não seria esperado sob um modelo ecológico/climático puro. Espécies basais de Elapidae concentram maior riqueza na região Amazônica, enquanto que as espécies derivadas apresentam maior riqueza na região centro-sul do Brasil. Isso indica que os modelos evolutivos tipo I ou II discutidos anteriormente podem ser utilizados para compreender os padrões observados, embora a filogenia disponível não permita uma análise detalhada de variações nas taxas de especiação e extinção (além disso, é difícil avaliar essas taxas em um contexto geográfico explícito, como obtido aqui).

Porém, outra possibilidade interessante de avaliar os modelos evolutivos I e II é através de simulações, conforme recentemente proposto por Rangel *et al*. (2007). Para gerar essas simulações foi utilizado aqui um modelo simples, no qual, a partir de uma espécie inicial situada na região de ocorrência das espécies mais basais (Amazônia), dá-se início a um processo de diversificação puramente estocástico, sob flutuações ambientais aleatórias. Sob essas flutuações ambientais, a área de distribuição de uma espécie ancestral se fragmenta, e as subdivisões a partir desta podem se extinguir ou dar origem a novas espécies. Durante esse processo, ocorre também um processo de evolução do nicho das espécies, que retém parte do nicho ancestral. Esse processo de evolução foi replicado 100 vezes e a riqueza média simulada apresentou gradientes parcialmente similares ao observado (Figura 7).

Em escala logarítmica (utilizada para corrigir efeitos de não-linearidade), a riqueza simulada sob um modelo histórico do tipo II explica 57% da variação na riqueza de espécies. Pode-se utilizar uma regressão parcial (Legendre & Legendre, 1998) a fim de desdobrar os efeitos diretos do ambiente na riqueza modelados anteriormente contra os efeitos simulados. Nesse caso, os dois conjuntos (efeitos do ambiente e efeitos da simulação) explicam simultaneamente 77% da variação na riqueza, sendo que os efeitos puramente climáticos

