Componentes filogenéticos e adaptativos em padrões ecogeográficos

José Alexandre Felizola Diniz-Filho
Levi Carina Terribile

Métodos comparativos têm sido amplamente utilizados na Biologia para a interpretação dos processos envolvidos na evolução das espécies. Mais recentemente, tais métodos ganharam aplicação no contexto macroecológico, para inferir processos de adaptação a partir de comparações interespecíficas em grandes escalas espaciais. Neste artigo, além das novas tendências neste campo de pesquisa, os autores apresentam uma análise filogenética comparativa do padrão global de tamanho corpóreo das espécies de serpentes da família Viperidae. Essa abordagem exemplifica a importância da utilização de métodos filogenéticos para a compreensão dos processos ecológicos e evolutivos na variação macroecológica de características biológicas.

Composants philogénétiques et adaptatifs selon des patrons écogéographiques

La méthode comparative est très utilisée actuellement par la Biologie pour l'interprétation de certaines particularités qui constituent le procès d'évolution des espèces. Plus récemment de telles méthodes ont gagné le contexte macroécologique, pour inférer des résultats d'adaptation à partir de comparaisons inter-spécifiques qui tiennent compte de grandes échelles espaciales. Dans cet article, les auteurs présentent les nouvelles tendances dans ce champs des recherches scientifiques, suivies d'une analyse philogénétique comparative du patron global de la taille du corps des espèces des serpents de la famille Viperidae. Cette approche montre l'importance de l'utilisation des méthodes philogénétiques pour la compréhension des processus écologiques et évolutifs en tenant compte de la variation macroécologique des caractéristiques biologiques.

O método comparativo tem sido, desde o início do século XIX, a maneira mais utilizada para inferir processos de adaptação a partir da variação fenotípica entre populações e entre espécies.[1] O uso do termo adaptação é um dos mais complicados em Biologia, mas, sob um ponto de vista estrito, pode-se definir adaptação como uma modificação no fenótipo resultante da ação direta da seleção natural (ou seja, uma resposta evolutiva à seleção natural[2]). Experimentos manipulativos, capazes de detectar efetivamente a ação da seleção natural[3], só podem ser realizados em escalas de tempo curtas, envolvendo processos ecológicos simples, o que limita sua aplicabilidade na compreensão dos processos evolutivos. Por outro lado, a análise comparativa é baseada apenas em dados observacionais, sendo, portanto, limitada em termos de inferências causais principalmente por efeitos de perturbação por outras variáveis e fatores evolutivos.[4] Em um contexto mais biológico, a avaliação de processos de seleção natural e adaptação a partir de correlações entre variação fenotípica e variação ambiental possui uma série de problemas que, de fato, levaram a uma sobreestimativa da importância desses processos na explicação de variações entre populações naturais e espécies, criando o chamado "paradigma Panglossiano"[5].

No caso dos métodos comparativos e de uma perspectiva analítica, o ponto mais relevante é a questão da dependência estatística entre as unidades (populações ou espécies)[6]. Essa não-independência é gerada pelos padrões de ancestralidade, que estão expressos nas relações filogenéticas entre as espécies e que fazem com que espécies mais próximas tendam a ser mais similares do que o esperado ao acaso. Assim, quando duas características são correlacionadas ao longo de espécies, parte da sua covariância é atribuída ao simples fato destas espécies compartilharem um ancestral comum. Estatisticamente, isso leva a um aumento do erro Tipo I em análises de correlação ou regressão, de modo que coeficientes aparentemente significativos tendem a ser muito freqüentes (o que biologicamente explica o reforço do "paradigma Panglossiano" de Gould & Lewontin[7]).

Assim, é necessário utilizar métodos mais complexos para inferir processos de adaptação a partir de dados observacionais utilizando técnicas de correlação. Esses métodos devem incorporar de forma explícita a filogenia entre as espécies, de modo que a parte da covariância explicada por ancestralidade comum possa ser quantificada e controlada estatisticamente. Os primeiros métodos filogenéticos com-

[1] HARVEY, P. H. & PAGEL, M. *The comparative method in ecolutionary biology.* Oxford: Oxford Univ. Press, 1991.

[2] *Scientific American*, 239(3): 157-169, 1978.

[3] *American Naturalist*, 136(4): 560-568, 1990.

