

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

**Macroecologia do gênero *Uca* (Crustacea,  
Decapoda): padrões de diversidade, distribuição  
e respostas às mudanças climáticas globais**

JOÃO CARLOS NABOUT

Goiânia  
2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

**Macroecologia do gênero *Uca* (Crustacea,  
Decapoda): padrões de diversidade, distribuição  
e respostas às mudanças climáticas globais**

JOÃO CARLOS NABOUT

Tese apresentada ao Programa de  
Doutorado em Ciências Ambientais da  
Universidade Federal de Goiás, para  
obtenção do título de Doutor em Ciências  
Ambientais.

Área de Concentração: Estrutura e  
dinâmica ambiental.

Orientador: Dr. Luis Maurício Bini.

Goiânia  
2009



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DOUTORADO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

## FOLHA DE APROVAÇÃO

Membros da Banca Examinadora de Defesa Pública de Tese de Doutorado em Ciências Ambientais, Nº 007/2009, realizada em 17 de novembro de 2009.

## FOLHA DE APROVAÇÃO

Prof. Dr. Luis Maurício Bini - UFG

Prof. Dr. Fausto Miziara - UFG

Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior - UFG

Ludgero Cardoso Galli Vieira - UnB

Sidinei Magela Thomaz - UEM

Para meus eternos companheiros:

Thannya, Janeit e Hedo

## **Agradecimentos**

Devido a colaboração, amizade e incentivo de inúmeras pessoas que esse trabalho pôde ser concretizado, por isso, agradeço a todas as pessoas que de diversas formas compartilharam comigo os momentos de elaboração deste trabalho.

À Universidade Federal de Goiás e ao Programa de Doutorado em Ciências Ambientais, por terem tornado esse trabalho possível

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

Aos professores e colegas do Programa de Doutorado em Ciências Ambientais.

Aos professores Luis Maurício Bini e José Alexandre Felizola Diniz-Filho, que com enorme simpatia, me incentivaram na vida acadêmica e me deram oportunidade de trabalhar com macroecologia.

Ao professor Paulo De Marco Júnior, que certamente foi essencial no meu interesse por modelagem de distribuição de espécies, técnica fundamental para o desenvolvimento desse trabalho.

Ao professor Rogério Pereira Bastos, sempre coerente em suas opiniões, as quais foram fundamentais para minha atividade acadêmica

Todos os amigos e parceiros de trabalho do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (LETS), Laboratório de Limnologia e Laboratório de Genética e Biodiversidade (LGBio).

À minha querida esposa Thannya, esse trabalho só foi possível por você estar ao meu lado, me proporcionando tranquilidade e alegria.

À minha família e a família Nascimento, por terem tido paciência durante minhas ausências e por terem me proporcionado momentos inesquecíveis durante calorosas confraternizações na fazenda da Dona Luzia.

## Sumário

Resumo.....	07
Abstract.....	09
Apresentação.....	11
Artigo 1    Literatura científica global sobre caranguejo <i>Uca</i> (Crustacea, Decapoda): Tendências e direções futuras.....	19
Artigo 2    Fatores que afetam a probabilidade de descrição de espécies do gênero <i>Uca</i> (Decapoda, Crustacea).....	38
Artigo 3    Autocorrelação filogenética e herdabilidade do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica de caranguejos <i>Uca</i> (Crustacea, Decapoda).....	60
Artigo 4    Impacto das mudanças climáticas globais sobre a diversidade de espécies de caranguejos do gênero <i>Uca</i> (Crustacea, Decapoda).....	83
Considerações finais.....	111
Apêndice.....	113

## Resumo

---

O gênero *Uca* é composto atualmente por 97 espécies, distribuídas mundialmente, ocupando ambientes costeiros marinhos, principalmente da região tropical. Diversos campos de pesquisa têm desenvolvido trabalhos usando o gênero *Uca* como modelo, entretanto, atualmente o conhecimento científico sobre esse grupo apresenta-se disperso, além disso, estudos sobre padrões globais e evolutivos ainda são incipientes. Dessa forma, considerando que o gênero *Uca* é taxonomicamente resolvidos (i.e., consenso na distribuição e identificação das espécies), apresenta ampla distribuição geográfica e existem topologias filogenéticas, estes tornam-se excelentes modelos para testar hipóteses macroecológicas, evolutivas e discutir efeitos de mudanças climáticas sobre organismos costeiros. O objetivo geral desse trabalho foi avaliar tendências e detectar vieses da literatura científica global de caranguejos do gênero *Uca*, bem como investigar padrões macroecológicos em escala global e a influência das mudanças climáticas na distribuição geográfica e riqueza de espécies desse grupo de caranguejo, além disso, associar as informações geradas para avançar em estratégias de conservação para essas espécies. Dessa forma, considerando o objetivo geral desse trabalho, foram gerados quatro artigos apresentados nessa tese. Dentre os resultados mais importantes, observamos que o número de artigos sobre *Uca* indexados na base Thomson ISI não aumentou ao longo dos anos (1991 até 2007), o que pode indicar que não houve aumento de interesse da comunidade científica com esse grupo de organismo, além disso, a maior parte da produção científica sobre *Uca* foi desenvolvidas por instituições dos Estados Unidos. Os estudos sobre *Uca* foram principalmente caracterizados como artigos de cunho populacional (i.e. analisaram atributos como densidade, distribuição e interações ecológicas). Apesar de um longo tempo não serem descritas novas espécies de *Uca* (última espécie foi descrita em 1987), os resultados da curva de acumulação de espécies demonstraram que o número total de espécies de *Uca* atualmente descrito é menor do que o número de espécies predito pela assíntota do modelo de Gompertz (preditos 134 espécies), sugerindo que existem novas espécies de *Uca* para serem descritas. Além disso, foram gerados modelos para explicar a data de descrição de espécies, baseado no tamanho da carapaça, tamanho da área de distribuição geográfica, influência humana nos locais de ocorrência das espécies e o tipo de habitat da espécie. Esses modelos foram confrontados e selecionados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC). O melhor modelo foi composto pelo tamanho da distribuição geográfica, tamanho do corpo e influência humana, explicando 37% da variação total dos dados, dessa forma, as espécies descritas primeiramente apresentaram maior tamanho corpóreo, maiores áreas de distribuição geográfica e ocorrem em regiões de elevada influência humana. Em outro artigo desenvolvido nessa tese, foi avaliado os níveis de herdabilidade filogenética do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica de espécies de *Uca*. A existência do sinal filogenético para o tamanho da distribuição geográfica pode auxiliar em estratégias para conservação, pois é possível prever o tamanho da distribuição geográfica de uma espécie caso se conheça o tamanho da distribuição de uma espécie filogeneticamente próxima. Entretanto, para as espécies de *Uca*, foi observado ausência de sinal filogenético para esse caráter. Somente a posição da distribuição geográfica (ao longo do eixo longitudinal) apresentou um forte padrão filogenético, possivelmente devido ao processo de especiação alopátrica vicariante e a estrutura geográfica dos clados. Para o último artigo, foram modelados os impactos das mudanças climáticas globais sobre a distribuição geográfica das espécies de *Uca*, gerando uma compreensão do deslocamento das espécies em direção aos pólos

e ainda produzindo um mapa de riqueza de espécies com base em cenário otimistas e pessimistas de mudanças climáticas globais. Os modelos gerados apresentaram bom desempenho, e grande parte das espécies de *Uca* apresentarão diminuição da distribuição geográfica acarretando perda de espécies (para cenários projetados para 2050), principalmente nas regiões tropicais, ainda assim, as espécies com pontos médios de ocorrência em ambos os hemisfério, tenderão a direcionar-se para os pólos nos cenários futuros de mudanças climáticas. Por fim, os resultados desse conjunto de artigos evidenciam a urgência de estudos ambientais para diversas espécies de *Uca* e de regiões costeiras (e.g. Indo-Oeste Pacífico) a fim de gerar um painel atualizado da distribuição e riqueza de espécies de *Uca*, que permitirão gerar estratégias locais para minimizar impactos das mudanças climáticas.

**Palavras-chaves:** Caranguejo violinista, cienciometria, distribuição geográfica, modelo de distribuição de espécie, conservação de nicho, aquecimento global.



## Abstract

---

**Macroecology of the genus *Uca* (Crustacea, Decapoda): Patterns of diversity, distribution and responses to global change.** The genus *Uca*, composed by 97 species, has a worldwide distribution on coastal marine regions, mainly in tropical environments. Many researches have used the genus *Uca* as a model of study, although the actual scientific knowledge about this group is dispersed. Moreover, few studies have investigated its global and evolutive patterns. In this sense, considering that the genus *Uca* has no taxonomic problems (there is a consensus about its distribution and species identification), presents wide geographical distribution and has phylogenetic topologies, this group can be used as an excellent model to test macroecological and evolutionary hypotheses, and to discuss the effects of climate change on coastal organisms. The aim of this study was to detect trends and biases in scientific literature about the genus *Uca*, as well as to assess macroecological patterns (at a global scale) and to evaluate the influence of climate change on the geographical range size and species richness. Moreover, we associated the information generated to improve conservation strategies for species of the genus *Uca*. Considering our goals, we generated four papers in this thesis. Among the most prominent results, we observed that, the number of papers about the genus *Uca* indexed in Thomson ISI database, did not increase between 1991 and 2007, which may indicate the lack of interest of the scientific community on this taxonomic group. Moreover, the majority of the scientific production about the genus *Uca* came from institutions in the USA. The studies about the genus *Uca* were mainly characterized as “population” papers (which analyzes population attributes such as density, distribution and ecological interactions). The results of species accumulation curve demonstrated that the total number of *Uca* species currently know (97 described species) is substantially lower than the number predicted by the asymptote of the Gompertz model (134 species predicted), suggesting that new species need to be described. However, a new species of *Uca* is not described since 1987. Models were generated to explain the date of species description based on the body size, geographical range size, human influence and the type of habitat of each species. These models were selected using the Akaike Information Criteria (AIC). The best model among the candidate ones (explaining 37% of the total variance) was composed by variables representing the geographical range size of species, their body size and the human influence on them. In other words, large-bodied species and those widely distributed, mainly in regions with elevated human influence, were described earlier. In another paper of this thesis, we evaluated the levels of phylogenetic heritability of species of the genus *Uca* on their geographical range size, shape and position. If a strong phylogenetic signal of geographic range sizes exists between close related species, we can predict the unknown geographic range of species through the known geographic range of its relatives, which is useful for conservation purposes. However, the absence of phylogenetic signal was evidenced for this trait. On the other hand, there was a strong phylogenetic pattern considering the position of the range (mainly along longitudinal axis), probably due to mechanisms of vicariant allopatric speciation and to the geographical structure of the cladogenesis of the group. In the last paper, the impact of global changes on geographic range size of genus *Uca* were modeled, producing a comprehension about a poleward shift and elaborating maps of species richness based in two scenarios of global change. The models generated presented good performance, and predictions are that the species will probably have reduced the geographical range size and some species will be extinct (considering two

scenarios until 2050), mainly in the tropical regions. Moreover, the range of species with midpoints in both hemispheres changed towards to poles in the future scenarios of climatic changes. Finally, the results of this set of papers highlighted the urgency of detailed studies for some species of *Uca*, and in some coastal marine regions (e.g. Indo-West Pacific) to evaluate the actual status of the distribution of species of the genus *Uca* and the real species richness of this genus. This is essential to generate local strategies aiming to minimize impacts of global change on coastal organisms.

**Key words:** Fiddler crabs, scientometric, geographic range, species distribution model, niche conservatism, global warming.

## **Apresentação**

---

Os ecossistemas costeiros marinhos há bastante tempo despertam o interesse da humanidade, seja por questões ambientais ou sócio-econômicas. Esse interesse deve-se ao fato de que ambientalmente, os ecossistemas costeiros abrigam grande variedade de habitats e uma enorme diversidade de espécies (Gray 1997; Mann 2000). Além disso, do ponto de vista social e econômico, os ambientes costeiros marinhos são primordiais para a manutenção do planeta. Estima-se que entre as regiões costeiras até a plataforma continental sejam gerados US\$14 trilhões em recursos (alimento e matéria prima) e serviços (ciclos de nutrientes) por ano, representado 43% da produção global (Costanza et al. 1997). Além da importância desse ambiente em escala global, atualmente existe um consenso científico de que os ambientes costeiros têm passado por forte impacto antrópico, ocasionando destruição de hábitat e perda de biodiversidade, principalmente devido à intensa exploração para a geração de recursos (IPCC 2001; Harley et al. 2006; Halpern et al. 2008).

É importante ressaltar que os esforços de conservação de ambientes costeiros marinhos são muito inferiores aos de ambientes terrestres e que o investimento em pesquisas sobre a biodiversidade marinha é 10 vezes inferior ao em estudos de biodiversidade terrestre (Hendriks et al. 2006; Duarte 2006). Esse viés reforça a importância e necessidade de se realizar estudos ecológicos em ambientes costeiros de forma a conhecer a diversidade de espécies e explorar padrões ecológicos, a fim de gerar conhecimento ambiental para propor áreas prioritárias para conservação da biodiversidade.

Existe atualmente uma grande variedade de autores discutindo o número de espécies existentes em ambientes marinhos (Bouchet 2006). Por exemplo, dentre os

Crustáceos, May (1988) estima que existem 39000 espécies, enquanto que Brusca & Brusca (2003) estimam haver 68171 espécies, e Bouchet (2006) acredita que existam 44950 espécies de Crustacea. Estas discrepâncias podem ser explicadas pelas constantes revisões taxonômicas e descrição de novas espécies, sendo que, considerando apenas os anos de 2002 e 2003, foram descritas em média 1635 novas espécies marinhas (Bouchet 2006).

Dentre estes vastos grupos taxonômicos de ambientes costeiros, destaca-se o grupo de caranguejo do gênero *Uca*, principalmente por apresentar-se globalmente distribuído. Este gênero pertence à ordem Decapoda e à família Ocypodidae e, até o presente, foram descritas 97 espécies (Rosenberg 2001). Estes caranguejos são encontrados principalmente em regiões de manguezais e estuários, ocupando habitats de diferentes concentrações orgânicas e substratos, tais como sedimentos lamosos ou secos como silte ou argila (Crane 1975) (ver apêndice 1, espécies descritas e algumas características como distribuição geográfica e tamanho do corpo).

O trabalho “*Fiddler crabs of the world, Ocypodidae: Genus Uca*”, desenvolvido por Crane (1975), foi um marco para os estudos sobre caranguejos do gênero *Uca*, pois influenciou e auxiliou muitos outros trabalhos sobre caranguejos desse gênero e de outras espécies, e foi fundamental também para o desenvolvimento deste trabalho. Todos os taxa descritos por J. Crane foram classificados como subespécies, mas numerosos outros autores têm elevado estas à categoria de espécie (e.g., Salmon et al. 1979; Thurman 1982; Barnwell & Thurman 1984; Collins et al. 1984; von Hagen & Jones 1989; Rosenberg 2001; Deto & Backwell 2009). Para o presente trabalho foi utilizada essa mesma prática.

A característica morfológica frequentemente observada nesse grupo de caranguejo é o acentuado dimorfismo sexual, no qual o macho apresenta uma quela

bastante desenvolvida, enquanto que a fêmea possui ambas as quelas diminutas. Nos dois sexos, as pequenas quelas são utilizadas para alimentação, enquanto que no macho a quela maior é utilizada para corte e combate com outros machos (Zeil et al. 2006). As espécies do gênero *Uca* apresentam olhos pequenos sobre longos pedúnculos (Crane 1975). Ademais, Crane (1975) separou dois subgrupos de caranguejo *Uca* com base nas características morfológicas (distância entre os pedúnculos oculares) e padrões reprodutivos, separando-os em: caranguejos de “frente larga” e de “frente estreita”.

O grupo de caranguejos *Uca* tem sido investigado há um longo tempo, com a primeira espécie descrito em 1758. Recentemente foram realizadas extensas revisões taxonômicas e uma melhor avaliação das relações filogenéticas entre as espécies (ver Rosenberg 2001). No entanto, estudos sobre padrões globais e evolutivos ainda são incipientes. Dessa forma, considerando o fato de que este gênero é taxonomicamente bem resolvido (i.e., consenso na distribuição e identificação das espécies), apresenta ampla distribuição geográfica e já terem sido propostas claras relações filogenéticas entre suas espécies (ver Rosenberg 2001), pode-se assumir que este se mostra um excelente modelo para testar hipóteses macroecológicas, evolutivas e discutir efeitos de mudanças climáticas sobre organismos costeiros.