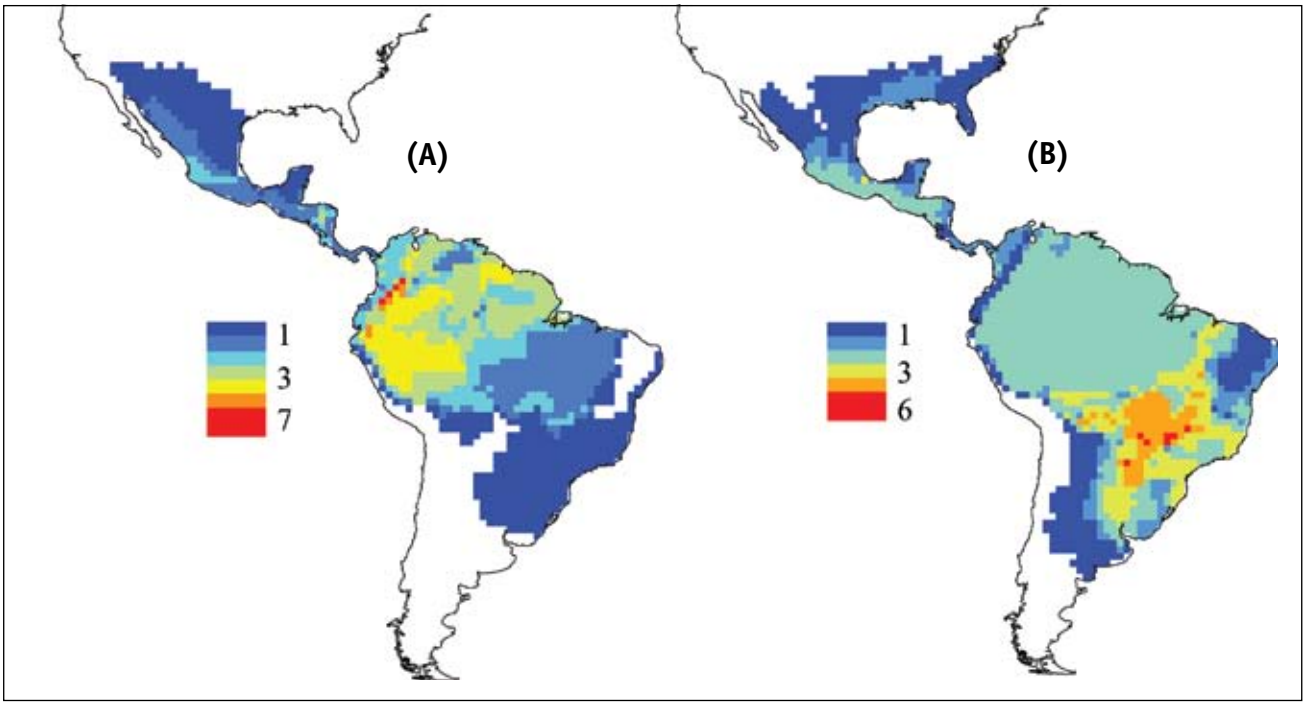

FIGURA 6 – Padrão de riqueza das espécies basais (A) e derivadas (B) de 43 espécies de Elapidae, definidas a partir da filogenia composta de Campbell & Lamar (2004).

explicam cerca de 20% da variação, comparados aos 2,5% explicados independentemente pela simulação. Há uma sobreposição de 54% entre os efeitos históricos simulados e os climáticos (ver Hawkins *et al*., 2003b), o que mostra que a maior parte da variação histórica está estruturada climaticamente, conforme já discutido, seja por efeito de um modelo tipo I de diversificação ou pelo fato das simulações utilizarem como base para as variações ambientais, o clima atual (Rangel *et al*., 2007).

De qualquer modo, as análises mostraram que a simulação de um processo estocástico de diversificação sob conservação de nicho explica uma proporção considerável (57%) da variação na riqueza de espécies, o que é compatível com os gradientes de riqueza basal e derivada observados (Hawkins *et al*., 2005). Esses gradientes das espécies basais devem seguir os padrões históricos de diversificação ao longo do espaço geográfico, o que explicaria a correlação razoavelmente elevada com o modelo simulado. Isso mostra que modelos puramente ecológicos são insatisfatórios como explicação para os gradientes latitudinais de riqueza observados.

Implicações para conservação

Tem havido uma série de tentativas de utilizar padrões biogeográficos em estratégias de conservação aplicadas à escala regional e, mais recentemente, os principais métodos de planejamento sistemático em conservação (ver Margules & Pressey, 2000) têm sido aplicados a partir de dados macroecológicos. Essa nova abordagem macroecológica passa a ser importante considerando-se que há pouca disponibilidade de inventários biológicos detalhados para grandes escalas espaciais, de modo que utilizar extensões de ocorrência (como neste trabalho) pode ser uma iniciativa eficiente em um contexto de biogeografia da conservação (Whittaker *et al*., 2005). Um aspecto importante a ser discutido neste caso é que a unidade de análise usual em biogeografia, como uma célula de 1º de latitude/longitude, não pode ser obviamente considerada uma "reserva" ou "unidade de planejamento". Nesse caso, parte-se do principio de que análises em escalas espaciais amplas e baseadas em dados relativamente grosseiros podem ser úteis em um sistema hierárquico de tomada de decisões. Assim, a analise dos padrões de complementaridade nessas escalas permite identificar regiões potencialmente importantes, nas quais podem ser realizados estudos mais detalhados a fim de avaliar padrões de viabilidade populacional, fragmentação de habitats, potenciais de manutenção da diversidade genética, etc.

Parece bastante intuitivo imaginar que regiões prioritárias para conservação sejam áreas de elevada riqueza. Entretanto, o objetivo dos métodos de