[4] SHIPLEY, B. *Cause and Correlation in Biology*: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

[5] *Proceedings of the Royal Society*, London, 205:581-598, 1979.
Journal of Biogeography, 35: 577-578, 2008.

[6] *American Naturalist*, 125:1-15, 1985.

[7] *Proceedings of the Royal Society*, London, 205:581-598, 1979.

parativos foram desenvolvidos a partir da década de 1980[8], embora diversas tentativas anteriores de levar em consideração efeitos de ancestralidade tenham sido propostas[9].

Mais recentemente, um problema adicional para inferir processos de adaptação a partir de comparações interespecíficas surgiu no contexto do novo campo da macroecologia.[10] Segundo a definição original, a macroecologia seria:

> *... a non-experimental, statistical investigation of the relationship between the dynamics and interactions of species populations that have been studied on small scales by ecologists and processes of speciation, extinction and expansion and contraction of ranges that have been investigated on much larger scales by biogeographers, paleontologists and macroevolutionists*.

A unidade básica de análise em macroecologia é a área de distribuição geográfica de uma espécie, sendo que os demais padrões tendem a emergir como resultante das suas sobreposições (gerando padrões de riqueza de espécies, por exemplo) ou de como as outras características ecológicas das espécies evoluem em associação com essas distribuições. Assim, é interessante avaliar como uma característica fenotípica varia entre as espécies, mas é preciso também levar em consideração que essas espécies estão distribuídas no espaço geográfico (e, consequentemente, no espaço ambiental). Nesse contexto, é possível tentar avaliar se a distribuição geográfica da espécie afeta a sua característica fenotípica ou se a característica fenotípica explica a distribuição geográfica da espécie. Por exemplo, vários trabalhos recentes têm retomado as chamadas regras "ecogeográficas" criadas a partir do século XIX, como é o caso da regra de Bergmann (proposta pelo autor em 1847). Segundo Carl Bergmann, organismos endotermos de maior porte estariam mais bem adaptados a regiões de clima frio (por um mecanismo de termoregulação – mas ver Rodriguez *et al*.[11] para outros mecanismos possíveis) e isso geraria um gradiente geográfico no tamanho do corpo das espécies (ou populações de uma espécie).

Para avaliar esses padrões, bem como os processos ecológicos e evolutivos subjacentes a eles, existem diversas possibilidades[12]. Uma abordagem, usualmente chamada de abordagem interespecífica, seria associar as características da espécie (o tamanho do corpo médio, por exemplo) às coordenadas geográficas ou a uma medida de tendência central em um componente de variação ambiental (temperatura, por exemplo). Essa abordagem, entretanto, é problemática por causa da medida de tendência central no ambiente,

[8] *American Naturalist*, *Op. cit.*, 1985.
Evolution, 39:1335-1351, 1985.

[9] HARVEY, P. H. & PAGEL, M. *Op. cit.*

[10] BROWN, J. H. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1995.

[11] *Global Ecology and Biogeography*, 15:185-193, 2006.

[12] *Journal of Biogeography*, 35: 483-500, 2008.

já que algumas espécies ocorrem em grandes extensões geográficas, o que torna a medida de tendência central pouco informativa (espécies com extensões curtas não são problemáticas). A outra possibilidade é chamada de abordagem de assembléias, que usa como variável resposta (fenótipo) a média das diferentes espécies que ocorrem em um local. O problema dessa abordagem é que a média das espécies em uma assembléia pode ser pouco informativa e sua avaliação conjunta pode misturar processos ecológicos e evolutivos atuando em diferentes espécies, em diferentes escalas de tempo[13].

[13] *Journal of Biogeography*, 2009, *in press*.

De qualquer modo, nos dois casos, é possível levar em consideração os efeitos da ancestralidade comum, que permite desdobrar processos ecológicos e evolutivos que expliquem a relação entre a variação fenotípica e a ambiental. O objetivo deste artigo é apresentar alguns avanços recentes na aplicação de métodos filogenéticos comparativos que podem avaliar de forma mais detalhada esses processos.