Assim, o objetivo geral deste trabalho foi avaliar os padrões macroecológicos em escala global e a influência das mudanças climática globais sobre a distribuição e diversidade de espécies do gênero *Uca*. Para isso, o presente trabalho apresenta-se dividido em quatro artigos apresentados brevemente abaixo:

**Artigo 1:** “Literatura científica global sobre caranguejo *Uca* (Crustacea, Decapoda): Tendências e direções futuras”. Para esse trabalho, buscou-se uma extensa pesquisa bibliométrica, retirada da base de dados disponibilizada pelo Thompson ISI,

possibilitando identificar tendência de publicação, países e revistas que mais publicam sobre caranguejo *Uca*, bem como as espécies mais estudadas e quais tipos de trabalho têm sido desenvolvidos usando esse grupo de organismos (i.e. comportamental, populacional, genético, e outros). A cienciometria é uma ferramenta importante que auxilia na compreensão dos estudos já desenvolvidos sobre um tema de interesse. A análise dos estudos já realizados sobre o grupo de caranguejo *Uca* fornece subsídios para novos avanços científicos, portanto, os resultados obtidos desse artigo foram fundamentais para orientar o desenvolvimento dos demais artigos desta tese. Este artigo será submetido à uma revista especialista em crustáceos, a *Journal of Crustacean Biology*.

**Artigo 2:** “Fatores que afetam a probabilidade de descrição de espécies do gênero *Uca* (Decapoda, Crustacea)”. Nesse artigo, estimou-se a curva de acumulação de espécies para avaliar se existem novas espécies de caranguejo *Uca* a serem descritas. Além disso, utilizando técnicas de seleção de modelo (critério de informação de Akaike, AIC), buscou-se compreender quais atributos, morfológicos (i.e. largura da carapaça, área da distribuição geográfica) ou das características de distribuição das espécies (i.e influência humana e tipo de hábitat), estão relacionados com a data de descrição de espécies de *Uca*. Com o desenvolvimento desse artigo, foi possível compreender o processo de descrição de espécies desse gênero, e ainda, estimar se existem (e quantas possíveis) espécies para serem descritas, além das características (i.e. morfológicas e das regiões de ocorrência) das espécies não-descritas, e sugerir regiões que possam conter novas espécies, orientando futuros trabalhos. Esse artigo será submetido para *Zoological Studies*.

**Artigo 3:** “Autocorrelação filogenética e herdabilidade do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica de caranguejos *Uca* (Crustacea, Decapoda)” Para esse artigo, estimou-se o nível de herdabilidade (i.e. sinal filogenético) de atributos da distribuição geográfica de caranguejos do gênero *Uca* (tamanho, forma e posição) utilizando métodos comparativos (coeficiente de *I* de Moran). Esse artigo foi proposto após o ressurgimento da discussão da herdabilidade do tamanho da distribuição geográfica publicado em uma série de artigos na *The American Naturalist*, no qual, para alguns autores o tamanho da distribuição geográfica de pares de espécies relacionadas (i.e. filogeneticamente próximas) tendem a apresentar-se mais semelhantes do que esperado pelo acaso (Jablonski 1987; Hunt et al. 2005). Enquanto que outros estudos não encontraram nenhuma evidência da herdabilidade desse caráter (Webb & Gaston 2005; Mouillot & Gaston 2007). Influenciado por essa discussão, este trabalho teve o propósito de testar os níveis de herdabilidade de características da distribuição geográfica das espécies do gênero *Uca* (i.e. tamanho, forma e posição). Além disso, o padrão filogenético obtido para cada caráter foi comparado com o esperado por um simples processo de difusão neutra (evolução por movimento Browniano), possibilitando avaliar aspectos de conservação de nicho (*sensu* Losos 2008). Este artigo apresenta-se publicado na *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* (D.O.I. 10.1111/j.1439-0469.2009.00531.x).

**Artigo 4:** “Impacto das mudanças climáticas globais sobre a diversidade de espécies de caranguejos do gênero *Uca* (Crustacea, Decapoda)”. Os impactos das mudanças climáticas globais sobre a biodiversidade têm despertado interesse da comunidade científica. Entretanto, grande parte das pesquisas sobre mudanças climáticas foi realizada em escala local. Portanto, estudos macroecológicos podem ser importantes

para quantificar os impactos das mudanças climáticas induzidas pelas atividades humanas em grandes escalas geográficas (Kerr et al. 2007). Os ambientes costeiros têm sido menos investigados do que ambientes terrestres quanto aos efeitos das mudanças climáticas. Dessa forma, para este artigo, utilizando distintas técnicas de modelagem de nicho, seguida da combinação dos modelos gerados (i.e., *ensemble forecasting*), foi avaliado o impacto das mudanças climáticas globais sobre a distribuição geográfica das espécies de *Uca* em dois cenários climáticos futuros (otimista e pessimista), proporcionando uma análise da mudança do tamanho e da direção da distribuição geográfica das espécies, e ainda produzindo mapas de riqueza de espécies com base nos cenários futuros de mudanças climáticas. Esse artigo será submetido para *Global Change Biology*.

## Referências

- Barnwell FH & Thurman CL II (1984) Taxonomy and biogeography of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) of the Atlantic and Gulf coasts of eastern North America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 81:23–87.
- Bouchet P (2006) *La Magnitud de la biodiversidad marina*. In: La exploración de la biodiversidad marina: Desafíos científicos y tecnológicos (Ed.: Duarte C.M.). Fundación BBVA, España, pp. 31 – 62.
- Brusca RC & Brusca GJ (2003) *Invertebrates*. Segundo edição, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 936pp.
- Collins MJ, Jones DA & Clayton DA (1984) Redescription of *Uca sindensis* (Alcock, 1900) (Brachyura: Ocypodidae) with notes on the ecology of a population from Kuwait. *Journal of Crustacean Biology* 4:318–328.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P & Belt MVD (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Crane J (1975) *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton. 736p.
- Detto T & Backwell PRY (2009) Social Monogamy in A Fiddler Crab, *Uca capricornis*. *Journal of Crustacean Biology* 29: 283-289.



- Duarte CM (2006) La exploración de la biodiversidad marina: desafíos científicos y tecnológicos. Fundación BBVA, España. 158p.
- Gray JS (1997) Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6:153-175.
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L & Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9, 228-241.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R & Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948-952.
- Hagen H-O von & Jones DS (1989) The fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) of Darwin, Northern Territory, Australia. *Beagle, Records of the Northern Territory Museum of Arts and Sciences* 6: 55-68.
- Hendriks LA, Duarte CM & Heip C (2006) Biodiversity research still grounded. *Science* 312:1715-1715.
- Hunt G, Roy K & Jablonski D (2005) Species-level heritability reaffirmed: a comment on "On the heritability of geographic range sizes." *The American Naturalist* 166:129–135.
- IPCC (Intergovernmental Panel Climate Change) (2001) *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Intergovernmental Panel on Climate Change Third Assessment Report*, ed. JJ McCarthy, OF Canziani, NA Leary, DJ Dokken, KS White. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Kerr JT & Kharouba HM & Currie DJ (2007) The Macroecological Contribution to Global Change Solutions. *Science* 316:1581-1584.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995–1003.
- Jablonski D (1987) Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science* 238:360–363.
- Mann KH (2000) *Ecology of coastal waters: with implications for management*. Second edition, Blackwell Science. 406p.
- May RM (1988) How many species are there on earth? *Science* 241: 1441-1449.

Mouillot D & Gaston KJ (2007) Geographical range size heritability: what do neutral models with different modes of speciation predict? *Global Ecology and Biogeography* 16:367-380.

Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology* 75:839–869.

Salmon M, Ferris SD, Johnston D, Hyatt GW, Whitt GS (1979) Behavioral and biochemical evidence for species distinctiveness in the fiddler crabs, *Uca speciosa* and *U. spinicarpa*. *Evolution* 33: 182–191.

Thurman CL II (1982) On the distinctness of the fiddler crabs *Uca minax* (LeConte) and *Uca longisignalis* Salmon & Atsoides in their region of sympatry (Decapoda Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 43: 37–50.

Webb TJ & Gaston KJ (2005) Heritability of Geographic Range Sizes Revisited: A Reply to Hunt et al. *The American Naturalist* 166:136-143

Zeil J, Hemmi JM & Backwell PRY (2006) Fiddler crabs. *Current biology* 16(2): R40-R41.

# Artigo 1

---

## Literatura científica global sobre caranguejo *Uca* (Crustacea, Decapoda): Tendências e direções futuras

João Carlos Nabout<sup>1,2</sup>, Luis Maurício Bini<sup>1,2</sup>, José Alexandre F. Diniz-Filho<sup>2</sup>

1 – Programa de Doutorado em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil. C.P.131. CEP.74001-970. E-mail: [naboutjc@hotmail.com](mailto:naboutjc@hotmail.com)

2 – Laboratório de Ecologia teórica e síntese. Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil.

### Resumo

Caranguejos do gênero *Uca* são caracterizados por apresentar forte dimorfismo sexual, além de serem globalmente distribuídos. Atualmente são descritas 97 espécies, e estas têm sido investigadas em diversos campos científicos, como ecologia de populações, fisiologia e etologia. Até o presente não existe um trabalho que sintetize as informações da literatura científica sobre esse grupo, portanto, o objetivo desse trabalho foi realizar uma análise cienciométrica sobre estudos de caranguejo *Uca*. Para isso, buscou-se artigos que continham os termos “*Uca*” OR “*Fiddler\* crab\**”, entre 1991 e 2007, disponíveis na base de informações bibliográficas do Thomson ISI. Para cada artigo foram coletadas informações como ano de publicação, periódico onde o artigo foi publicado, nacionalidade do primeiro autor, país onde o trabalho foi desenvolvido, tipo de estudo, espécie estudada e área do trabalho. Os resultados obtidos indicaram que não houve incremento no número de artigos ao longo dos anos. A revista que apresentou o maior número de artigos sobre *Uca* foi o *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, indicando a importância desse grupo como modelo para o teste de hipóteses ecológicas com o uso de abordagem experimental. Os Estados Unidos foi o país que apresentou maior número de autores que publicaram sobre *Uca* e também o país com o maior número de trabalhos sobre *Uca*. Possivelmente isso deveu-se ao maior investimento em infra-estrutura e pesquisa nesse país. Além disso, usando modelos com três variáveis preditoras (renda per capita, número de espécies de *Uca* e extensão costeira dos países) observou-se que de acordo com o Critério de Akaike a variável renda per capita foi a mais importante para explicar o padrão do número de artigos por país (i.e. país do autor e país de estudo). A espécie que apresentou o maior número de trabalhos desenvolvidos foi *U. pugilator*, essa espécie distribuí-se na costa leste do continente Norte Americano. Além disso, a maior parte dos trabalhos sobre *Uca* foi de cunho descritivos e em escala local. Quanto a área do trabalho, grande parte dos esteve inserido na categoria populacional, seguido de comportamental e fisiológico.

**Palavras-Chaves:** cienciométrica, caranguejo violinista, *Uca pugilator*, AIC

## **Introdução**

Os ambientes costeiros marinhos têm despertado o interesse da comunidade científica, principalmente devido ao vasto número de espécies e diversidade de habitats (Sala & Knowlton 2006). Além disso, os ambientes costeiros são economicamente e socialmente importantes (Costanza et al. 1997). As regiões costeiras do mundo têm sido ameaçadas por diferentes atividades antrópicas, ocasionando destruição de hábitat e perda de espécies (Mann 2000; Harley et al. 2006).

Apesar disso, tem sido observado um incremento do número de artigos que descrevem novas espécies marinhas (Bouchet 2006). Os ambientes costeiros, quando comparado com outros ambientes (e.g., florestas), apresentam menos estudos de biologia da conservação e, além disso, os invertebrados são também menos estudados quando comparados com aves e mamíferos (Fazey et al. 2005).

Dentre os grupos taxonômicos marinhos, os crustáceos são representados por uma grande diversidade, sendo estimadas mais de 68000 espécies (Martin & Davis 2006). Dentro desse grupo, os caranguejos do gênero *Uca* (conhecidos como violinistas ou chama-maré) são representados por 97 espécies (Rosenberg 2001). As espécies desse gênero são caracterizadas por apresentar acentuado dimorfismo sexual, com assimetria do macho (Crane 1975). Além disso, espécies de *Uca* apresentam tamanho diminuto (a largura média da carapaça do macho é de 21 mm), formando densas populações que são distribuídas em diversas regiões tropicas do mundo (Zeil et al. 2006). A primeira espécie de *Uca* descrita data de 1758 (ver revisão taxonômica em Rosenberg 2001), desde então, diversas pesquisas têm sido feitas com esse grupo em diferentes campos de pesquisa, tais como, ecologia de populações, biologia comportamental e aspectos fisiológicos (Zeil et al. 2006). Apesar disso, atualmente não se tem conhecimento do “estado da arte” das pesquisas sobre *Uca*, assim, estudos cienciométricos dos trabalhos

desse caranguejo são importantes para detectar vieses, tendências e auxiliar nos direcionamentos de pesquisas futuras.

Tendo em vista a importância das espécies do gênero *Uca* como organismos modelos para estudos de fisiologia (e.g., Fraser 2006), ecologia (e.g., Godley & Brodie 2007), ciências ambientais (e.g., Odum 1969; Culbertson et al. 2007) e comportamental (e.g., How et al. 2007), os objetivos desse trabalho foram: (i) verificar a tendência temporal sobre o número de artigos relacionados com esse gênero; (ii) verificar quais são as espécies mais estudadas; (iii) identificar quais são as áreas de estudos que utilizam o gênero *Uca* como organismos modelos e (iv) verificar quais são as revistas, países e autores que publicaram maior número de artigos sobre esse grupo e confrontar modelos que explicam o padrão de produtividade científica dos países. Com base nessa avaliação, algumas propostas sobre as futuras direções de pesquisa sobre o gênero foram apontadas.

## **Materiais e métodos**

Os dados bibliométricos foram obtidos, em maio de 2008, com uma pesquisa utilizando os termos “*Uca*” OR “*Fiddler\* crab\**”, entre 1991 e 2007. Para tanto, o banco de dados disponível na plataforma de pesquisa Thomson ISI ([www.isiknowledge.com](http://www.isiknowledge.com)) foi utilizado devido à sua abrangência quanto ao número de publicações e qualidade das revistas científicas indexadas. O uso do asterisco indica que diferentes terminações da palavra podem ser aceitas, incluindo, por exemplo, termos no plural e singular.

As seguintes informações foram extraídas analisando título, resumo e palavras-chaves de cada artigo: (i) ano de publicação, (ii) periódico onde o artigo foi publicado e a diversidade de revistas ao longo dos anos (estimado utilizando o índice de Shannon)

(iii) nacionalidade do primeiro autor, no caso de artigos com mais de um autor; (iv) país onde o trabalho foi desenvolvido (quando possível), (v) tipo de estudo (teórico, experimental ou descritivo), (vi) espécie estudada, (vii) área do trabalho (populacional, comportamental, fisiológico, morfológico, ambiental ou genético/evolução). Quanto à classificação do “tipo de estudo” (item “v”) é importante ressaltar que a classe “experimental” indica artigos que desenvolveram algum tipo de experimento com *Uca*, seja em laboratório ou em campo; enquanto que trabalhos “descritivos” são aqueles em que foi feita uma caracterização populacional, frequentemente em campo, como densidade populacional e impacto ambiental; e trabalhos “teóricos” foram aqueles artigos que, em geral, são de revisão ou artigos que sintetizam informação biológicas ou filogenéticas dos caranguejos do gênero *Uca*. Quanto à classificação da “área do trabalho” (item “vii”), artigos que relacionavam atributos populacionais (como densidade, distribuição e interações ecológicas) foram classificados como “populacional”; trabalhos sobre os arranjos comportamentais (corte, combate) foram inseridos na classe “comportamental”; artigos sobre aspectos fisiológicos, tolerância e relações com variáveis ambientais (como salinidade e temperatura) foram classificados como “fisiológico”; trabalhos que destacaram informações taxonômicas e morfológicas de espécies de *Uca* foram inseridos no item “morfológico”; artigos que discutiram os impactos ambientais ou danos ambientais a populações de *Uca* foram adicionados na classe “ambiental”; trabalhos genéticos, como análise da diversidade genética, e trabalhos que discutem padrões evolutivos foram inseridos na classe “genético/evolução”.

Para avaliação da tendência temporal do número de artigos por ano, foi necessário remover o efeito da tendência geral de aumento no número de artigos (Peters

1991), para isso, o número de artigos publicados em cada ano foi dividido pelo número total de artigos encontrados no banco de dados naquele ano.

Para cada artigo também foram extraídos a nacionalidade do autor (primeiro autor) e o país onde foi desenvolvido o estudo (i.e. local de estudo). Dessa forma, foram gerados modelos para explicar o número de artigos (nacionalidade dos autores e local de estudos) formados por três variáveis explanatórias, e esses modelos foram comparados usando Critério de Informação de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002), no qual o melhor modelo foi aquele que apresentou o menor valor de AIC. As variáveis explanatórias utilizadas foram a renda per capita (em dólares), características geográficas (extensão costeira) e biológicas (número de espécies de *Uca*) dos respectivos países (total de 34 países). De acordo com o conjunto de variáveis foi possível combinar sete diferentes modelos. As hipóteses para a formulação desses modelos são de que países com maior número de artigos (nacionalidade dos autores e local de estudos) apresentam maior renda per capita (*sensu* Fazey et al. 2005), maior extensão geográfica e maior número de espécies de *Uca*. Os dados de renda *per capita* bruta dos países são referentes ao ano de 2007 e foram obtidos do sítio do Banco Mundial (*The World Bank Data*, [www.worldbank.org/data](http://www.worldbank.org/data), acesso em 2 de junho de 2009).