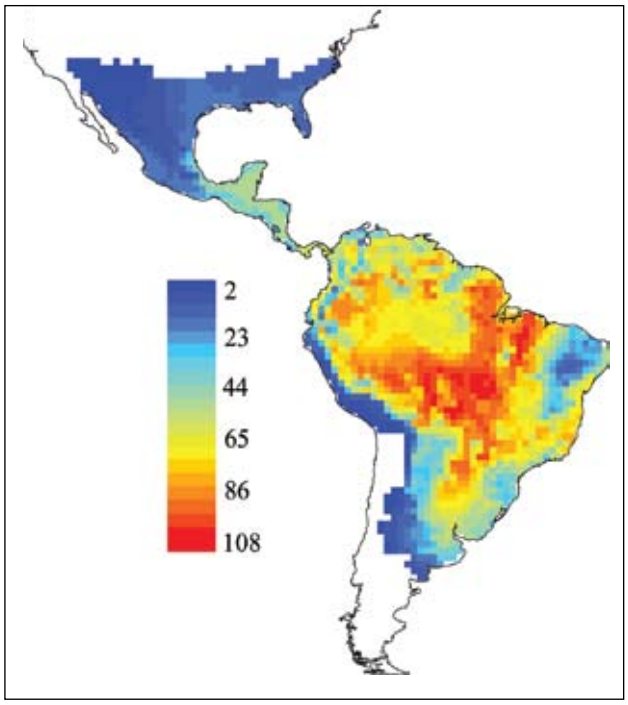

FIGURA 7 – Padrão de riqueza gerado pela simulação da diversificação das espécies de elapídeos a partir da espécie ancestral sob um processo de conservação de nicho (ver Rangel *et al.,* 2007 para detalhes).

planejamento sistemático é usualmente encontrar um conjunto mínimo de unidades de planejamento que máxime a representatividade ou persistência dos alvos (i.e., espécies) (ver Loyola & Lewinsohn, neste volume). Uma abordagem matematicamente simples para tentar resolver esse problema é usar uma estratégia sequencial ('greedy') (Church *et al*., 1996; Pressey *et al*., 1997), que consiste em encontrar inicialmente a área mais rica, e selecioná-la como a primeira área do sistema. Feito isso, e partindo-se do princípio que o objetivo é representar as espécies pelo menos uma vez, pode-se assumir que as espécies que ocupam essa primeira área já estão representadas no sistema. O próximo passo é encontrar a próxima área que contenha o maior número de espécies diferentes das que já estão na primeira área selecionada (ou seja, que seja ao máximo complementar à área já incluída). Esse procedimento continua até que todas as espécies estejam incluídas no sistema. Embora esse procedimento seja simples e forneça, na maior parte das vezes, soluções sub-ótimas (ou seja, o número de áreas selecionadas para o sistema de reservas é maior do que o mínimo 'real'), ele pode ser aplicado facilmente a matrizes grandes e é de fácil compreensão.

O algoritmo sequencial não fornece necessariamente a solução ótima, sendo possível realizar análises mais sofisticadas para encontrar redes de complementaridade através de procedimentos não sequenciais, como o algoritmo de anelamento simulado ('simulated annealing' - SSM), implementado no programa SITES (ver Possingham *et al*., 2000). Entretanto, antes de definir melhor o problema da otimização, é preciso pensar que, em muitas ocasiões (i.e., especialmente ao se utilizar dados amplos de distribuição geográfica e modelos simples de representação com base em dados de presença-ausência), existem muitas soluções 'mínimas' possíveis no espaço geográfico. Ou seja, é possível encontrar várias combinações de áreas no espaço que resolvam as equações e assim representem todas as espécies em um número mínimo de áreas. Assim, um mapa das frequências relativas das células nas múltiplas soluções indica sua importância relativa no sentido de alcançar as metas de conservação estabelecidas. Essa frequência é um estimador da "insubstituibilidade" das áreas (Meir *et al*., 2004; Diniz-Filho *et al*., 2006).

Para se compreender melhor o significado da insubstituibilidade, imagine-se uma espécie qualquer que exista apenas em uma única unidade de planejamento. Se o objetivo é representar todas as espécies pelo menos uma vez, essa unidade que contem essa espécie deve ser incluída em todos os possíveis sistemas de reservas, independentemente de qualquer outro aspecto do modelo ou da presença de outras espécies. Caso isso não ocorra, a meta de conservação de representar todas as espécies pelo menos uma vez não será alcançada. Portanto, neste exemplo, a área que contém a espécie terá uma frequência 1.0 (100%) nas múltiplas soluções obtidas, ou seja, possuirá uma insubstituibilidade máxima.

Para os dados de Elapidae no Novo Mundo, o SSM foi aplicado objetivando representar cada uma das 73 espécies pelo menos uma vez. Cada uma das soluções encontrada pelo SSM possui 25 células, de modo que este seria o menor número de células necessário para representar as 73 espécies pelo menos uma vez. A frequência de cada uma das células em 100 soluções mínimas estima a sua insubstituibilidade e mostra regiões importantes para conservação principalmente no extremo noroeste da América do Sul, próximo ao Panamá (Figura 8).