Métodos filogenéticos comparativos e desdobramento de variância

Conforme já colocado, existem diversos métodos comparativos que procuram levar em consideração os efeitos da estrutura filogenética na análise da correlação entre duas ou mais características e que também podem responder a uma série de questões sobre a variação interespecífica nessas características[14]. No caso, serão discutidos principalmente os chamados métodos de desdobramento, ou partição, da variância, propostos originalmente por Cheverud *et al*.[15]. A idéia é que a variação total (T) em uma característica fenotípica possui pelo menos dois componentes, de modo que,

[14] *Evolution*, 55:1104-1109, 2001.

[15] *Evolution*, *Op. cit*., 1985.

$$T = P + S$$

onde P é o chamado componente filogenético e S é o componente específico. O princípio é que o componente P incorpora os efeitos de ancestralidade, ou seja, a parte da variação que é compartilhada entre as espécies (sendo esse compartilhamento função do tempo evolutivo que separa as diferentes espécies). Por outro lado, o componente S expressa os desvios dessa ancestralidade, ou seja, a parte da variação no fenótipo que é única àquela espécie. Existem vários métodos estatísticos para obter P, mas todos eles partem do princípio de que esse componente P pode ser expresso a partir das relações filogenéticas entre as espé-

cies, sendo, portanto, obtido a partir de um modelo dessas relações. Cheverud *et al*.[16] (ver também Gittleman & Kot[17]) propuseram originalmente que P pode ser obtido utilizando-se um modelo autoregressivo, de forma que

$$\mathbf{Y} = \rho\mathbf{W}\mathbf{Y} + \mathrm{E}$$

onde **Y** é a característica (T) e **W** é uma matriz de "pesos" entre os pares (i,j) de espécies, matriz definida a partir das relações filogenéticas. Quanto mais próximas forem duas espécies, maior é o valor de Wij. Pode-se ver, portanto, que o modelo acima é uma regressão (com intercepto igual a zero) entre **Y** e o termo **WY**, o qual é um produto matricial entre a característica **Y** e as relações filogenéticas **W**, de modo que o valor esperado de cada espécie (no lado esquerdo da equação) é de fato uma média entre todos os elementos de Y ponderada pelos pesos da filogenia. O coeficiente autoregressivo ρ regula o quanto essa ponderação afeta Y (sendo que ρ^2 é equivalente a um coeficiente de determinação em um modelo de regressão), e E é o termo residual desse modelo (que é, de fato, o componente S). Assim, se o valor de Y nas espécies é função do tempo de divergência entre elas, é possível dizer que quanto mais próximas as espécies, mais similares elas são. Portanto, o valor de Yi em uma espécie é totalmente explicado pelos valores de Y das demais espécies do grupo, ponderadas pela distância entre elas. Nesse caso, o coeficiente ρ tende a 1, e não há nenhuma variação no resíduo do modelo (já que o valor de Yi é totalmente predito pelo valor de Y nas demais espécies).

Na prática, o valor de ρ é menor do que 1, pois existem diferentes processos ecológicos e evolutivos atuando nas espécies de forma independente. Assim, após um processo de cladogênese, uma espécie tende a adquirir características (ou valores de Y) que são função de processos únicos que nela ocorrem, e que modificam a expectativa em relação às espécies ancestrais. Essa divergência aparece no componente S. Por exemplo, poder-se-ia imaginar que, sob um processo de Bergmann, uma espécie que passa a ocorrer em um clima temperado, originando-se de uma espécie tropical, tende a aumentar o tamanho do corpo; mas, outra espécie que permaneça em um ambiente tropical quente pode manter semelhante (ou diminuir) o tamanho do corpo. Esse aumento do corpo pode ser maior do que o esperado ao acaso e, portanto, seria um desvio em relação ao efeito simples de ancestralidade, de modo que a espécie temperada teria um valor residual (S) maior.

[16] *Evolution*, *Op. cit.*, 1985.

[17] *Systematic Zoology*, 39:227-241, 1990.