A diversidade de revistas que publicaram sobre caranguejo *Uca* em cada ano foi estimada usando índice de diversidade Shannon-Wiener ( $H'$ ; com log na base 10) (Magurran 2004). Trabalhos recentes têm usado esse índice em estudos cienciométricos com o objetivo de avaliar a tendência temporal de diversidade de revistas que publicam sobre determinado assunto (e.g., Carvalho et al. 2005; Carneiro et al. 2008).

## **Resultados**

Foram encontrados 471 artigos na base de dados do Thomson ISI, entre os anos de 1991 e 2007, envolvendo trabalhos com o caranguejo *Uca*. Após a remoção da tendência geral de aumento de número geral de artigos, o número de trabalhos sobre o caranguejo *Uca* não aumentou significativamente ao longo dos anos ( $r = 0,21$ ;  $P = 0,31$ ; Figura 1).

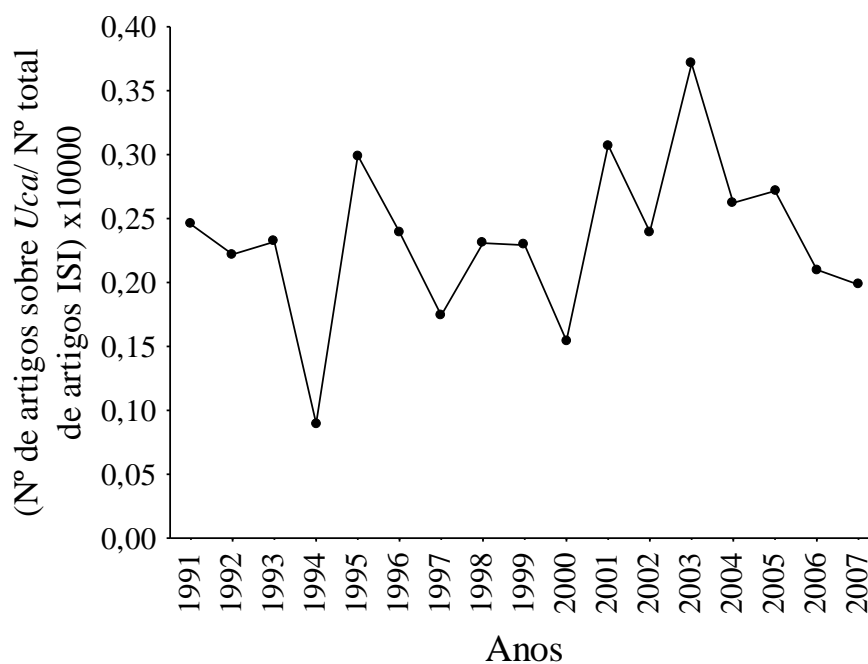


Figura 1. Variação temporal do número de artigos sobre *Uca* indexados na base Thomson ISI entre os anos de 1991 e 2007. Os valores registrados foram previamente padronizados (ver materiais e métodos).

Um total de 131 revistas publicou artigos sobre o gênero *Uca*. No entanto, a maior parte dos artigos (271 ou 57% do total de artigos) foi publicada em 20 revistas somente (Figura 2). A revista *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* apresentou o maior número de artigos (35 artigos ou 7,4% do total de artigos), seguida da revista *Marine Ecology-Progress Series* (33 artigos ou 7%). A análise de correlação de Pearson revelou um aumento na diversidade de revistas ao longo dos anos ( $r = 0,55$ ;  $P = 0,01$ ).



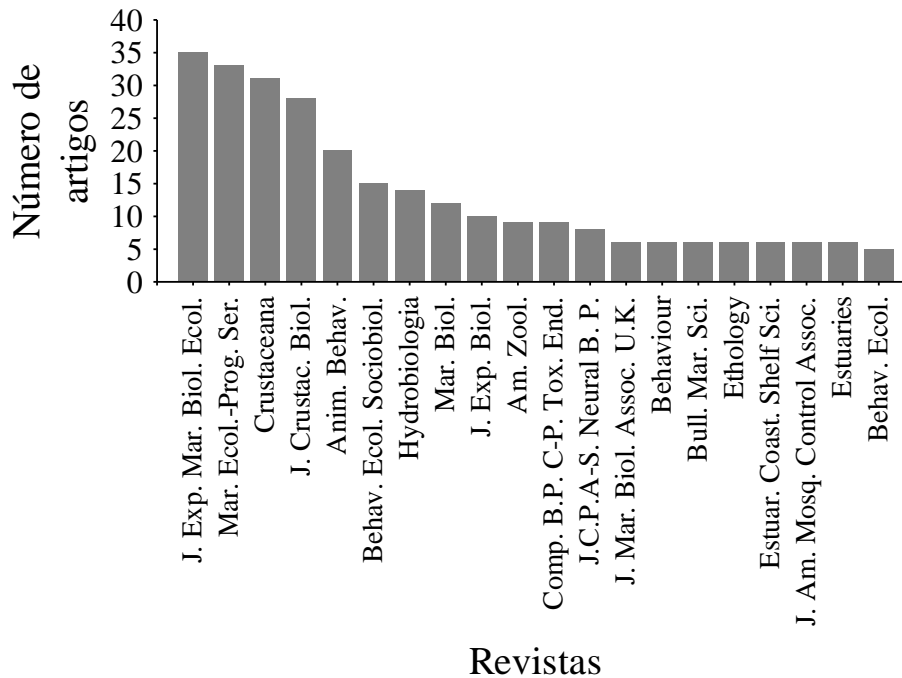


Figura 2. Vinte principais revistas que publicaram artigos sobre o gênero *Uca* ( $n = 471$ ).

Os autores dos Estados Unidos da América foram os que mais publicaram artigos sobre *Uca* (210 artigos; 44% do total de artigos), seguido por autores japoneses (47 artigos; 10%), argentinos (26 artigos; 5,5%), australianos (26 artigos; 5,5%) e brasileiros (21 artigos; 4,4%) (Figura 3). Estes cinco primeiros países representaram mais de 70% dos artigos analisados.

Considerando os países onde a pesquisa foi realizada, foi possível identificar 180 estudos, desses, a maior parte dos trabalhos foi realizada nos Estados Unidos (62 artigos ou 34% do total de artigos), seguido do Brasil (21 artigos ou 11%); Argentina (15 artigos ou 8%), Austrália (10 artigos ou 5,5%) e Moçambique (9 artigos ou 5%) (Figura 4). A comparação entre nacionalidade dos autores e o país onde o estudo foi realizado sugeriu que os Estados Unidos apresentaram maior número de trabalhos (autores desta nacionalidade) e maior número de estudos realizados nesse país (Figura 5). Essa comparação também permitiu observar que países como a Argentina e Brasil possuem,

proporcionalmente, maior número de estudos realizados no país do que artigos de autores da respectiva nacionalidade.

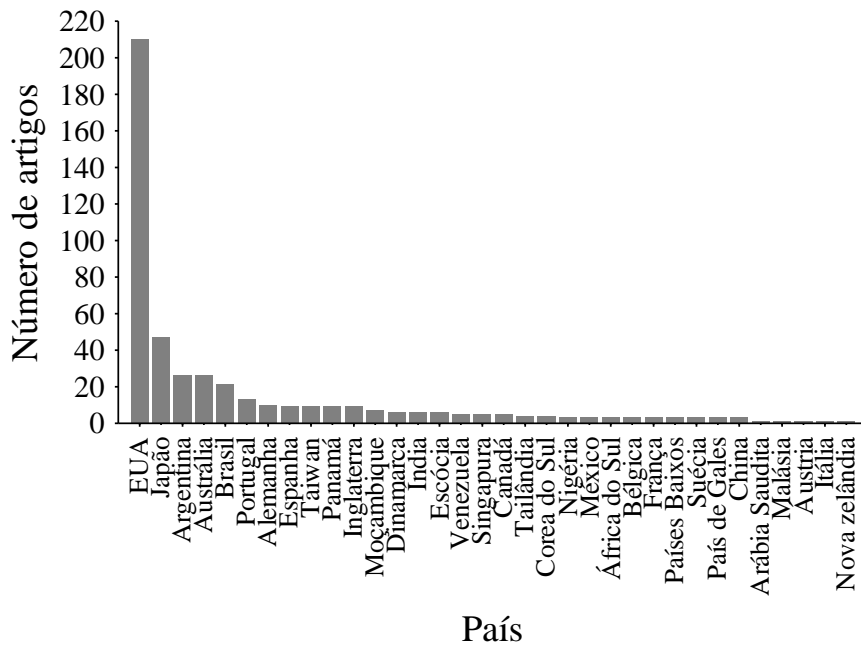


Figura 3. País do primeiro autor dos artigos sobre *Uca* ( $n = 469$ ).

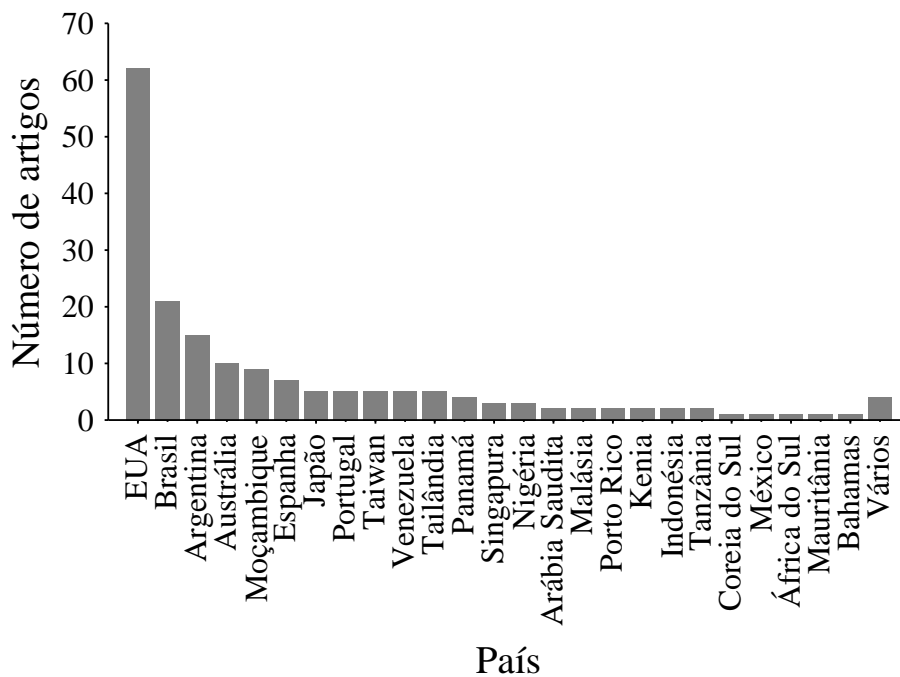


Figura 4. Países onde foram realizados estudos sobre caranguejo *Uca* ( $n = 180$ ). A categoria “Vários” indica estudos realizados em mais de um país ou amplas regiões (e.g. leste da África).

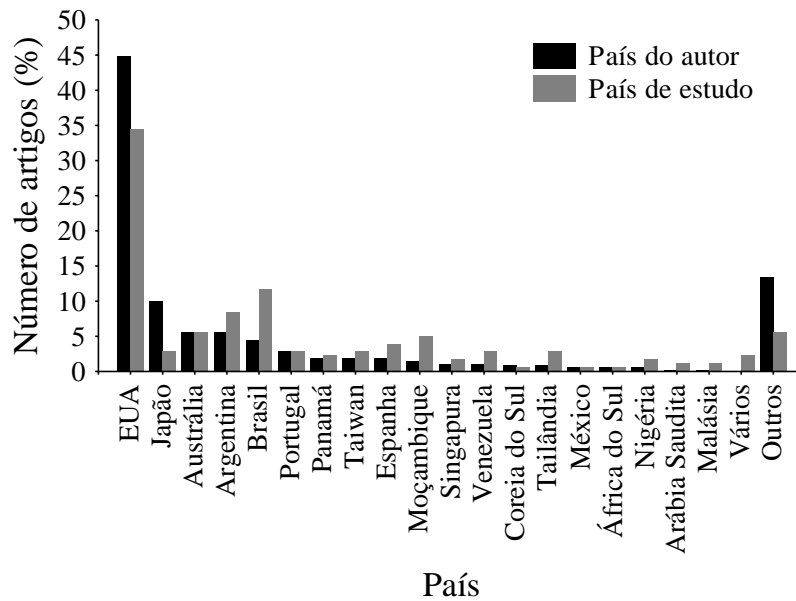


Figura 5. Nacionalidade do primeiro autor ( $n = 469$ ) e país de estudo ( $n = 180$ ). A categoria “Vários” indica estudos realizados em mais de um país ou amplas regiões (e.g. Oceano Pacífico), enquanto que a categoria “Outros” indica países que não tiveram autores desta nacionalidade mas apresentam estudos realizados (por exemplo, Bahamas apresenta um trabalho de *Uca*, porém nenhum autor é desse país) ou também tem autores desta nacionalidade porém sem estudos no país (por exemplo, a Itália possui um autor que realizou um trabalho sobre *Uca*, entretanto não existem trabalhos de *Uca* desenvolvidos na Itália).

Foram gerados 7 distintos modelos para explicar o número de artigos por país do autor e o número de artigos por país de estudo. De acordo com AIC o melhor modelo que explicou o número de artigos por país do autor foi o modelo composto pela renda per capita e o número de espécies de *Uca* (Tabela 1), ou seja, países com maior número de artigos (considerando a nacionalidade dos autores) foram aqueles que apresentaram maior renda per capita e maior número de espécies de *Uca*, como evidenciado pela importância dessas variáveis e pelo positivo coeficiente padronizado (Tabela 2). Enquanto que o melhor modelo para explicar o número de artigos por país de estudo foi composto por uma única variável (renda per capita) de acordo com o menor valor de AIC (Tabela 1), além disso, essa variável teve uma importância muito maior que as demais variáveis (Tabela 2).

Tabela 1 – Seleção de modelos evidenciando os 7 modelos gerados para descrever o número de artigos por país do autor ( $n = 469$ ) e por país de estudo ( $n = 180$ ) que foram realizados trabalhos com caranguejo *Uca*. Para cada modelo os respectivos valores de coeficiente de determinação ( $R^2$ ), Akaike (AIC) e a classificação hierárquica do modelo (entre parêntese) de acordo com o menor valor de AIC. As variáveis são: número de espécies (S); renda per capita (R) e dimensão costeira (C).

Modelos	País do autor		País de estudo	
	$R^2$	AIC	$R^2$	AIC
S,R	0,19	<b>349,89</b> (1)	0,26	198,23(3)
C,S,R	0,21	351,74(2)	0,27	201,08(4)
C	0,07	352,09(3)	0,05	201,52(6)
S	0,06	352,41(4)	0,01	202,46(5)
C,R	0,11	353,02(5)	0,26	198,04(2)
R	0,05	353,08(6)	0,24	<b>195,89</b> (1)
C,S	0,11	353,26(7)	0,05	204,36(7)

Tabela 2 – Seleção de modelos demonstrando para cada variável explanatória utilizada, a importância e o coeficiente de regressão padronizado. Dimensão costeira (C), número de espécies (S) e renda per capita (R).

Variáveis	País do autor		País de estudo	
	Importância	Coeficiente	Importância	Coeficiente
C	0,43	0,22	0,26	0,15
S	0,71	0,35	0,23	0,11
R	0,69	0,34	0,93	0,48

A maior parte dos artigos foi classificada como descritivos (306 artigos ou 64% do total), enquanto que estudos experimentais que utilizaram *Uca* como organismo modelo representaram 24% do total (117 artigos), e poucos artigos sobre *Uca* foram classificados como teóricos (48 artigos ou 10%).

A análise das espécies de *Uca* utilizada nos artigos identificou que existem muitos trabalhos concentrados em poucas espécies do grupo. A maior parte dos trabalhos não especificou a espécie estudada ou analisou o gênero *Uca* por inteiro. Dos trabalhos que explicitamente citaram a espécie estudada, observou-se que *U. pugilator* apresentou o maior número de estudos (97 artigos ou 17% do total), seguida de *U. pugnax* (42 artigos ou 7%) e *U. tangeri* (33 artigos ou 5%) (Figura 6).