Entretanto, pode-se aumentar a complexidade do modelo do SSM incorporando-se outros custos ao problema de otimização. Com base em dados de ocupação humana, seria possível, por exemplo, encontrar a solução que maximiza a representatividade da espécie, mas que incorpora apenas as células com a menor ocupação

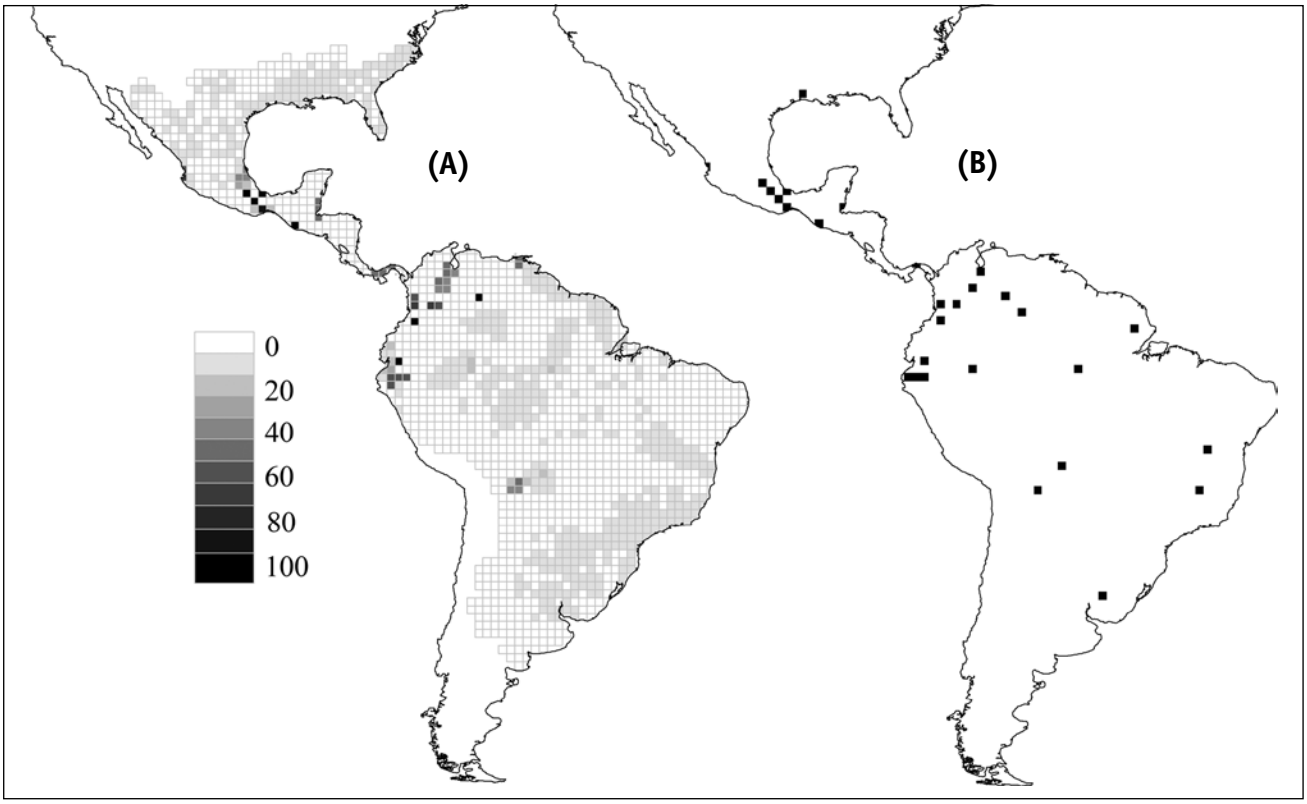

FIGURA 8 – Padrões de insubstituibilidade (A) obtidos pelo programa SITES para representar as 73 espécies de Elapidae pelo menos uma vez, e solução única com 25 células (B) representando todas as espécies, mas, ao mesmo tempo, maximizando a produtividade (AET) nas células selecionadas.

possível. Outra possibilidade seria utilizar um dos preditores ambientais definidos anteriormente, como AET, para garantir que as unidades selecionadas estejam em condições ambientais adequadas para a ocorrência das espécies. Como neste caso foi adicionada ao modelo uma variável quantitativa (AET), as múltiplas soluções possuem custos finais diferentes, de modo que é possível escolher uma das soluções como a de menor "custo total", ou seja, que representa todas as espécies no ambiente mais favorável possível (com maior soma dos valores de AET nas células que a compõe) (Figura 8).