Existem outros métodos estatísticos para definir P, que não necessariamente partem de um modelo linear autoregressivo. Diniz-Filho *et al*.[18] propuseram um método chamado "Regressão por Autovetores Filogenéticos" (PVR, do inglês *Phylogenetic Eigenvector Regression*), o qual modela o valor de Y em função de autovetores extraídos da matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies. Esses autovetores tendem a expressar as relações entre as espécies em diferentes níveis na filogenia e, portanto, podem ser importantes para caracterizar padrões mais complexos e não-lineares, ou não-estacionares, entre diferentes grupos de espécies. O PVR é, pois, um método empírico que busca encontrar combinações de autovetores que maximizem o poder de explicação de Y. No caso, o valor de P é obtido pelo valor estimado de Y pelos autovetores utilizando um modelo de regressão múltipla, sendo possível o emprego de diferentes critérios para selecionar quais autovetores são incluídos no modelo (ver Diniz-Filho & Nabout[19]). Os resíduos do modelo de regressão múltipla constituem uma estimativa do componente S nas espécies.

[18] *Evolution*, 52:1247-1262, 1998.

[19] *Genetics and Molecular Biology*, 31(1):170-176, 2009.

Padrões geográficos nos componentes de variância

Diniz-Filho *et al*.[20] (ver também Ramirez *et al*.[21]) propuseram que os métodos de desdobramento, particularmente o PVR, poderiam servir para avaliar padrões ecogeográficos como a regra de Bergmann na abordagem de assembléia. O aspecto mais importante é que a aplicação do PVR resolveria o problema de combinar (inadvertidamente) processos ecológicos e evolutivos atuando em diferentes espécies. A idéia da abordagem de assembléia, conforme discutido anteriormente, é que a análise realiza-se a partir da média da característica Y nas diferentes espécies que ocorrem em um local, sendo essa média associada à variação ambiental (temperatura). Sob efeito de Bergmann, portanto, espera-se que haja uma correlação negativa entre a média das espécies que ocorrem em uma localidade e a temperatura mensurada nessa localidade.

Entretanto, existem vários problemas em inferir processos de adaptação (que explicariam a evolução do tamanho do corpo por uma resposta climática) a partir dessa correlação. Em primeiro lugar, a média entre espécies em uma localidade só indicaria adaptação se todas as espécies estivessem respondendo do mesmo modo ao clima, o que não é necessariamente verdade. De qualquer modo, essa resposta só indicaria uma adaptação se ocorresse indepen-

[20] *Ecography*, 30:598-608, 2007.

[21] *Global Ecology and Biogeography*, 17:100-110, 2008.

dentemente em todas as espécies. Poder-se-ia imaginar, por exemplo, que espécies de maior porte ocupam regiões temperadas simplesmente porque suas áreas de distribuição maiores englobam também essas regiões. Outra explicação possível é que as espécies grandes ocorrem nas regiões temperadas porque evoluíram naquela região a partir de um ancestral de grande porte, de modo que uma média mais elevada gerada pela coocorrência dessas espécies refletiria apenas conservação do estado ancestral e não resposta adaptativa.

Diniz-Filho *et al*.[22] propuseram que, ao invés de se avaliar se a média das espécies é maior em um dado local, seja avaliado se os desvios em relação ao ancestral variam geograficamente. Para tal, aplica-se o PVR a uma dada característica (tamanho do corpo, por exemplo) e mapeia-se qual o valor médio de S nas localidades. Valores médios de S maiores do que zero indicam que, em média, as espécies situadas em um dado local tendem a ser maiores do que o esperado pela filogenia (independente do seu tamanho original), e se há uma correlação positiva entre desvios médios e temperatura, isso satisfaz uma análise adaptativa do gradiente de tamanho, pois indica que as diferentes espécies, de forma independente, estão aumentando de tamanho em relação ao ancestral por estarem ocupando regiões mais frias.

Diniz-Filho *et al*.[23] mostraram, por exemplo, que as espécies de mamíferos da ordem Carnivora que ocorrem em regiões mais frias da Europa são de fato aquelas que possuem desvios positivos maiores em relação ao ancestral (componentes S-médios positivos e elevados). Isso reforça a existência de um padrão adaptativo para o tamanho do corpo. Entretanto, outras análises em escala global mostram que os padrões de tamanho do corpo em Carnivora são bem mais complexos e, de fato, sugerem que uma combinação de processos adaptativos (como o efeito de Bergmann) e padrões macroevolutivos, além de respostas à ocupação humana, explicam a variação geográfica nessa característica. Em escala global, embora os desvios tendam a estar positivamente correlacionados com variação climática, os valores médios de S (e médios de P) tendem a estar inversamente correlacionados com o clima, de modo que as espécies de maior porte ocorrem nas regiões tropicais. Diniz-Filho *et al*.[24] interpretaram esse padrão inverso (ver também Rodriguez *et al*.[25]) como resultante de um maior *turnover* (substituição) de fauna nas regiões temperadas, fato que estaria associado a uma tendência macroevolutiva no tamanho do

[22] *Ecography*, 30:598-608, 2007.