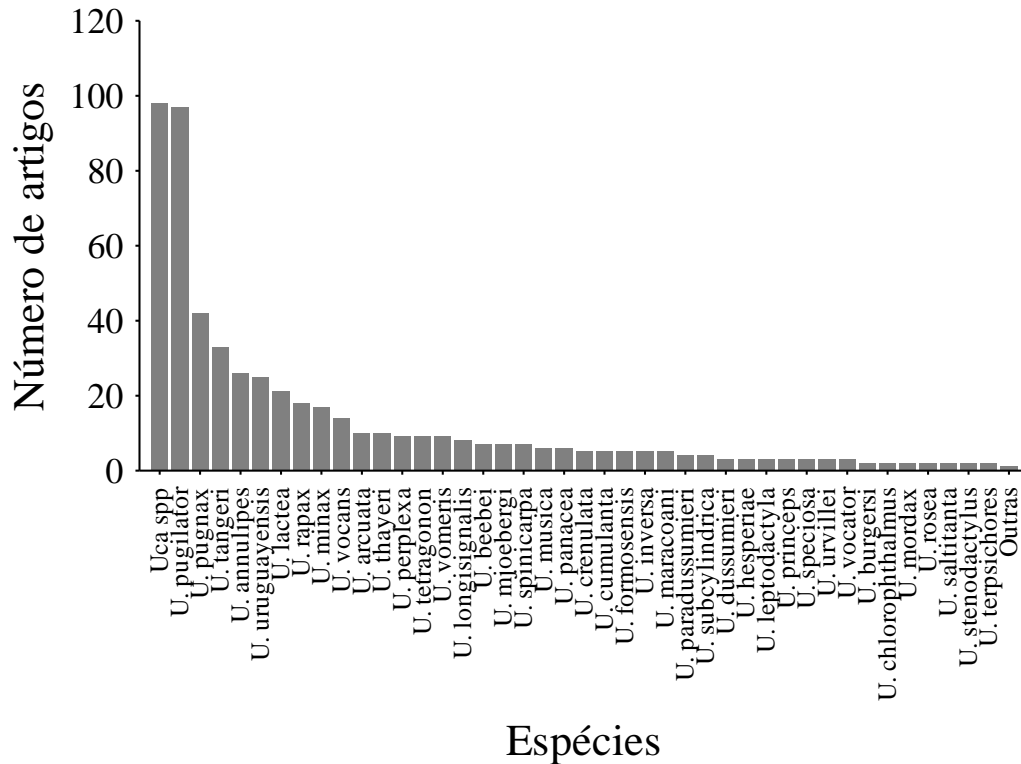


Figura 6. Número de artigos sobre cada espécie do gênero *Uca*. A categoria “*Uca* spp” indica trabalhos que não especificaram a espécie estudada ou que analisaram todas as espécies do gênero *Uca* (e.g., em revisões taxonômicas). A categoria “Outras” sugere espécies com apenas um trabalho, totalizando 15 diferentes espécies, sendo essas: *U. bengali*, *U. borealis*, *U. capricornis*, *U. coloradensis*, *U. crassipes*, *U. dampieri*, *U. elegans*, *U. flammula*, *U. forcipata*, *U. hirsutimanus*, *U. monilifera*, *U. panamensis*, *U. polita*, *U. seismella*, *U. signata*.

Dos 471 artigos sobre o gênero *Uca*, a maior parte foi inserida na categoria “populacional”, ou seja, que tratavam-se de estudos sobre dinâmica ou estrutura de populações (150 artigos ou 31% do total). Trabalhos com o objetivo de avaliar questões comportamentais e fisiológicas também foram frequentes, com 104 e 98 trabalhos respectivamente (Figura 7).

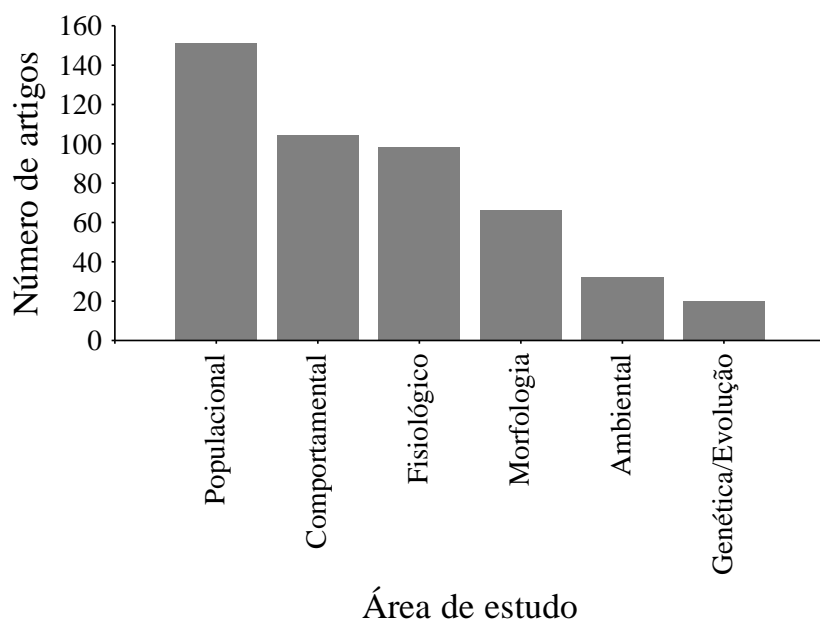


Figura 7. Distribuição da área dos trabalhos que utilizaram caranguejo do gênero *Uca* (ver as classificações no material e métodos).

## Discussão

Recentemente, a análise de dados bibliométricos tem sido utilizada para sintetizar os avanços e lacunas de pesquisas ambientais (e.g., Bini et al. 2005; Fazey et al. 2005; Ferreira Júnior et al. 2008) e ecológicas (e.g., Budilova et al. 1997; Nobis & Wohlgemuth 2004; Carneiro et al. 2008; Padial et al. 2008; Pinto & Bini 2008; Brito et al. 2009).

Estudos cientiométricos têm demonstrado que existe um aumento do número de artigos ao longo dos anos, como nos estudos com fitoplâncton (Carneiro et al. 2008), macrófitas (Padial et al. 2008), ecologia de populações (Lima-Ribeiro et al. 2007) e genéticos (Quixabeira et al. 2010). Entretanto, o presente trabalho não evidenciou aumento significativo no número de artigos sobre o gênero *Uca*. Esse resultado pode sugerir que não houve aumento de interesse da comunidade científica com esse grupo de organismos ou desinteresse de revistas internacionais (indexadas no Thomson ISI). Apesar disso, semelhantemente aos resultados encontrados nesse trabalho, alguns

autores têm identificado baixo incremento no número de artigos sobre um determinado tema. Por exemplo, temas focando “taxonomia” e “estuários” não apresentaram aumento no número de artigos ao longo dos anos (entre 1987 e 2005) após a análise de seis importantes revista de limnologia (Wishart & Davie 2002). Os estudos sobre taxonomia de algas também têm diminuído nas últimas três décadas (Irfanullah 2006) e o número de estudos de biodiversidade marinha apresenta um incremento muito inferior quando comparado com estudos de biodiversidade de ambientes terrestres (Hendriks & Duarte 2008). Assim, o padrão geral de incremento de artigos em diversas áreas deve ser avaliado cuidadosamente, pois associado a isso existem vieses taxonômicos e geográficos. Para caranguejos do gênero *Uca*, que vivem em ambientes costeiros marinhos, e que atualmente têm sido alvo de forte impacto antrópico (Harley et al. 2006; Halpern et al. 2008), o não incremento de estudos que utilizam esse grupo de organismo é uma situação preocupante, pois esses organismos podem ser modelos para estudos de conservação de ambientes costeiros bem como avaliação do impacto das mudanças climáticas sobre ambientes marinhos.

De forma geral, a revista em que o artigo foi publicado pode ser utilizada como um critério para avaliar o campo de pesquisa (Melo et al. 2006; Vanti 2002). Os artigos sobre o gênero *Uca* foram mais frequentes em revistas que focam estudos em biologia marinha e em biologia de crustáceos (*Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *Marine Ecology-Progress Series* e *Crustaceana*). Entretanto, os resultados do presente trabalho também demonstraram que ao longo dos anos houve um aumento da diversidade de revistas que publicam artigos sobre o gênero *Uca* indicando que esse grupo pode ser importante como organismo modelo em outras áreas de pesquisa, tais como, etologia, ecologia e evolução.

Considerando a nacionalidade dos autores e o local de estudos, observou-se que principalmente a renda per capita do país foi uma variável importante para explicar o padrão do número de artigos por país do autor e por país de estudo. Os Estados Unidos foi o país que apresentou o maior número de autores e concentrou a maior parte dos estudos sobre o gênero *Uca* entre os períodos de 1991 e 2007. Possivelmente, o grande número de artigos de norte-americanos é reflexo do investimento em infra-estrutura e pesquisa (May 1997; Fazey et al. 2005), apesar de países latinos americanos terem apresentado elevado incremento na publicação científica (Hill 2004). Autores de países da América Latina (de média e baixa renda) tiveram expressiva contribuição na produção científica global, principalmente o Brasil e a Argentina, que apresentaram mais trabalhos que países Europeus. Além disso, a variável “número de espécie” de *Uca* foi importante para explicar o número de artigos por país do autor. A extensão costeira dos países foi pouco importante para explicar o número de artigos dos países (do autor e de estudo). Ademais, apesar de renda per capita e do número de espécies estarem nos melhores modelos (de acordo com AIC), estes não apresentaram elevado poder de explicação, como evidenciado pelo baixo coeficiente de regressão dos melhores modelos (19% para o melhor modelo do país do autor e 24% para o melhor modelo do país de estudo). Dessa forma, possivelmente outras variáveis, não mensuradas no presente trabalho, podem ser também importantes para explicar o número de artigos dos países, como a tradição na formação de recursos humanos (e.g. taxonomistas).

Grande parte dos estudos não indicou a espécie estudada ou analisou o grupo por inteiro. Entretanto, dos trabalhos que indicaram a espécie estudada, 17% trabalharam com *U. pugilator* (97 artigos). Esses trabalhos foram tanto experimentais quanto descritivos, focando principalmente aspectos ecológicos, genéticos, comportamentais e morfológicos dessa espécie. Essa espécie, em conjunto com *U. pugnax*, foi considerada



por Crane (1975) a mais bem estudada. Ambas as espécies (*U. pugilator* e *U. pugnax*) apresentam ampla distribuição geográfica (10930 km para *U. pugilator* e 6067 km para *U. pugnax*), e distribuições geográficas semelhantes, ambas distribuindo-se na região da América do Norte (Golfo do México), ocupando principalmente regiões de estuários (Crane 1975).

Em diversos campos da biologia são detectados vieses taxonômicos (Pinto & Bini 2008; Báldi & McCollin 2003), sendo esses principalmente causados por interesses econômicos sobre uma espécie, ameaça de extinção e/ou carisma de uma espécie. No caso de *U. pugilator*, essa espécie não apresenta interesse econômico, não está listada como ameaçada pela IUCN e ainda, como grande parte dos invertebrados (Pinto & Bini 2008), não é espécie “bandeira”. Dessa forma, o fato dessa espécie ter sido estudada com tanta frequência pode ser explicado considerando que a mesma apresenta grande parte de sua distribuição geográfica nos Estados Unidos, país que apresentou o maior número de artigos com caranguejo *Uca*.

Os trabalhos sobre o gênero *Uca* foram principalmente desenvolvidos em escala local, um resultado freqüente em estudos de biologia (Báldi & McCollin 2003). Além disso, muitos estudos podem ser classificados como descritivos e experimentais. Os trabalhos descritivos são freqüentes na literatura ecológica, principalmente por focarem aspectos como a densidade e distribuição das espécies (Carneiro et al. 2008). Quanto à representatividade de trabalhos experimentais, o fato de caranguejos *Uca* serem de fácil “manuseio” e biologicamente resistentes (Crane 1975) contribuiu para a elevada frequência de estudos com essa abordagem.

Muitos dos trabalhos sobre o gênero *Uca* foram classificados como de cunho “populacional” e “comportamental”. A maior parte dos estudos populacionais preocupou-se em descrever atributos populacionais de caranguejo *Uca*, enquanto que os

estudos comportamentais procuraram analisar os complexos padrões comportamentais como, combate por fêmeas e territorialidade (Croll & McClintock 2000). Além disso, relacionando o tipo de estudo (i.e., descritivo, experimental ou teórico) com o enfoque do trabalho, nota-se que os trabalhos populacionais foram fundamentalmente descritivos (dos 151 trabalhos populacionais, 123 foram descritivos).

Por fim, apesar de não ter apresentado significativo incremento no número de artigos sobre o gênero *Uca*, é importante ressaltar que existe uma ampla variedade de opções para futuros trabalhos com esse grupo de crustáceos, entre eles estudos macroecológicos e macroevolutivos (que focariam uma escala global). Ainda assim, aspectos genéticos podem ser explorados para esse grupo de caranguejos, focando genética de populações e seqüência de DNA para futura compreensão das relações filogenéticas. Finalmente, são fundamentais novos estudos que abordem estruturas ambientais, principalmente frente aos problemas atuais decorrentes de impacto antrópico, como destruição de habitats costeiros e aquecimento global.

### **Agradecimentos**

JCN agradece a CAPES pela concessão da bolsa de doutorado. LMB e JAFDF são apoiados por bolsa produtividade do CNPq e pela Fundação de Amparo à Pesquisa da Universidade Federal de Goiás (FUNAPE/UFG).

### **Referências**

Báldi A & McCollin D (2003) Island ecology and contingent theory: the role of spatial scale and taxonomic bias. *Global Ecology and Biogeography* 12:1-3.

Bini LM, Diniz-Filho JAF, Carvalho P, Pinto MP & Rangel TFLVB (2005) Lomborg and the litany of biodiversity crisis: what the peer review literature says. *Conservation Biology* 20:1-6.

- Bouchet P (2006) La Magnitud de la biodiversidad marina. In: *La exploración de la biodiversidad marina: Desafíos científicos y tecnológicos* (Ed.: Duarte CM.). Fundación BBVA, España, pp. 31 – 62.
- Burnham KP & Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York. 488p.
- Brito D, Oliveira LC, Oprea M & Mello MAR (2009) An overview of Brazilian mammalogy: trends, biases and future directions. *Zoologia* 26: 67-73.
- Budilova EV, Drogalina JA & Teriokhin AT (1997) Principal trends in modern ecology and its mathematical tools: an analysis of publications. *Scientometrics* 39:147-157.
- Carneiro FM, Nabout JC & Bini LM (2008) Trends in the scientific literature on phytoplankton. *Limnology* 9:153-158.
- Carvalho P, Diniz-Filho JAF & Bini LM (2005) The impact of Felsenstein's "phylogenies and comparative method" on evolutionary biology. *Scientometrics* 62:53-66.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P & Belt MVD (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Crane J (1975) *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton. 736p.
- Croll JA & McClintock JB (2000) An evaluation of lekking behavior in the fiddler crab *Uca* spp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 109-121.
- Culbertson JB, Valiela I, Peacock EE, Reddy CM, Carter A & VanderKruik R (2007) Long-term biological effects of petroleum residues on fiddler crabs in salt marshes. *Marine Pollution Bulletin* 54: 955-962
- Fazey I, Fischer J & Lindenmayer DB (2005) What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124: 63-73.
- Ferreira Junior LG, Ferreira NC & Ferreira ME (2008) Sensoriamento Remoto da Vegetacao: Evolucao e Estado-da-Arte. *Acta Scientiarum: Biological Sciences* 30:379-390.
- Fraser PJ (2006) Review: Depth, navigation and orientation in crabs: Angular acceleration, gravity and hydrostatic pressure sensing during path integration. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 39: 87-97.
- Godley J & Brodie R (2007) Effect of summer storms on early life stages of *Uca minax*, *U. pugnax* and *U. pugilator* in North Inlet Estuary, South Carolina, USA. *Marine Ecology-Progress Series* 342:197-204.

Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L & Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241.

Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R & Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948–952.

Hendriks I & Duarte CM (2008) Allocation of effort and imbalances in biodiversity research. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 360: 15-20.

Hill DL (2004) Latin America shows rapid rise in S&E articles. *InfoBrief-NSF*, 04-336:1–9. Available from <http://www.nsf.gov/sbe/srs/infbrief/nsf04336/start.htm>

How MJ, Zeil J, Hemmi, JM (2007) Differences in context and function of two distinct waving displays in the fiddler crab, *Uca perplexa* (Decapoda : Ocypodidae). *Behavioral ecology and Sociobiology* 75: 1015-1022.

Irfanullah HMD (2006) Algal taxonomy in limnology: an example of the declining trend of taxonomic studies? *Hydrobiologia* 559:1-9.

Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, Pinto MP, Moura IO, Melo TL, Costa SS & Rangel, TFLVB (2007) Análise cienciométrica em ecologia de populações: importância e tendências dos últimos 60 anos. *Acta Scientiarum, biological science* 29:39-47.

Magurran AE (2004). *Measuring Biological Diversity*, Croom Helm, London. 256p

Mann KH (2000) *Ecology of coastal waters: with implications for management*. Second edition, Blackwell Science. 406pp.

Martin JW & Davis GE (2006) Historical trends in crustacean systematic. *Crustaceana* 79:1347-1368.

May RM (1997) The scientific wealth of nations. *Science* 275:793-796.

Melo AS, Bini LM, Carvalho P (2006) Brazilian articles in international journals on Limnology. *Scientometrics* 67:187-199.

Nobis M & Wohlgemuth T (2004) Trend words in ecological core journals over the last 25 years (1978-2002). *Oikos* 106:411-421.

Odum WE, Woodwell GM, Wurster CF (1969) DDT Residues Absorbed from Organic Detritus by Fiddler Crabs. *Science* 164:576-577.

Padial AA, Bini LM & Thomaz SM (2008) The study of aquatic macrophytes in neotropics: a scientometrical view of the main trends and gaps. *Brazilian Journal of Biology* 68:139-147.

Peters RH (1991) *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York. 366p.