Finalmente, seria possível ainda utilizar a classificação com base na distância RD e realizar essas análises para grupos distintos, de espécies basais e derivadas. Neste exemplo, o número de espécies em cada uma das classes é pequeno, mas isso permitirá, em um certo sentido, otimizar as estratégias de conservação em um contexto de diversidade filogenética (ver Purvis *et al*. 2005), no qual regiões que possuem espécies mais basais, possuem maior quantitadade de "informação evolutiva" e deveriam ter prioridade em relação a regiões com mais espécies relacionadas filogeneticamente, que seriam de certo modo redundantes.

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. José Maria Cardoso da Silva pelo convite para participar do simpósio "Os desafios científicos para a conservação da biodiversidade no Brasil", realizado durante o XXVII Congresso Brasileiro de Zoologia. Nosso trabalho sobre padrões de diversidade tem sido constantemente apoiado pelo CNPq (procs. 301259/2005-4 to 470918/2006-3 JAFDF), CAPES (bolsas de Doutorado de L.C. Terribile e T.F.V.B. Rangel) e pela FUNAPE/UFG. T.F.V.B. Rangel recebe também apoio financeiro de Fulbright/CAPES, NSF e University of Connecticut, para desenvolvimento de programas de simulação de padrões de diversidade.

Referências bibliográficas

Allen, A.P., J.H. Brown & J.F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. Science 297: 1545-1548.

Anacleto, T.C.S., J.A.F. Diniz & M.V.C. Vital. 2006. Estimating potential geographic ranges of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae) in Brazil under niche-based models. Mammalia 70: 202-213.

Araújo, M.B. & R.G. Pearson. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. Ecography 28: 693-695

Brown, J.H. & B.A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. Science 243: 1145-1150.

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information – theoretical approach. Springer, New York.

Brown, J.H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.

Campbell, J.A. & W.W. Lamar. 2004. The venomous reptiles of the Western Hemisphere. (Vol I and II). Cornell University Press, New York.

Chown, S.L. & L.J. Gaston. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. Trends in Ecology and Evolution 15: 311-315.

Church, R.L., D.M. Stoms & F.W. Davis. 1996. Reserve selection as a maximal covering location problem. Biological Conservation 76: 105-112.

Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. The American Naturalist 137: 27-49.

Currie, D.J., G.G. Mittelbach, H.V. Cornell, R. Field, J-F. Guégan, B.A. Hawkins, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien & J.R.G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters 7: 1121-1134.

Diniz-Filho J.A.F., L.M. Bini, M.P. Pinto, T.F.L.V.B. Rangel, P. Carvalho & R. P. Bastos. 2006. Anuran species richness, complementarity and conservation conflicts in Brazilian Cerrado. Acta Oecologica 29: 9-15.

Diniz-Filho, J.A.F., T.F.L.V.B. Rangel, L.M. Bini & B.A. Hawkins. 2007. Macroevolutionary dynamics in environmental space and the latitudinal diversity gradient in New World birds. Proc. Roy. Soc. B 274: 43-52.

Dobhzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. Amer. Sci 38: 209-221.

Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. Pattern and Process in Macroecology. Blackwell Science, Oxford.

Grenyer, R., C.D.L. Orme, S.F. Jackson, G.H. Thomas, R.G. Davies, T.J. Davies, K.E. Jones, V.A. Olson, R.S. Ridgely, P.C. Rasmussen, T. Ding, P.M. Bennett, T.M. Blackburn, K.J. Gaston, J.L. Gittleman & I.P.F. Owens. 2006. Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. Nature 444: 93-96.

Hawkins, B.A. 2001. Ecology's oldest pattern? Trends in Ecology and Evolutio 16: 470.

Hawkins, B.A. 2004. Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? Basic and Applied Ecology 5: 1-3.

Hawkins, B.A., R. Field, H.V. Cornell, D.J. Currie, J-F. Guégan, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, G.G. Mittelbach, T. Oberdorff, E.M. O'Brien, E.E. Porter & J.R.G. Turner. 2003a. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. Ecology 84: 3105-3117.