[23] *Ecography*, *Op. cit*., 2007.

[24] *Journal of Biogeography*, *Op. cit.*, 2009.

[25] *Global Ecology and Biogeography*, 15:185-193, 2006. *Global Ecology and Biogeography*, 17:274-283, 2008.

corpo (regra de Cope), o que, por sua vez, favoreceria a extinção dessas espécies. Na realidade, a análise que leva em conta os componentes geográficos do PVR permite inferir um conflito de processos de seleção atuando em diferentes níveis hierárquicos: uma adaptação climática (Bergmann) geraria tamanhos maiores do corpo, bem como uma tendência à especiação para tamanhos maiores (Cope); essa tendência, por sua vez, levaria a uma maior especialização na dieta e a um risco maior de extinção (e maior *turnover* de fauna), devido a uma instabilidade climática maior.[26]

[26] *Science*, 305:101-103, 2004.

Aplicação

Para exemplificar a estrutura teórica delineada acima, é apresentada a seguir uma análise do padrão global de variação no tamanho corpóreo de 228 espécies de serpentes venenosas da família Viperidae, conforme a abordagem de assembléia citada anteriormente. Tais serpentes pertencem ao grupo evolutivo das Caenophidia (serpentes "avançadas"), cuja característica principal é a utilização de veneno para subjugar suas presas[27]. De modo geral, as espécies viperídeas são encontradas tanto em florestas tropicais, quanto em desertos e regiões de montanha, e ocorrem em todos os continentes, com exceção da Antártica e Austrália.[28] Alguns estudos têm demonstrado que, ao contrário dos organismos endotermos, animais ectotermos apresentam um padrão inverso de tamanho corpóreo, ou seja, há uma tendência de aumento de tamanho em regiões tropicais, como é o caso de estudos desenvolvidos com répteis escamados e anfíbios[29]. Esse padrão tem sido denominado de padrão inverso de Bergmann[30].

[27] *Systematic Biology*, 54:439-49, 2003.

[28] CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Vol I & II. New York: Cornell University Press, 2004.

[29] *Journal of Biogeography,* 33: 781-793, 2006.
Evolutionary Biology, 8:68, 2008.

[30] *Evolution*, 57:1151-1163, 2003.

Para esta análise, dados de tamanho corpóreo (comprimento total máximo em mm) para cada espécie de serpente foram obtidos da literatura disponível (ver Terribile *et al.*[31]) e mapeados em escala logarítmica (log10) sobre uma grade de células de tamanho 110 x 110km. A partir do mapeamento desses dados, foi calculada a média aritmética de tamanho corpóreo em cada célula, cujo padrão global é apresentado na figura 1. É possível observar uma tendência bastante clara do padrão inverso de Bergmann (isto é, aumento do tamanho médio das espécies em direção a baixas latitudes) na América do Sul e no Velho Mundo.

[31] *Biological Journal of Linnean Society*, 98:94-109, 2009.

Inicialmente, tal padrão foi avaliado a partir das hipóteses climático-ambientais desenvolvidas para explicar os processos ecológicos subjacentes à variação macroecológica do tamanho do corpo[32]. Para tanto, foram utilizadas as seguintes variáveis: temperatura média anual, precipitação

[32] *Global Ecology and Biogeography*, 17:100-110, 2008.
Diversity and Distributions, 5:165-174, 1999.

anual total, índice global de vegetação (GVI) e variação topográfica. O modelo de regressão múltipla revelou que essas variáveis, simultaneamente, explicaram 37% da variação geográfica no tamanho corpóreo (tabela 1).