Pinto MP & Bini LM (2008) Vieses geográficos e taxonômicos nas pesquisas sobre seleção de reservas: uma análise quantitativa de 1992 a 2004. *Natureza & Conservação* 6:35-45.

Quixabeira VBL, Nabout JC & Rodrigues FM (2010) Trends in genetic literature with the use of flow cytometry. *Cytometry Part A (in press)*.

Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology* 75:839-869.

Sala E & Knowlton N (2006) Global marine biodiversity trends. *Annual Review of Environment and Resources* 31:93-122.

Vanti NAP (2002) Da bibliometria à webometria: uma exploração conceitual dos mecanismos utilizados para medir o registro da informação e a difusão do conhecimento. *Ciência da Informação* 31:152-162.

Wishart MJ & Davie BR (2002) Collaboration, conservation and the changing face of limnology. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems* 12:567-575.

Zeil J, Hemmi JM & Backwell PRY (2006) Fiddler crabs. *Current biology* 16: R40-R41.

## Artigo 2

---

### Fatores que afetam a probabilidade de descrição de espécies de caranguejo gênero *Uca* (Decapoda, Crustacea)

João Carlos Nabout<sup>1,2</sup>, Lorena Mendes Simon<sup>2</sup>, Luis Maurício Bini<sup>1,2</sup> & José Alexandre F. Diniz- Filho<sup>2</sup>

1 – Programa de Doutorado em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil. C.P.131. CEP.74001-970. E-mail: [naboutjc@hotmail.com](mailto:naboutjc@hotmail.com)

2 – Laboratório de Ecologia teórica e síntese. Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil.

#### Resumo

A data de descrição de espécies conhecidas quando relacionados com atributos biológicos, tais como a área de distribuição geográfica e o tamanho do corpo podem ser utilizadas para prever características das espécies que ainda não foram descritas, o que pode ser importante para estabelecer planos para a conservação de biodiversidade. Dessa forma, esse trabalho tem como objetivo avaliar a importância da área de distribuição geográfica, tamanho do corpo, tipo de hábitat e influência da ocupação humana na data de descrição de espécies do gênero *Uca* (Crustacea). Foram também utilizadas curvas de acumulação do conhecimento sobre as espécies no tempo para averiguar se ainda existem outras espécies para serem descritas. Para isso, os modelos gerados para explicar a data de descrição de espécies de caranguejo *Uca* foram comparados usando técnicas de seleção de modelos (critério de Akaike, AIC). Os resultados obtidos demonstraram que o número de espécies atual é inferior ao predito pela assíntota dos modelos ajustados, sugerindo assim que existem novas espécies de *Uca* para serem descritas. As variáveis tamanho da distribuição geográfica, tamanho do corpo e influência humana foram selecionadas no melhor modelo, que explicou 37% da variância total dos dados. Os coeficientes padronizados da regressão múltipla mostraram que espécies descritas primeiramente apresentam maior tamanho corpóreo, maiores áreas distribuição geográfica e ocorrem em regiões de elevada influência humana.

**Palavras-chaves:** seleção de modelos, AIC, caranguejo violinista, curva de acumulação, modelo logístico, modelo gompertz, “Linnean shortfall”

## Introdução

Diversos estudos têm demonstrado que grande parte da biodiversidade ainda é desconhecida (Gaston et al. 1995; Cabrero-Sañudo & Lobo 2003; Diniz-Filho et al. 2005; Bebber et al. 2007a; Jiménez-Valverde & Ortuño 2007). Em resposta a essa lacuna no conhecimento do número de espécies, também conhecido como “impedimento Linneano” (*Linnean Shortfall*; Brown & Lomolino 1998; Whittaker et al. 2005; Bini et al. 2006), diversos trabalhos utilizaram a curva de acumulação de descrição de espécies histórica a fim de estimar, para uma região geográfica e/ou um grupo taxonômico em particular, o número de espécies que ainda devem ser descritas (e.g. Bebber et al. 2007a; Ferro & Diniz 2008; ver Tabela 4 na discussão). Para os crustáceos, trabalhos recentes têm estimados mais de 68000 espécies para essa classe taxonômica. Além disso, considerando a taxa atual de descrição de espécie para diferentes grupos taxonômicos (i.e. ordem) e as curvas de acumulação de espécies, há evidência da existência de mais espécies de crustáceos para serem formalmente descritas (Martin & Davis 2006), visto que as curvas de acumulação de espécies não alcançaram uma assíntota.

De forma geral, os trabalhos macroecológicos sobre padrões de descrição de espécies têm usado o tamanho do corpo e a área da distribuição geográfica como preditores da data de descrição de espécies. Assim, espera-se que espécies com maior tamanho corpóreo e amplamente distribuídas sejam descritas primeiramente (Blackburn & Gaston 1995; Reed & Boback 2002; Collen et al. 2004). Outros trabalhos têm utilizado diferentes variáveis preditoras para explicar a data de descrição de espécies, tais como, padrão de coloração (Baselga et al. 2007), propriedades medicinais (Bebber et al. 2007b), profundidade do local (Gibbons et al. 2005; Zapata & Robertson 2007),

densidade populacional (Collen et al. 2004) e influência da ocupação humana (Diniz-Filho et al. 2005).

Além disso, esses atributos macroecológicos permitem estimar as características gerais das espécies que ainda serão descritas e traçar metas para planos de conservação e de inventários de biodiversidade (Diniz-Filho et al. 2005; Bini et al. 2006). Entretanto, grande parte desses estudos foi realizado para grupos de espécies de ambientes terrestres (e.g. Blackburn & Gaston 1995; Baselga et al. 2007), não havendo ainda trabalhos sobre organismos de ambientes costeiros. É importante considerar que, globalmente, os ambientes costeiros são densamente povoados (Cohen & Small 1998), o que gera grande impacto sobre esses importantes sistemas (Mann 2000). Dessa forma, é importante incorporar, no delineamento de estratégias para conservação de espécies costeiras, o número de espécies não-conhecidas (i.e. não descritas) bem como as possíveis características ecológicas e morfológicas dessas espécies.

O objetivo desse trabalho foi avaliar a importância da área de distribuição geográfica, tamanho do corpo, tipo de hábitat e influência da ocupação humana na data de descrição de espécies do gênero *Uca* (Crustacea). Nesse contexto, as predições do presente trabalho foram que espécies de maior tamanho corpóreo, maior área de ocupação geográfica, que ocorrem em regiões abertas (e.g. praias) e de maior ocupação humana tenham sido descritas primeiramente. Além disso, usou-se curvas de acumulação de descrição de espécies para averiguar se existem potencialmente mais espécies para serem descritas.

## **Material e Métodos**

O gênero *Uca* é representado por 97 espécies, ocorrendo nas regiões costeiras tropical de todo o mundo. Entretanto, para o presente trabalho foram utilizadas 86



espécies, devido a falta de dados de tamanho do corpo de duas espécies (*U. virens* e *U. intermedia*) e da falta de dados das relações filogenéticas entre algumas dessas espécies. As 86 espécies incluídas nas análises são representativas dos principais clados do grupo, e a exclusão de 11 espécies não deve afetar qualitativamente as conclusões gerais do presente estudo.

Para cada espécie foi obtido: data de descrição (ano), autor (ou autores) que descreveu a espécie, a área de distribuição geográfica (AG daqui em diante), o tamanho do corpo (expresso pela largura média da carapaça, em milímetros - LC), tipo de hábitat (TH), impacto humano (IH) onde a espécie ocorre. Todos os dados, com exceção do impacto humano, foram obtidos de Crane (1975). O tamanho da distribuição geográfica da espécie foi baseado na extensão total (em quilômetros) da região costeira em que a espécie ocorre. A ocupação humana do local onde a espécie ocorre foi definido a partir do Índice de Influência Humana (IH) ao longo da área de distribuição, sendo os dados básicos obtidos em Sanderson et al. (2002). O IH varia de 0 (ausência de impacto humano) a 100 (impacto máximo), e combina dados globais de densidade populacional humana, uso da terra, acessos (rodovias, rios e outros) e infraestrutura elétrica, para criar uma variável composta expressa em um mapa global com resolução de 30 arc-segundos (dados disponíveis [http://www.ciesin.columbia.edu/wild\\_areas/](http://www.ciesin.columbia.edu/wild_areas/)) (obtido em Fevereiro 2009). Assim, para cada espécie foi obtido o valor máximo de IH, baseado nos locais de ocorrência da espécie. A variável “tipo de hábitat” (TH) foi definida como uma variável categórica, no qual espécies que habitam regiões fechadas (como mangues) e regiões intermediárias (entre praias e mangues) receberam o código zero (0); enquanto que espécies que habitam regiões abertas, como praias, receberam o código um (1).

### *Curva de acumulação de espécies histórica*

A data de descrição (ano) e número de espécies descritas a cada ano foi utilizado para estimar a curva de acumulação de espécies em escala global e ainda para diferentes regiões geográficas (i.e. costa leste da América, costa oeste da América e Indo-Oeste Pacífico). Para o uso de curvas de acumulação de espécies é importante considerar que o número de espécie existentes no planeta é limitado (Cabrero-Sañudo & Lobo 2003), e que a medida que se aproxima do número real de espécies conhecidas torna-se mais difícil descobrir novas espécies (Diamond 1985; Medellín & Soberón 1999; Cabrero-Sañudo & Lobo 2003). Assim, o número acumulado de espécies descritas foi relacionado com o ano de descrição e por fim, ajustados dois modelos curvilineares: Logístico e Gompertz (Ratkowsky 1990). Ambas as funções foram ajustadas utilizando o método Quasi-Newton. Os modelos utilizados (Logístico e Gompertz) se assemelham por apresentaram três parâmetros, no qual o primeiro parâmetro indica a assíntota e os demais à forma da curva. Além disso, os dois modelos são frequentemente utilizados para descrever curvas de acumulação de espécies (Tjørve 2003). Os modelos curvilineares (global e para diferentes regiões geográficas) foram comparados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC; Motulsky & Christopoulos 2003).

$$AIC = Ni \times \ln\left(\frac{SS}{N}\right) + 2 \times K \left(\frac{2 \times K(K+1)}{N-K-1}\right)$$

No qual,  $N$  é o número de dados,  $SS$  é soma dos quadrados e  $K$  é número de parâmetros de um modelo.

### *Características das espécies descritas primeiro*

Os modelos gerados para explicar a data de descrição de espécies do gênero *Uca* (formados por quadro variáveis explanatórias) foram também comparados usando

técnicas de seleção de modelos (Burnham & Anderson 2002). Primeiramente, cada um dos modelos foi comparado e avaliado baseado no Critério de Informação de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002), no qual o melhor modelo foi aquele que apresentou o menor valor de AIC. Considerando o conjunto de variáveis utilizadas foi possível combinar 15 diferentes modelos, incluindo um modelo com todas as quatro variáveis.

O critério de Akaike baseado na ponderação de modelos foi usado para estimar a “importância” de cada variável (Johnson & Omland 2004). Assim, a importância de cada variável pode ser interpretada como a contribuição da variável para o ajuste do modelo. Para as análises de seleção de modelo e importância das variáveis foi utilizado o programa *Spatial Analysis in Macroecology* (SAM versão 3.0; Rangel et al. 2006) e todas as variáveis preditoras foram previamente log-transformadas (com exceção da variável categórica TH).

Em estudos comparativos entre espécies filogeneticamente relacionadas torna-se importante avaliar o padrão filogenético dos dados, pois a não-independência dos táxons pode enviesar as análises estatísticas (Felsenstein 1985; Freckleton et al. 2002; Martins et al. 2002). As relações filogenéticas entre as 86 espécies de caranguejo *Uca* foram definidas a partir de Rosenberg (2001), usando uma matriz com 236 caracteres morfológicos discretos. A não independência dos dados pode ser testada avaliando o padrão filogenético nos resíduos dos modelos gerados. Dessa forma, os resíduos de cada modelo (total de 15) foram testados usando o coeficiente *I* de Moran, construindo correlogramas com cinco classes de distância (Sokal & Oden 1978). Os valores de *I* de Moran variam de -1,0 a 1,0 e sua interpretação é análoga ao coeficiente de correlação. Assim, valores de *I* de Moran próximos a 1,0 indicam que as espécies ligadas em uma dada classe filogenética tendem a ser mais similares entre si do que esperado ao acaso, para o caráter estudado, enquanto que valores próximos a -1,0 indicam que essas

espécies tendem a apresentar-se dissimilares. O  $I$  de Moran para cada distância filogenética é dado por:

$$I = \left( \frac{n}{S} \right) \left[ \frac{\sum_i \sum_j (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y}) w_{ij}}{\sum_i (y_i - \bar{y})^2} \right]$$

No qual  $n$  é número de espécies analisadas;  $y_i$  e  $y_j$  são valores do caráter  $Y$  para as espécies  $i$  e  $j$ ;  $\bar{y}$  é o valor médio de  $Y$ ;  $w_{ij}$  é o elemento da matriz quadrada e simétrica  $W$  que expressa a ligação filogenética entre as  $n$  espécies, cuja a soma, ao longo de  $i$  e  $j$ , é igual ao valor de  $S$ .

## Resultados

As espécies de *Uca* foram descritas entre os anos de 1758 até 1987, e atualmente são descritas 97 espécies desse gênero (Tabela 1). Foram gerados dois modelos não lineares para ajustar a relação entre o ano e o número de espécies, dessa forma, globalmente o melhor ajuste foi dado pelo modelo de Gompertz, de acordo com o menor valor de AIC (Tabela 1; Figura 1). Assim, de acordo com o melhor modelo, existem novas espécies para serem descritas, pois o número atual de espécies é menor do que o número predito pela assíntota. De acordo com esse modelo, o número de espécies predito é de 134 espécies, dessa forma, estima-se que 28% das espécies de *Uca* ainda são desconhecidas.

Tabela 1. Estatística descritiva e ajuste curvilinear do número acumulativos de espécies contra o ano de descrição de acordo com dois modelos (Gompertz e Logístico) para dados globais (Global) e três regiões geográficas: costa oeste da América, costa leste da América e Indo-Oeste Pacífico (IOP).

	Global	Regiões		
		Oeste América	Leste América	IOP
Número de espécies	97	36	21	39
Ano da primeira descrição	1758	1843	1782	1758
Ano da última descrição	1987	1985	1987	1982
Taxa de descrição (Nº de espécies por ano)	0.42	0.25	0.1	0.17
Variância explicada % (modelo Gompertz)	98,1	95,2	95,8	92,1
Variância explicada % (modelo Logístico)	98	96,1	96,1	91,3
AIC (modelo Gompertz)	133,49	38,15	15,61	50,77
AIC (modelo Logístico)	138,01	34,31	14,42	52,62
Número de espécies predito pelo melhor modelo	134,79	44,23	22,51	50,41
Percentual de espécies não-descritas	28,04	18,61	6,71	22,63

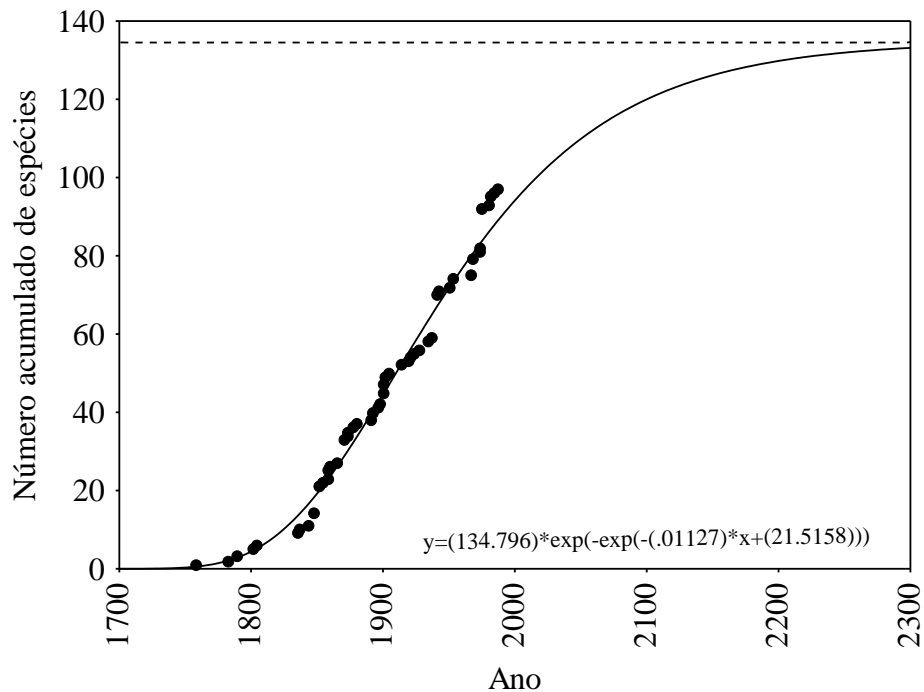


Figura 1. Curva de acumulação de espécies histórica considerando todas as espécies de caranguejo *Uca* descritas. A linha contínua evidencia o ajuste segundo o modelo Gompertz, enquanto que a linha traceja indica a assíntota.