Hawkins, B.A., E.E. Porter & J.A.F. Diniz-Filho. 2003b. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. Ecology 84: 1608-1623.

Hawkins B.A., J.A.F. Diniz-Filho & S.A. Soeller. 2005. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. Journal Biogeography 32: 1035-1042.

Hawkins, B.A., J.A.F. Diniz-Filho, C.A. Jaramillo & S.A. Soeller. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. Journal of Biogeography 33:770-780.

Hawkins, B.A., J.A.F. Diniz-Filho, C.A. Jaramillo & S.A. Soeller. 2007. Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. The American Naturalist 170: S16-S27 Supplement.

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are these so many kinds of animals? The American Naturalist 93: 145-159.

Jablonski, D., K. Roy & J.W. Valentine. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. Science 314: 102-106.

Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.

Loyola, D.R. & T.M. Lewinsohn. 2009. Diferentes abordagens para seleção de prioridades de conservação em um contexto macrogeográfico. Megadiversidade 5(1): 29-42.

MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York.

Margules, C.R. & R.L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. Nature 45: 243-253.

Marquet, P.A., M. Fernández, S.A. Navarrete & C. Valdovinos. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In: M. Lomolino & L.R. Heaney (eds.). Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature. pp 191-209. Sinauer Associates, Massachusetts.

Maurer, B.A. 1999. Untangling Ecological Complexity. University of Chicago Press, Chicago.

Meir, E., S. Andelman & H.P. Possingham. 2004. Does conservation planning matter in a dynamic and uncertain world? Ecology Letters 7: 615-622.

Mittelbach, G.G., D.W. Schemske, H.V. Cornell, A.P. Allen, J.M. Brown, M.B. Bush, S.P. Harrison, A.H. Hurlbert, N. Knowlton, H.A. Lessios, C.M. McCain, A.R. McCune, L.A. McDade, M.A. McPeek, T.J. Near, T.D. Price, R.E. Ricklefs, K. Roy, D.F. Sax, D. Schluter, J.M. Sobel & M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. Ecology Letters 10: 315-331.

Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. The American Naturalist 100: 33-46.

Possingham, H., I. Ball & S. Andelman. 2000. Mathematical methods for identifying representative reserve networks. In Quantitative methods for conservation biology (eds S. Ferson & M. Burgman), pp. 291-306. Springer-Verlag, New York.

Pressey, R.L., H.P. Possingham & J.R. Day. 1997. Effectiveness of alternative heuristic algorithms for identifying indicative minimum requirements for conservation reserves. Biological Conservation 80: 207-219.

Purvis, A., J.L. Gittleman & T. Brooks. 2005. Phylogeny and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

Rahbek, C. & G.R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. Proceedings of the National Academy of Sciences 98: 4534-4539.

Rangel, T.F.L.V.B., J.A.F. Diniz-Filho & L.M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography.Global Ecology and Biogeography 15: 321-327.

Rangel, T.F.L.V.B., J.A.F. Diniz-Filho & R.K. Colwell. 2007. Species richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern oriented simulation experiment. The American Naturalist 170: 602-616.

Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7: 1-15.

Ricklefs, R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity- environment relationship. Ecology 87: S3-S13.

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. Oikos 65: 514-527.

Roy, K. & E.E. Goldberg. 2007. Origination, extinction, and dispersal: Integrative models for understanding present-day diversity gradients. American Naturalist 170: S71-S85 Supplement.

Stockwell, D.R.B. & I.R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. Mathematics and Computers in Simulation 33: 385-390.

Weir, J.T. & D. Schluter. 2007. The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. Science 315: 1574-1576.

Whittaker, R.J., K.J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. Journal of Biogeography 28: 453-470.

Whittaker, R.J., M.B. Araújo, P. Jepson, R.J. Ladle, J.E.M. Watson & K.J. Willis. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions 11: 3-23.

Wiens, J.J. & M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. Trends in Ecology and Evolution 19: 639-644.

Wiens, J.J., G. Parra-Olea, M. Garcia-Paris, D.B. Wake. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. Proc. R. Soc. B 274: 919-928.

Willig, M.R., D.M. Kaufman & R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 273-309.