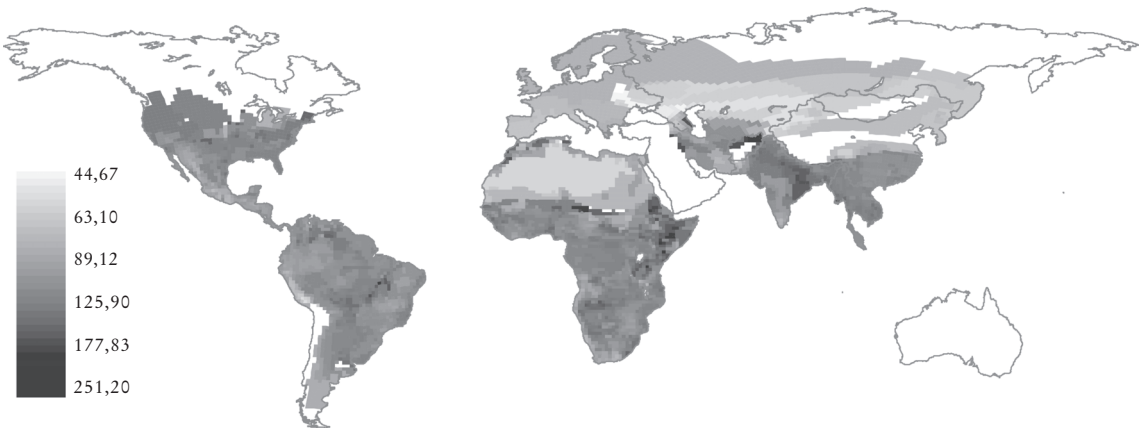

Figura 1: Padrão geográfico global do tamanho médio do corpo das espécies de Viperidae.

Tabela 1: Resultados dos modelos de regressão múltipla do tamanho médio e dos componentes filogenético (P) e adaptativo (S) das 228 espécies de serpentes de Viperidae. R^2 = coeficiente de determinação do modelo; TC = tamanho corpóreo; P = componente filogenético; S = componente adaptativo.

Variáveis & R^2	**TC médio**	**P médio**	**S médio**
Temperatura	0.415	-0.171	0.410
Precipitação	0.116	0.184	-0.001
GVI	0.250	0.238	0.306
Variação topográfica	0.104	0.171	-0.008
R^2	*0.376*	*0.183*	*0.321*

Considerando o baixo ajuste do modelo ambiental (R^2=0.376), torna-se necessário avaliar se um modelo puramente ecológico é suficiente para explicar o padrão observado, ou se outros componentes históricos e evolutivos estão subjacentes a esse gradiente. Assim, a variação no tamanho das serpentes viperídeas foi analisado por meio do método de partição PVR, de acordo com o arcabouço teórico descrito anteriormente. Para tanto, construiu-se uma filogenia para as espécies da família Viperidae estabelecendo-se as relações filogenéticas a partir do gênero, de acordo com as filogenias de Lenk *et al.*[33], Malhotra & Thorpe[34] e Castoe & Parkinson[35].

[33] *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19:94-104, 2001.

[34] *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32:83-100, 2004.

[35] *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39:91-110, 2006.

Seguindo o protocolo de análise do PVR, fez-se a regressão do tamanho médio do corpo contra os autovetores extraídos da matriz de distâncias filogenéticas. Esse "modelo filogenético" explicou apenas 20% da variação no tamanho médio de Viperidae, o que sugere que a variação no tamanho, neste caso, não é explicada pela ancestralidade comum entre as espécies. Ao se desmembrar a variação total do tamanho do corpo em dois componentes, filogenético (P) e adaptativo (S), observa-se ainda um sinal adaptativo no tamanho do corpo dos viperídeos, visto que 32,1% da variação no componente S foram explicados pelo modelo ambiental (tabela 1). Mais importante, porém, é o padrão resultante do mapeamento dos valores médios de S (figura 2), em que se observa um forte padrão inverso de Bergmann, sugerindo que espécies localizadas em regiões tropicais tendem a ser maiores do que o esperado pela filogenia. Além disso, há uma correlação positiva elevada entre os valores médios de S e duas variáveis ambientais (temperatura e índice de vegetação). Portanto, tais resultados indicam que a variação no tamanho médio do corpo de Viperidae pode ser uma resposta adaptativa à variação climático/ambiental, em detrimento das relações filogenéticas entre as espécies.