A curva de acumulação de espécies histórica para as regiões geográficas como no oeste da América e Indo-Oeste Pacífico evidenciaram padrão semelhante, no qual o número atual de espécies está muito inferior ao número de espécies predito pela

assíntota dos modelos. Além disso, o ajuste segundo o modelo Gompertz foi mais adequado, por apresentar menor valor de AIC, para região geográfica do Indo-Oeste Pacífico, enquanto que o modelo logístico foi mais adequado para as regiões da costa leste e oeste da América (Figura 2).

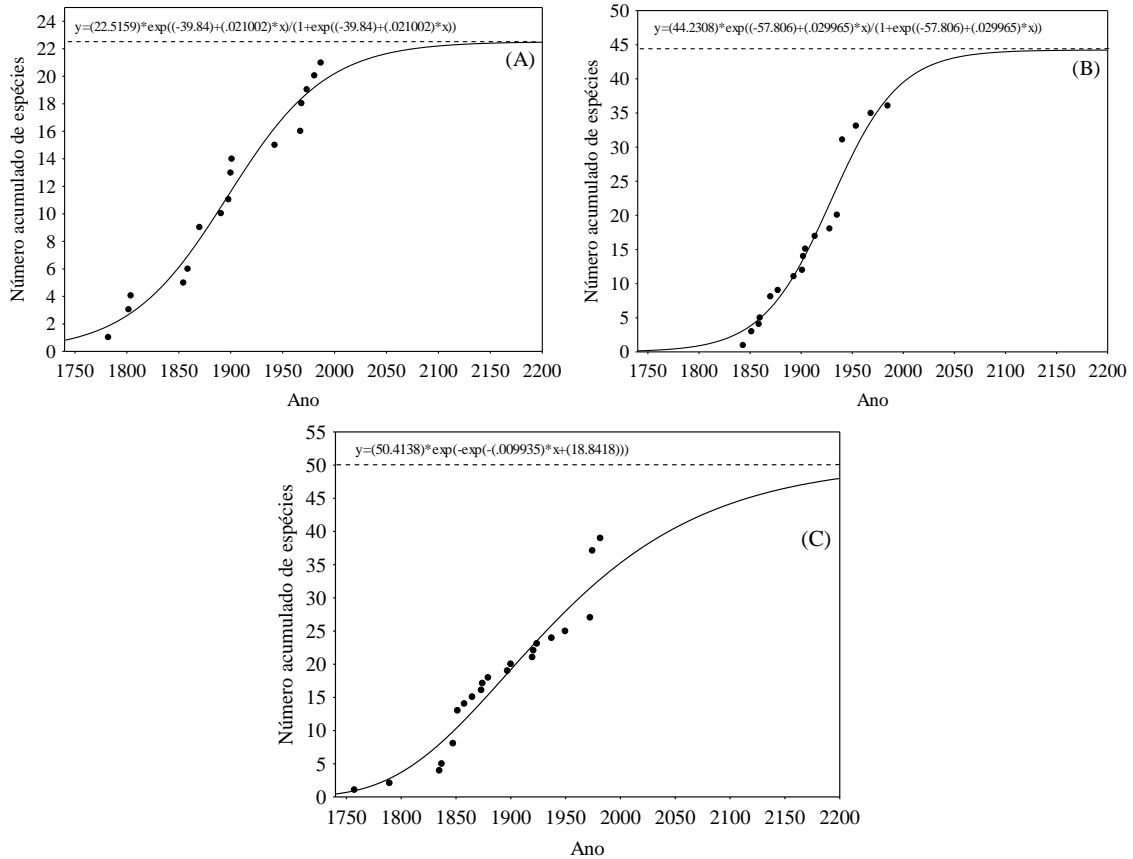


Figura 2. Curva de acumulação de espécies do gênero *Uca* descritas em diferentes regiões geográficas: (A) leste da América, (B) oeste da América e (C) Indo-Oeste Pacífico. A linha contínua indica o ajuste de acordo com o modelo Logístico (A e B) e Gompertz (C), enquanto que a linha tracejada indica a assíntota. A costa oeste da África não foi incluída porque essa região apresenta somente uma espécie descrita.

Somente na região geográfica leste da América o número de espécies atual assemelhou-se ao predito pela assíntota do melhor modelo, de tal forma que 93% das espécies já encontram-se descritas. Além disso, em todas as regiões geográficas o aumento do número de espécies descritas ocorreu, principalmente, depois do início do século XX. Os anos de 1941 e 1975 foram os que apresentaram o maior número de espécies descritas, com 11 e 10 espécies respectivamente. Além disso, Jocelyn Crane

(1909-1998) foi a autora que descreveu todas as espécies em ambos os anos. Trinta e quatro autores descreveram todas as 97 espécies de *Uca*, no entanto, poucos autores descreveram grande parte das espécies (Figura 3), sendo que dois autores descreveram 35% das espécies, e esses autores (M. J. Rathbun e J. Crane) são originários dos Estados Unidos.

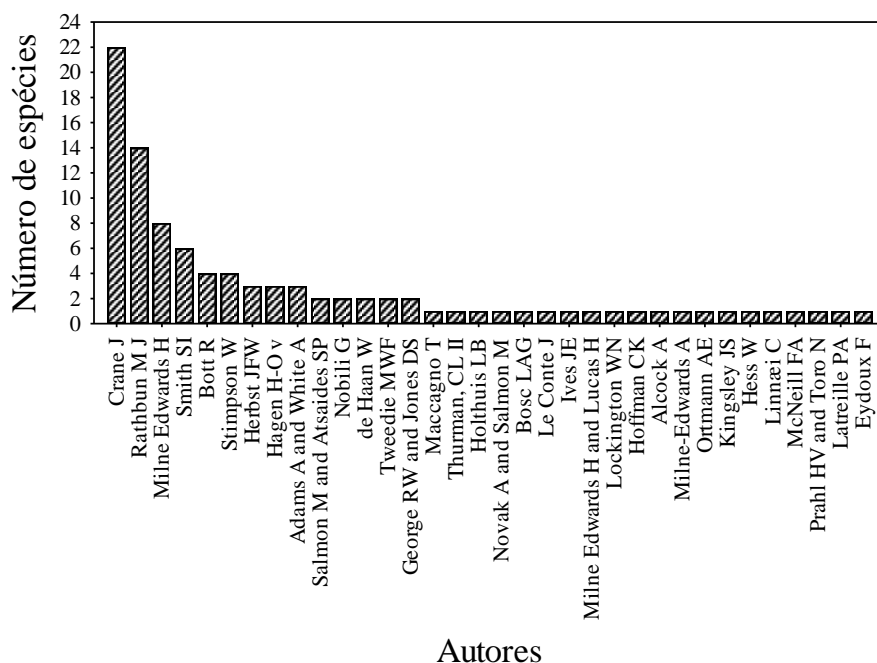


Figure 3. Autores que descreveram as espécies do gênero *Uca*.

O melhor modelo para explicar a variação temporal nas datas de descrição, de acordo com o  $\Delta AIC$  foi o modelo com três variáveis preditoras (AG, LC e IH), que explicou 37% da variância total dos dados, além disso, somente esse modelo teve  $\Delta AIC$  menor que 2. O segundo melhor modelo, de acordo com  $\Delta AIC$  é o modelo composto por todas as variáveis explanatórias, esse modelo também explicou 37% da variância dos dados (Tabela 2). De acordo com a ponderação dos modelos, as variáveis mais importantes para explicar a data de descrição de espécies de *Uca* foram IH e LC (Tabela 3). A estrutura filogenética dos dados não apresentou influência sobre os resultados,

visto que não foi encontrado padrão filogenético nos resíduos dos modelos analisados (Figura 4).

Tabela 2 – Resultado da seleção de modelos demonstrando os 15 modelos gerados para descrever a data de descrição de espécies de *Uca* e os respectivos valores do coeficiente de determinação ( $R^2$ ), Akaike (AIC) e  $\Delta$ AIC. As variáveis são: largura da carapaça (LC); área da distribuição geográfica (AG); influência humana (IH) e tipo de hábitat (TH).

	Modelos	$R^2$	AIC	$\Delta$ AIC
Modelo 1	AG,LC,IH	0,37	906,04	0
Modelo 2	AG,LC,IH,TH	0,37	908,35	2,31
Modelo 3	LC,IH	0,32	909,48	3,43
Modelo 4	AG,IH	0,31	911,47	5,43
Modelo 5	LC,IH,TH	0,32	911,58	5,54
Modelo 6	AG,IH,TH	0,31	913,72	7,67
Modelo 7	IH	0,22	918,96	12,91
Modelo 8	AG,LC	0,23	920,92	14,87
Modelo 9	IH,TH	0,23	921,06	15,01
Modelo 10	AG,LC,TH	0,24	921,93	15,88
Modelo 11	AG	0,16	925,82	19,78
Modelo 12	AG,TH	0,17	926,49	20,44
Modelo 13	LC	0,13	928,88	22,83
Modelo 14	LC,IH	0,14	930,41	24,36
Modelo 15	TH	0,01	940,45	34,41

Tabela 3 – Seleção de modelos evidenciando para cada variável utilizada, a importância, o coeficiente de regressão padronizado considerando todos os modelos e o coeficiente de regressão padronizado considerando somente o melhor modelo. Largura da Carapaça (LC); Área da distribuição geográfica (AG); Influência Humana (IH) e Tipo de Hábitat (TH).

Variável	Importância	Coeficiente parcial padronizado	Coeficiente parcial padronizado modelo 1
AG	0,85	-0,22	-0,22
LC	0,94	-0,26	-0,25
IH	0,99	-0,39	-0,38
TH	0,24	-0,008	-



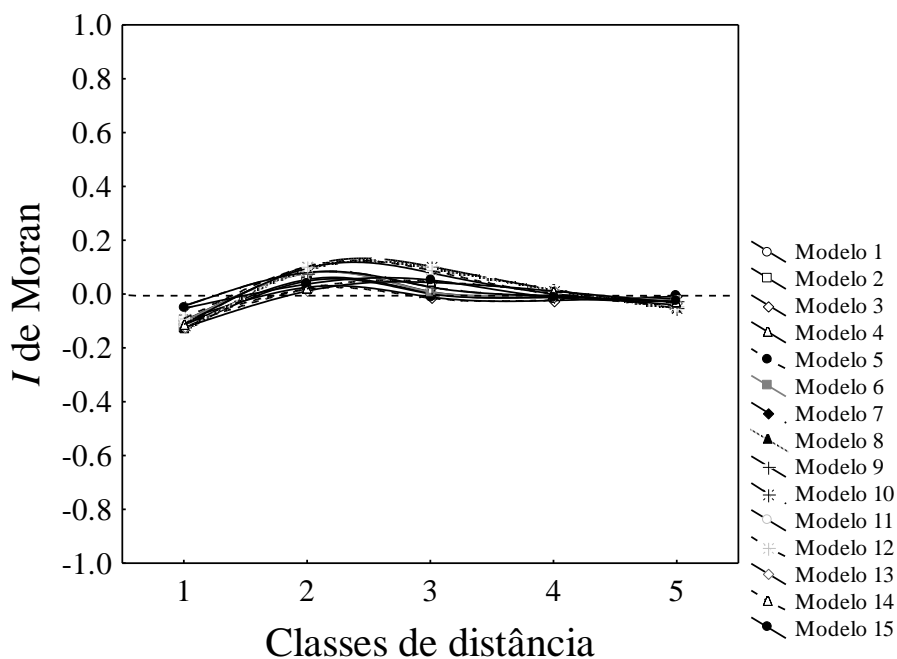


Figura 4. Correlogramas filogenéticos dos resíduos dos 15 modelos gerados (ver Tabela 2) para explicar a data de descrição de espécies de *Uca*.

## Discussão

### *Dinâmica histórica do gênero Uca: primeiras descrições e curva de acumulação de espécies*

A primeira espécie de *Uca* descrita data de 1758, registrada como *Cancer vocans major*, descrita por Linnaeus (1758). Desde então, o gênero já foi alterado para *Gelasimus*, e por fim Rathbun (1897) o registrou como *Uca* (ver revisão de Rosenberg 2001). A última espécie descrita foi *U. victoriana* (Hagen 1987), formando um conjunto de 97 espécies do gênero.

Há mais de 20 anos não são descritas novas espécies para esse gênero, o que pode indicar pouco interesse da comunidade científica ou que todas as suas espécies estão bem definidas. No entanto, a curva de acumulação de espécie evidenciou que ainda deve haver espécies para serem formalmente descritas. Além da ausência de descrição de novas espécies, em uma pesquisa no Thompson ISI

(<http://apps.isiknowledge.com/>) foram encontrados 471 trabalhos entre os anos de 1991 e 2007 (usando o termo “*fiddler crab\**” OR *Uca*), e o número de artigos não está aumentando significativamente ao longo do tempo (ver artigo 1). Dessa forma, o fato de existir ausência de incremento do número de artigos sobre *Uca* e ainda existir espécies para serem formalmente descritas indica claramente futuros problemas de conservação para o grupo. Ademais, a redução na formação de taxonomistas pode ter afetado na contribuição de descrição de novas espécies, como já registrada em outros grupos de organismos (Hopkins & Freckleton 2002; Kim & Byrne 2006; Ferro & Diniz 2008).

Avaliando a curva de acumulação de espécies para diferentes regiões geográficas observou-se que a o número atual espécies encontram-se abaixo do predito pela assíntota dos modelos, além disso, somente na costa leste da América o número de espécies atual aproximou do predito pela assíntota. Nessa região, comparada com outras regiões geográficas é a que apresenta menor número de espécies, além disso, durante um longo tempo tem se desenvolvidos estudos e descritos espécies nessa região, de tal forma que a primeira espécie descrita para essa região data de 1782 e a última de 1987.

Diversos trabalhos têm usado a curva de acumulação de espécies para determinar a existência de espécies a serem descritas. A Tabela 4 apresenta alguns trabalhos que utilizaram a curva de acumulação de espécies (total de 21 trabalhos com diferentes grupos taxonômicos). Nesse sentido, 12 dos artigos pesquisados não alcançaram a assíntota, sendo esses principalmente de escala global (8 trabalhos), enquanto que dentre os trabalhos que alcançaram uma assíntota (total de 9 trabalhos) a maior parte foi realizada em escala local/regional (7 trabalhos). Ademais, essa tabela também evidenciou que uma variedade de grupos taxonômicos, além dos caranguejos *Uca*, contém ainda espécies para serem descritas, revelando a importância e a

necessidade de formação de taxonomistas (Wilson 2004) e de trabalhos de campo (May 2004) para a ampliação do conhecimento da biodiversidade.

Tabela 4 – Artigos que utilizaram curvas de acumulação de espécies, evidenciando a citação, o grupo taxonômico estudado, o número de espécies (entre parênteses), o padrão observado indicando se alcançou ou não uma assíntota e a escala do estudo, podendo ser local, regional ou global.

<b>Citação</b>	<b>Grupo taxonômico (número de espécies)</b>	<b>Assíntota</b>	<b>Escala</b>
Gaston et al. (1995)	Geometridae (21000)	Não	Global
Medelin & Soberón (1999)	Mamíferos (2364)	Não	Global
Cabrero-Sanudo & Lobo (2003)	Scarabaeoidea (629)	Sim	Regional
Meier & Dikow (2003)	<i>Euscelidia</i> (1383)	Não	Global
Gower et al. (2004)	Anfíbios (22)	Não	Local
Adamowicz & Purvis (2005)	Braquiópodos (1176)	Não	Global
Wilson & Costello (2005)	32 grupos taxonômicos (entre 19-1633)	Sim (maior parte)	Regional
Diniz-Filho et al (2005)	Anuros (131)	Sim	Regional
Pimm et al. (2006)	Pássaros (10000)	Sim	Global
Martin & Davis (2006)	Crustáceos (68000)	Não	Global
Aravid et al. (2007)	Pássaros (552) Borboletas (308) Rã (115) Besouros (59) Asteraceae (289) Gramineae (519) Orquídeas (278) Samambaias (229)	Sim	Local
Baselga et al. (2007)	<i>Aphthona</i> (82)	Não	Regional
Zapatta & Robertson (2007)	Peixes (1222)	Sim	Local
Jiménez-Valverde & Ortuno (2007)	Carabidae (1158)	Não	Regional
Guil & Sanudo (2007)	Tardigrada (792)	Não	Global
Reeder et al. (2007)	Mamíferos (5339)	Não	Global
Bebber et al. (2007a)	Pássaros (10000)	Sim	Global
Bebber et al. (2007a)	Plantas com Flores (1500)	Sim	Regional
Bebber et al. (2007a)	Formigas (12000) Musgos (12000) Lycophytes (500) Monilophytes (5000) Gimnospermas (1000)	Não	Global
Bebber et al. (2007a)	Gramineae (nearby 4500)	Não	Regional
Ferro & Diniz (2008)	Arctiidae (5364)	Sim	Regional

Dentre o grupo Crustacea, trabalhos têm proposto diferentes estimativas do provável número de espécies existentes, variando entre 52000 (Martin & Davis 2001) e 68000 espécies (Brusca & Brusca 2003). Além disso, avaliando a curva de acumulação

de espécies para diferentes ordens taxonômicas de Crustacea, observou-se que nenhum grupo se aproximou da assíntota, ou seja, o padrão da curva de acumulação de espécies observado para caranguejo *Uca* não difere do padrão da curva de acumulação de espécies para outros crustáceos (Martin & Davis 2006). Por fim, ainda inexistem trabalhos com seqüência de DNA de caranguejos *Uca*, que poderiam revelar a existência de espécies crípticas, freqüentemente encontradas em organismos marinhos (Bickford et al. 2007; Mathews 2006). Desse modo, o gênero *Uca* apresenta um campo vasto para estudos de sistemática clássica e molecular.

#### *Modelando o padrão temporal de descrição de espécies*

De acordo com os melhores modelos selecionados pelo critério de AIC, espécies com grande tamanho corpóreo, maiores áreas de distribuição geográfica e espécies que ocorrem em regiões de grande influência humana foram descritas primeiramente. Todas essas características mostraram uma relação negativa com a data de descrição das espécies. A importância dessas variáveis tem sido observada em diferentes grupos taxonômicos, tais como plantas (Bebber et al. 2007b), carnívoros e primatas (Collen et al. 2004), répteis e anfíbios (Reed & Boback 2002; Diniz-Filho et al. 2005), pássaros (Blackburn & Gaston 1995) e diversos grupos de insetos e outros invertebrados (Gaston et al. 1995; Allsopp 1997; Egleton 1999; Adamowicz & Purvis 2005; Gibbons et al. 2005; Guil & Cabrero-Sañudo 2007). Apesar disso, alguns trabalhos têm indicado que a área de distribuição geográfica (e.g., Collen et al. 2004) e o tamanho do corpo (e.g., Ferro & Diniz 2008) são as variáveis mais importantes que influenciam na data de descrição das espécies.

Além do tamanho do corpo, a influência humana foi uma variável explanatória de grande importância. Provavelmente, o fato de espécies descritas primeiramente

ocorrerem em regiões onde há elevada ocupação humana deve-se a um viés de inventário, freqüentemente discutido na literatura científica (e.g. Hortal et al. 2008; Dannis & Thomas 2000). Nas regiões de maior ocupação humana encontram-se maior disponibilidade de acessos e também maior número de centros de pesquisas. Além disso, considerando os efeitos negativos da atividade humana sobre a biodiversidade (Cardillo et al. 2004), as espécies descritas primeiramente, apesar de apresentarem maior área de ocupação geográfica, estão em regiões com problemas ambientais decorrentes da atividade antrópica, como é freqüentemente encontrado em ambientes costeiros (Mann 2000). Dentre as espécies estudadas, 71 espécies ocorrem em regiões com influência humana maior que 50, revelando que grande parte das espécies estão em regiões de médio a elevado impacto antrópico. Atualmente, nenhuma espécie do gênero *Uca* encontra-se ameaçada de extinção de acordo com a lista da IUCN, entretanto, muitas dessas espécies podem estar em risco latente de extinção (*sensu* Cardillo et al. 2006), devido grande parte das espécies estarem em região de elevado impacto humano.

A variável TH, apesar de estar no segundo melhor modelo (de acordo com  $\Delta AIC$ ), foi pouco importante para explicar a data de descrição de espécie de caranguejo *Uca*. A predição para essa variável era que espécies que habitavam regiões mais abertas fossem descritas primeiramente, mas essa hipótese não foi corroborada, como demonstrado pela baixa importância dessa variável, possivelmente devido aos métodos de coleta de *Uca* e outros caranguejos, que são freqüentemente estudados em diferentes regiões (i.e. mangues e praias) amostrando ampla variedade de habitats (Crane 1975).

Os trabalhos que visam analisar as características das espécies descritas primeiramente usam, além do tamanho do corpo e da área de ocupação, diferentes variáveis preditoras, objetivando melhorar o poder de explicação dos modelos. A densidade populacional têm sido utilizada como variável preditora da data de descrição

de espécies (Gaston et al. 1995; Collen et al. 2004), apesar de ser correlacionada com outras variáveis preditoras, como o tamanho do corpo (Gaston & Blackburn 2000). Os caranguejos *Uca* vivem de forma agrupada, formando grandes populações (Crane 1975), mas infelizmente foram obtidos dados de densidade populacional somente para 26 espécies do gênero (obtidas na literatura, no qual todas as estimativas foram com base na contagem de tocas). Ainda assim, para esse conjunto de dados, a densidade de caranguejos não foi uma variável importante para explicar a data de descrição de espécies ( $R^2=0,0008$ ). Outros trabalhos usando dados de Carnívoros e Primatas também não encontraram uma relação significativa da densidade com a data de descrição de espécies (Collen et al. 2004).

Somente com investimentos em inventários de biodiversidade (Balmford & Gaston 1999) e formação de taxonomistas (Wilson 2004) será possível solucionar problemas de espécies não-descritas e estimar as áreas de distribuição das espécies, o que é vital para auxiliar nas tomadas de decisões e no delineamento de unidades de conservação (Bini et al. 2006). Dessa forma, apesar do longo tempo sem descrição de novas espécies (20 anos), possivelmente, o número real de espécies de *Uca* ainda está longe de ser conhecido, principalmente em algumas regiões geográficas (e.g. Indo-Oeste Pacífico). Por isso, é importante a realização de inventários nessas regiões com o propósito de ampliar o conhecimento da diversidade do gênero criando um painel global atualizado de espécies de caranguejo do gênero *Uca*.

### **Agradecimentos**

JCN agradece a CAPES pela concessão da bolsa de doutorado e LMS ao CNPq pela bolsa de Iniciação Científica. LMB e JAFDF são apoiados por bolsa produtividade do

CNPq e pela Fundação de Amparo à Pesquisa da Universidade Federal de Goiás (FUNAPE/UFG).

## Referências

Adamowicz SJ & Purvis A (2005) How many branchiopod crustacean species are there? Quantifying the components of underestimation. *Global Ecology and Biogeography* 14:455–468.

Allsopp PG (1997) Probability of describing an Australian scarab beetle: influence of body size and distribution. *Journal of Biogeography* 24:717–724.

Aravind N, Tambat B, Ravikanth G, Ganeshiah K & Uma Shaanker R (2007) Patterns of species discovery in the Western Ghats, a megadiversity hot spot in India. *Journal of Biosciences* 32:781–790.

Balmford A & Gaston K (1999) Why biodiversity surveys are good value. *Nature* 398: 204–205.

Baselga A, Hortal J, Jiménez-Valverde A, Gómez JF & Lobo JM (2007) Which leaf beetles have not yet been described? Determinants of the description of Western Palaearctic Aphthona species (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biodiversity and Conservation* 16:1409–1421.

Bebber DP, Marriot FHC, Gaston KJ, Harris SA & Scotland RW (2007a) Predicting unknown species numbers using discovery curves. *Proceeding of the Royal Society B* 274:1651–1658.

Bebber DP, Harris SA, Gaston KJ & Scotland RW (2007b) Ethnobotany and the first printed records of British flowering plants. *Global Ecology and Biogeography* 16:103–108.

Bini LM, Diniz JAF, Rangel T, Bastos RP & Pinto MP (2006) Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions* 12:475–482.

Blackburn TM & Gaston KJ (1995) What determines the probability of discovering a species? A study of South American oscine passerine birds. *Journal of Biogeography*, 22:7–14.

Bickford D, Lohman DJ, Sohdi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK & Das I (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 22:148–155.

Brown JH & Lomolino MV (1998) *Biogeography*. 2nd edn. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts. 624p.

- Brusca RC & Brusca GJ (2003) *Invertebrates* (2nd ed.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 936p.
- Burnham KP & Anderson DR (2002) *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, Heidelberg. 488p.
- Cabrero-Sañudo FJ & Lobo JM (2003) Estimating the number of species not yet described and their characteristics: the case of Western Palaearctic dung beetle species (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biodiversity and Conservation* 12:147-166.
- Cardillo M, Purvis A, Sechrest W, Gittleman JL, Bielby J & Mace GM (2004) Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *Plos Biology* 2: 9-13.
- Cardillo M, Mace GM, Gittleman JL, Purvis A (2006) Latent extinction risk and the future battlegrounds of mammal conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 4157–4161.
- Collen B, Purvis A & Gittleman JL (2004) Biological correlates of description date in carnivores and primates. *Global Ecology and Biogeography* 13:459–467.
- Cohen J & Small C (1998) Hypsographic Demography: The Distribution of Human Population by Altitude. *Proceeding of National Academy of Sciences USA* 95:14009–14014.
- Crane J (1975) *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton. 736p.
- Dennis RLH & Thomas CD (2000) Bias in butterfly distribution maps: the influence of hot spots and recorder's home range. *Journal of Insect Conservatio* 4: 73-77.
- Diamond JM (1985) How many unknown species are yet to be discovered? *Nature* 315: 538-539.
- Diniz-Filho JAF, Bastos RP, Rangel TFLVB, Bini LM, Carvalho P & Silva RJ (2005) Macroecological correlates and spatial patterns of anuran description dates in the Brazilian Cerrado. *Global Ecology and Biogeography* 14: 469-477.
- Eggleton P (1999) Termite species description rates and the state of termite taxonomy. *Insectes sociaux* 46:1-5.
- Ferro VP & Diniz IR (2008) Biological attributes affect the data of description of tiger moths (Arctiidae) in the Brazilian Cerrado. *Diversity and distribution* 14:472-482.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- Freckleton RP, Harvey PH & Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160:712–726.



Gaston KJ, Scoble MJ & Crook A (1995) Patterns in species description: a case study using the Geometridae (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 225-237.

Gaston KJ & Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford. 396p.

Gibbons MJ, Richardson AJ, Angel MV, Buecher E, Esnal G, Fernandez-Almo MA, Gibson R, Itoh H, Pugh P, Boettger-Schnack R & Thuesen E (2005) What determines the likelihood of species discovery in marine holozooplankton: is size, range or depth important? *Oikos* 109:567-576.

Gower DJ, Bhatta G, Giri V, Oommen OV, Ravichandran MS & Wilkinson M (2004) Biodiversity in the Western Ghats: The discovery of new species of caecilian amphibians. *Current Science* 87:739-740.

Guil N, Cabrero-Sañudo FJ (2007) Analysis of the species description process for a little known invertebrate group: the limnoterrestrial tardigrades (Bilateria, Tardigrada). *Biodiversity and Conservation* 16:1063-1086.

Hagen H.-O v (1968) Studien an peruanischen Winkerkrabben (Uca). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 95:395-468.

Hopkins GW & Freckleton RP (2002) Declines in the numbers of amateur and professional taxonomists: implications for conservation. *Animal Conservation* 5:245-249.

Hortal J, Jiménez-Valverde A, Gómez JF, Lobo JM & Baselga A (2008) Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos* 117: 847-858.

Johnson JP & Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19:101-108.

Jiménez-Valverde A & Ortuño VM (2007) The historical description process of Iberian endemic ground-beetles (Coleoptera, Carabidae): which species are described first? *Acta Oecologica* 31:13-31.

Kim KC, Byrne LB (2006) Biodiversity loss and the taxonomic bottleneck: emerging biodiversity science. *Ecological Research* 21: 794-810.

Linnaeus C (1758) *Systema Naturae*. 10th Edition. Volume I.

Mann KH (2000) *Ecology of coastal waters: with implications for management*. Second edition, Blackwell Science. 406pp.

Martin JW & Davis GE (2001) An updated classification of the Recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Serie* 39: 1-124.

Martin JW & Davis GE (2006) Historical trends in crustacean systematic. *Crustaceana* 79:1347-1368.

Martins EP, Diniz-Filho JAF & Housworth E (2002) Adaptive constraint and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56:1-13.

Mathews LM (2006) Cryptic biodiversity and phylogeographic patterns in a snapping shrimp species complex. *Molecular Ecology* 15:4049–4063.

Motulsky HJ & Christopoulos A (2003) *Fitting Models to Biological Data Using Linear and Nonlinear Regression*. A practical guide to curve fitting, Available at <http://www.graphpad.com>. GraphPad Software Inc., San Diego CA.

May RM (2004) Tomorrow's taxonomy: collecting new species in the field will remain the rate-limiting step. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359:733–734.

Medellín RA & Soberón J (1999) Predictions of mammal diversity on four land masses. *Conservation Biology* 13:143-149.

Meier R & Dikow T (2004) Significance of Specimen Databases from Taxonomic Revisions for Estimating and Mapping the Global Species Diversity of Invertebrates and Repatriating Reliable Specimen Data. *Conservation Biology* 18:478-488.

Pimm S, Raven P, Peterson A, Sekercioglu CH & Ehrlich PR (2006) Human impacts on the rates of recent present and future bird extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:10941–10946.

Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF & Bini LM (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321-431.

Rathbun MJ (1897) A revision of the nomenclature of the Brachyura. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 11:153–167.

Ratkowsky DA (1990) *Handbook of Nonlinear Regression Models*, Marcel Dekker, N. Y.

Reed RN & Boback SM (2002) Does body size predict dates of species description among North American and Australian reptiles and amphibians? *Global Ecology and Biogeography* 11: 41–47.

Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology* 75:839-869.

Reeder DM, Helgen KM & Wilson DE (2007) Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 269: 1-34.

- Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV & Woolmer G (2002) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52:891-904.
- Sokal RR & Oden NL (1978) Spatial autocorrelation in biology I. methodology. *Biological Journal of Linnean Society* 10:199-228.
- Tjørve E (2003) Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography* 30:827-835.
- Wilson EO (2004) Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 359:739-739.
- Wilson SP & Costello MJ (2005) Predicting future discoveries of European marine species using non-homogenous renewal process. *Applied statistics* 54:897-918.
- Whittaker RJ, Araújo MB, Paul J, Ladle RJ, Watson JEM & Willis KJ (2005) Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11: 3-23.
- Zapata FA & Robertson DR (2007) How many species of shore fishes are there in the Tropical Eastern Pacific? *Journal of biogeography* 34:38-51.

## Artigo 3

---

### **Autocorrelação filogenética e herdabilidade do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica de caranguejos *Uca* (Crustacea, Decapoda)**

João Carlos Nabout<sup>1,2</sup>, Levi Carina Terribile<sup>2,3</sup>, Luis Mauricio Bini<sup>1,2</sup> & José Alexandre Felizola Diniz-Filho<sup>2</sup>

1 – Programa de Doutorado em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil. C.P.131. 74001-970. E-mail: [naboutjc@hotmail.com](mailto:naboutjc@hotmail.com)

2 – Laboratório de Ecologia teórica e síntese, Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil.

3 – Universidade Federal de Goiás, Campus de Jataí, BR 364, Km 192, Setor Industrial, 75800-000 Jataí, GO, Brasil.

#### **Resumo**

O objetivo desse estudo foi avaliar os níveis de herdabilidade filogenética do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica de 88 espécies de caranguejos do gênero *Uca*, utilizando métodos filogenéticos comparativos e processos de simulação para avaliar o ajuste ao modelo neutro de evolução (movimento Browniano). A distribuição geográfica das espécies foi compilada da literatura, no qual, o tamanho da distribuição geográfica foi baseado no comprimento total, considerando as irregularidades da região costeira. Enquanto que a posição geográfica correspondeu ao ponto médio (*midpoint*) latitudinal e longitudinal da espécie. A forma da distribuição geográfica das espécies foi baseada na dimensão fractal (técnica de contagem de caixas). O padrão evolutivo das medidas da distribuição geográfica da espécie foi explorado por meio de autocorrelação filogenética utilizando o coeficiente de autocorrelação de *I* de Moran, método autoregressivo (ARM) e o método de regressão por autovetores filogenéticos (PVR). Os coeficientes de autocorrelação dos atributos da distribuição geográfica foram comparados com os coeficientes obtidos pelo movimento Browniano. A distribuição de frequência do tamanho da distribuição geográfica de caranguejos *Uca* apresentou um padrão assimétrico à direita e ainda foi observado ausência de padrão filogenético para esse atributo. Entretanto, observou-se um forte padrão filogenético da posição da distribuição geográfica (principalmente ao longo do eixo longitudinal). De fato, o ARM e PVR evidenciaram, respectivamente, que 86% e 91% do ponto médio longitudinal podem ser explicados pelas relações filogenéticas entre as espécies. O forte padrão filogenético longitudinal deve-se ao processo de especiação alopátrica vicariante e a estrutura geográfica dos clados. Além disso, os caracteres avaliados não seguiram o processo de movimento Browniano, sugerindo que o processo de evolução do grupo não segue um simples processo de evolução neutra.

**Palavras-chaves:** distribuição geográfica, *I* de Moran, sinal filogenético, especiação alopátrica.

## **Introdução**

A distribuição geográfica das espécies é uma importante e complexa variável, que tem sido extensivamente estudada em áreas de pesquisas como a macroecologia e biologia da conservação (Brown & Lomolino 1998; Maurer 1999; Holt 2003; Gaston 2003). A distribuição geográfica das espécies pode ser descrita em três características: tamanho, forma e posição. Entretanto, o tamanho da distribuição geográfica das espécies tem recebido maior atenção na literatura, com diversos trabalhos relacionando esse caráter a densidade populacional e ao tamanho do corpo (Jones et al. 2005; Böhning-Gaese et al. 2006).