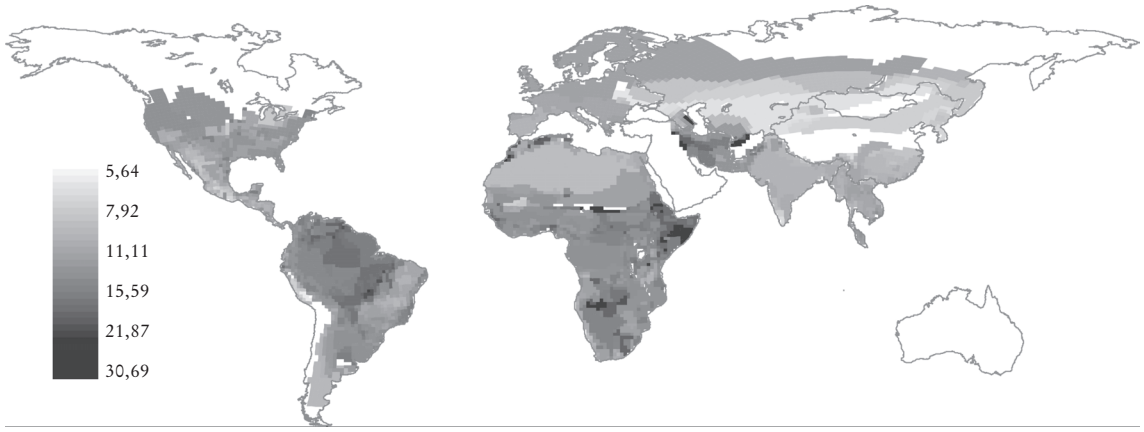

Figura 2: Padrão geográfico global dos valores médios do componente S (adaptativo) nas espécies de Viperidae.

Temperatura e índice de vegetação têm sido associados a duas hipóteses que explicam o padrão inverso de Bergmann em organismos ectotermos: equilíbrio térmico e produtividade primária, respectivamente. A hipótese de equilíbrio térmico é baseada nas estratégias adotadas pelos

organismos ectotermos para manutenção de temperaturas corpóreas ótimas[36]. Estudos têm sugerido que as flutuações térmicas diárias (especialmente na temperatura e quantidade de energia solar) em altitudes maiores diminuem a quantidade de horas disponíveis para as atividades das serpentes, como termorregulação, forrageamento e atividades reprodutivas[37]. Sob tais circunstâncias, espera-se que organismos com tamanhos menores, cuja área de superfície corpórea se configura maior com relação ao volume, sejam favorecidos pelo fato de que conseguem controlar suas temperaturas corpóreas mais facilmente (por exemplo, aquecer mais rapidamente) e, portanto, tenham mais tempo disponível para outras atividades ecológicas[38]. Por outro lado, em regiões tropicais com maior disponibilidade de energia, as restrições termorregulatórias são menores, o que permitira a esses organismos atingir um tamanho maior. Além disso, com base na associação do tamanho médio do corpo com GVI, é possível sugerir que a maior disponibilidade de alimento nas regiões tropicais tenha permitido às espécies viperídeas dessas regiões atingirem um tamanho maior que o das espécies de regiões temperadas[39].

A abordagem apresentada neste artigo exemplifica a importância da utilização de métodos filogenéticos comparativos para análise e compreensão dos processos ecológicos e evolutivos envolvidos na variação macroecológica de características biológicas. Certamente, a crescente utilização desses métodos e as perspectivas de avanços teóricos e metodológicos nas técnicas de análise propiciarão novas respostas a uma ampla gama de questões em macroecologia e ecologia geográfica.

[36] *The American Naturalist*, 115:92-112, 1980.

[37] *Ecography*, 26:107-117, 2003.

[38] *Physiological and Biochemical Zoology*, 73:508-516, 2000. *Oikos*, 97:59-68, 2002. *Proceedings of the Royal Society B*, 270:995-1004, 2003.

[39] *Journal of Animal Ecology*, 60:253-267, 1991. *Journal of Animal Ecology*, 69:952-958, 2000.

José Alexandre Felizola Diniz-Filho é graduado e doutor em Ciências Biológicas, professor do Departamento de Ecologia da Universidade Federal de Goiás e pesquisador 1A do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

diniz@icb.ufg.br

Levi Carina Terribile é graduada e doutora em Biologia e professora da Universidade Federal de Goiás, Unidade Jatobá, Campus Jataí, Goiás.

levicarina@gmail.com