O tamanho da distribuição geográfica das espécies é compreendido como um produto das influências das restrições filogenéticas, fatores ambientais e dinâmica de dispersão/extinção (Böhning-Gaese et al. 2006; Brown et al. 1996; Gaston 2003). Além disso, o tamanho, a forma e a posição da distribuição geográfica das espécies não se apresentam constantes ao longo do tempo evolutivo (Liow & Stenseth 2007), pois estudos recentes têm sugerido que o tamanho da distribuição geográfica é um caráter filogeneticamente herdável, ou seja, o tamanho da distribuição geográfica de pares de espécies relacionadas (i.e. filogeneticamente próximas) tendem a apresentar-se mais semelhantes do que esperado pelo acaso (Jablonski 1987; Hunt et al. 2005). Entretanto, outros estudos não encontraram nenhuma evidência da herdabilidade desse caráter (Diniz-Filho & Tôrres 2002; Webb & Gaston 2003, 2005; Mouillot & Gaston 2007).

Não existem estudos que avaliam o nível de herdabilidade (sinal filogenético) da forma e posição da distribuição geográfica. A forma da distribuição geográfica das espécies apresenta grande variação (Brown et al. 1996) sendo determinado por diferentes aspectos fisiográficos (Ruggiero 2001). Por exemplo, a forma da distribuição geográfica de espécies costeiras é um produto da forma da região costeira de ocorrência

da espécie. Enquanto que a posição da distribuição geográfica de espécies costeiras é influenciada por restrições ambientais e de dispersão (Gaston & Blackburn 2000).

Dessa forma, assumindo que os processos de especiação são predominantemente alopátricos (Rosenzweig 1995; Losos & Glor 2003), espera-se que as características da distribuição geográfica (i.e. tamanho, forma e posição) das espécies filogeneticamente relacionadas seja mais similar do que esperado pelo acaso, refletindo características de conservação de nicho e habilidade de dispersão. A herdabilidade das propriedades da distribuição geográfica pode ser avaliada estimando-se os níveis de dependência filogenética entre as espécies, e diversos artigos (embora relacionados) têm usado técnicas derivadas dos métodos comparativos (Jablonski 1987; Böhning-Gaese et al. 2006; Diniz-Filho & Tôrres 2002). O uso de métodos comparativos em pesquisas ambientais tem aumentado nos últimos 20 anos, influenciados principalmente pela disponibilidade de informações filogenéticas e devido aos avanços estatísticos e computacionais (Pagel 1999; Martins 2000; Diniz-Filho & Tôrres 2002). Por exemplo, a análise de autocorrelação filogenética permite descrever a estrutura filogenética do caráter e provê uma forma quantitativa de avaliar a relação entre similaridade fenotípica e filogenética (Diniz-Filho 2001). Assim, esse método pode ser utilizado para investigar os padrões de herdabilidade da distribuição geográfica e conservação de nicho, comparando a divergência observada das espécies com o esperado a partir de diferentes modelos de evolução. Nesse contexto, o modelo Browniano é um dos diversos métodos estatísticos que têm sido propostos para ajustar os dados comparativos e simular processos de evolução. O movimento Browniano é usado como um modelo neutro de evolução fenotípica, descrevendo mudanças aleatórias de deriva genética. Além disso, nesse modelo a mudança no caráter ocorre em uma taxa constante e não direcional (Felsenstein 1988; Hansen & Martins 1996; Diniz-Filho 2001).

No presente trabalho, foram quantificados atributos da distribuição geográfica (tamanho, forma e posição) das espécies de caranguejo *Uca*, objetivando avaliar os níveis de sinal filogenético (herdabilidade) desses atributos utilizando métodos filogenéticos comparativos ( $I$  de Moran, modelo autoregressivo e autovetores filogenéticos) e procedimentos de simulação (movimento Browniano).

## **Material e métodos**

### *Dados*

O gênero *Uca* é distribuído mundialmente e caracterizado por apresentar um forte dimorfismo sexual com assimetria do macho (Rosenberg 2001). Atualmente existem nove subgêneros de caranguejos *Uca*, separados em dois grupos: frente-estreita e frente-larga. No presente trabalho foi utilizado o tamanho e posição da distribuição geográfica de 88 espécies caranguejo *Uca*, compilados de Crane (1975). O tamanho da distribuição geográfica total (comprimento) foi medida em quilômetros considerando as irregularidades das regiões costeiras ocupadas pelas espécies (a escala utilizada foi de 1:100, ou seja, cada centímetro do mapa correspondeu 100 metros). A posição da distribuição geográfica foi definida como ponto médio (*midpoint*) latitudinal e longitudinal. Atualmente existem reconhecidas 97 espécies de caranguejo *Uca*. No entanto, as 88 espécies incluídas nesse trabalho representam os principais clados do grupo, dessa forma, a exclusão de 9 espécies não afeta qualitativamente a conclusão da análise filogenética comparativa (Rosenberg 2001).

A forma da distribuição geográfica foi estimada com base na dimensão fractal da região costeira ocupada pela espécie. A dimensão fractal é frequentemente usada em ecologia sendo aplicada para medir o grau de complexidade e forma de ambientes (e.g., Halley et al. 2004; Thomaz et al. 2008). Nesse trabalho foi utilizada a técnica de

contagem de caixas (Maurer 1994) para estimar a dimensão fractal ( $D$ ) da distribuição geográfica de cada espécie. Para essa técnica, a região ocupada pela espécie foi sobreposta a uma malha com abertura conhecida ( $s$ ) e posteriormente foi contado o número de caixas em que a espécie ocorre ( $N(s)$ ). Esse procedimento foi repetido aumentando a abertura da malha  $s$  (o tamanho de  $s$  utilizado, em grau decimal foi 0,5; 1; 2; 4; 8 e 10). Por fim, a dimensão fractal foi estimada pelo coeficiente angular da regressão  $\log N(s)$  contra  $\log (1/s)$ .

As relações filogenéticas entre as 88 espécies de caranguejo *Uca* foram estabelecidas por Rosenberg (2001), baseadas em 236 caracteres morfológicos. No presente trabalho foram utilizadas duas árvores filogenéticas estabelecidas por Rosenberg (2001) para gerar as matrizes de distância filogenéticas. A filogenia “A” é uma árvore consenso de oito árvores mais parcimoniosas (comprimento = 1,5385, índice de consistência = 0,158, índice de retenção = 0,655). A filogenia “B” é uma árvore consenso de doze árvores mais parcimoniosas (comprimento = 1,517, índice de consistência = 0,161, índice de retenção = 0,66) (ver detalhes em Rosenberg 2001). O comprimento dos ramos não está disponível para essas filogenias, dessa forma, as análises refletem principalmente as relações topológicas entre as espécies, assumindo uma constante taxa de divergência entre as espécies.

Apesar das filogenias serem baseadas em caracteres morfológicas, estas são as mais completas filogenias disponíveis para o gênero. Além disso, uma análise recente evidenciou que algumas mudanças na estrutura filogenética devem ter pequeno impacto quantitativo nos resultados de análise comparativa utilizando autocorrelação filogenética (Diniz-Filho & Nabout 2009).



### *Análise filogenética comparativa*

O padrão filogenético do tamanho, forma e posição da distribuição geográfica das espécies foi inicialmente explorado utilizando análise de autocorrelação, baseado em duas topologias. Autocorrelações filogenéticas com cinco iguais classes de distância foram realizadas utilizando o coeficiente  $I$  de Moran (Sokal & Oden 1978; Bininda-Emonds & Gittleman 2000; Diniz-Filho 2001). Os valores de  $I$  de Moran variam de -1 a 1, e sua interpretação é análoga ao coeficiente de correlação. Assim, valores de  $I$  de Moran próximos a 1 indicam que as espécies ligadas em uma dada classe filogenética tendem a ser similares entre si, para o caráter estudado, enquanto que valores próximos a -1 indicam que essas espécies tendem a apresentar-se dissimilares. O  $I$  de Moran para cada distância filogenética é dado por:

$$I = \left( \frac{n}{S} \right) \left[ \frac{\sum_i \sum_j (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y}) w_{ij}}{\sum_i (y_i - \bar{y})^2} \right]$$

no qual  $n$  é número de espécies analisadas;  $y_i$  e  $y_j$  são valores do caráter  $Y$  analisados nas espécies  $i$  e  $j$ ;  $\bar{y}$  é o valor médio de  $Y$ ;  $w_{ij}$  é o elemento da matriz quadrada e simétrica  $\mathbf{W}$  que expressa a ligação filogenética entre as  $n$  espécies, cuja soma, ao longo de  $i$  e  $j$ , é igual ao valor de  $S$ . Para cada valor de  $I$  Moran a significância foi testada usando 999 permutações (Legendre & Legendre 1998). A significância, considerando todas as classes de distância, foi estabelecida usando critério de Bonferroni. Dessa forma, o coeficiente de autocorrelação pode ser considerado significativo se um dos coeficientes de  $I$  de Moran for significativo ao nível de  $\alpha/k$ , no qual  $\alpha$  é a probabilidade de erro Tipo I ( $P = 0,05$ ) e  $k$  é o número de classes de distância. A análise de autocorrelação filogenética para o tamanho, forma e posição da distribuição geográfica foi realizada no programa SAM (*Spatial Analysis in Macroecology*; Rangel et al. 2006).

Foram gerados 300 conjuntos de dados simulando um processo de evolução estocástica por movimento Browniano sobre a filogenia de caranguejos *Uca*, para 88 espécies analisadas, utilizando uma rotina (PDSIMUL) do programa PDAP (*Phenotypic Diversity Analysis Program*) (Garland et al. 1993). No movimento Browniano, o caráter evolui de forma aleatória, e a cada instante de tempo, a variação entre as linhagens ocorre com uma taxa constante e independente do valor do caráter.

Os coeficientes de *I* de Moran das variáveis observadas (i.e. tamanho, forma e posição da distribuição geográfica) e os coeficientes de *I* de Moran do movimento Browniano foram comparados usando regressão linear. Inicialmente foi feita uma regressão linear para cada simulação (movimento Browniano) entre o *I* de Moran e as classes de distância filogenética. Posteriormente, foi feita uma distribuição de frequência do coeficiente angular dessa regressão que foi comparado como o coeficiente angular da regressão entre o *I* de Moran e classes de distância filogenética das variáveis observadas (i.e. tamanho, forma e posição da distribuição geográfica).

Utilizou-se também método autoregressivo (ARM) para avaliar o padrão filogenético da distribuição geográfica das espécies (Cheverud et al. 1985). O modelo é dado por

$$\mathbf{y} = p\mathbf{W}\mathbf{y} + \varepsilon$$

no qual,  $\mathbf{y}$  é um vetor contendo o caráter de interesse,  $p$  é o coeficiente autoregressivo,  $\varepsilon$  é o resíduo, e  $\mathbf{W}$  é uma matriz de “pesos” que expressa as relações filogenéticas entre as espécies, sendo análoga à usada pelo *I* de Moran. A matriz  $\mathbf{W}$  pode ser obtida com o inverso da distância filogenética entre as espécies,  $D$ , assim:

$$W = \frac{1}{D_{ij}^\alpha}$$

no qual,  $\alpha$  é o parâmetro ajustado conjuntamente na função de máxima verossimilhança. Elevados valores de  $\alpha$  indicam que somente espécies muito relacionadas (próximas) são similares, e mudanças no valor de  $\alpha$  podem aumentar o ajuste do modelo autoregressivo (Gittleman & Kot 1990). No presente trabalho, foi utilizado o melhor modelo autoregressivo após intensiva busca de valores  $\alpha$  de que minimizem o critério de informação de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002) do modelo ARM. O coeficiente de determinação ( $R^2$ ) do modelo ARM estima o quanto da variação no caráter investigado (e.g. tamanho da distribuição geográfica) pode ser explicado pela estrutura filogenética (inércia ou sinal filogenético) (Cheverud et al. 1985). Utilizou-se o programa SAM (Rangel et al. 2006) para calcular o melhor ARM.

Foi utilizado também o método de regressão por autovetores filogenéticos (PVR) para estimar o sinal filogenético de propriedades da distribuição geográfica (Diniz-Filho et al. 1998). A idéia do PVR é utilizar a Análise de Coordenadas Principais para encontrar autovetores da matriz de distância filogenética **D** entre as espécies, e usar esses autovetores como preditores de uma regressão múltipla no qual a variável resposta é o caráter estudado (nesse caso, propriedades da distribuição geográfica das espécies) (veja Diniz-Filho et al. 2007 para recente aplicação em macroecologia). Foram extraídos autovetores de duas matrizes de distância (um para cada filogenia) e selecionados, após exaustivas regressões múltiplas, utilizando AIC (Diniz-Filho & Nabout 2009). Semelhantemente ao ARM, o coeficiente de determinação dessa regressão também estima o sinal filogenético do caráter estudado da espécie.

## Resultados

Dentre as 88 espécies de caranguejo *Uca* analisados nesse trabalho, *Uca tetragonon* apresentou distribuição geográfica mais ampla (85413,31 km; ver tabela 1 no apêndice desse artigo), enquanto que *U. tallanica* teve o menor tamanho de distribuição geográfica (225,11 km; tabela 1 no apêndice). De forma geral, as espécies apresentaram ampla variação no tamanho da distribuição geográfica, ainda assim, esse caráter apresentou um padrão assimétrico para direita, no qual, a maioria das espécies (cerca de 60%) apresentou distribuição geográfica menor que 10000 km (Figura 1).

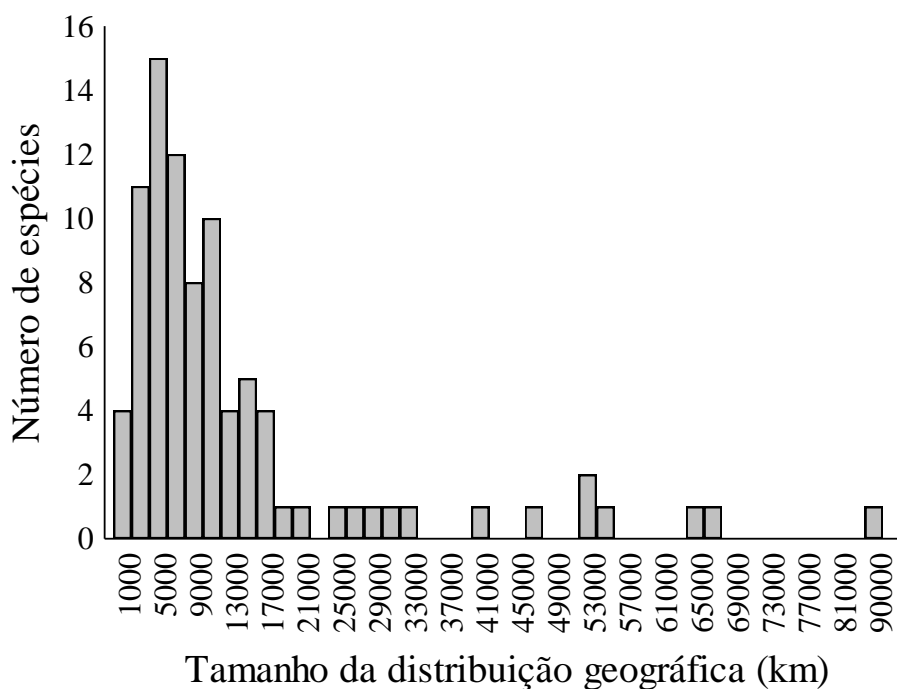


Figura 1 – Distribuição de frequência do tamanho da distribuição geográfica (km) das espécies de caranguejos do gênero *Uca*.

Os valores de *I* de Moran de ambas as filogenias estimados para a posição da distribuição geográfica revelou significativo padrão filogenético (principalmente a longitude), indicando que espécies filogeneticamente próximas ocorrem em posições geográficas similares, enquanto que espécies filogeneticamente distantes ocorrem em

regiões geograficamente distantes (Tabela 1). De fato, uma simples correlação entre a matriz de distâncias geográficas (calculada baseado nos pontos médios, latitudinal e longitudinal, de ocorrência das espécies) e matriz de distância filogenética revelou positivos e significativos valores para ambas as filogenias ( $r = 0,5248$ ;  $P = < 0,001$ , para filogenia A e  $r = 0,4106$ ;  $P = < 0,001$  para filogenia B, baseado no teste de Mantel com 5000 permutações). Por outro lado, o tamanho da distribuição geográfica apresentou ausência de sinal filogenético, e somente a primeira classe de distância foi estatisticamente significativa. A forma da distribuição geográfica (dimensão fractal) também registrou ausência de sinal filogenético, indicado pelos baixos valores de  $I$  de Moran (para ambas as filogenias) (Tabela 1).

Tabela 1 – Autocorrelação filogenética para o tamanho, forma e posição (latitude e longitude) da distribuição geográfica e movimento Browniano em 88 espécies de caranguejo *Uca*, usando coeficiente de  $I$  de Moran estimado para cinco classes de distância e significância (critério de Bonferroni  $P < 0,01$ ). O símbolo % no movimento Browniano indica o percentual de simulações que foram significativas. A autocorrelação foi calculada considerando as duas filogenias (A e B).

Filogenia A

Classe	Movimento Browniano		Tamanho		Forma		Longitude		Latitude	
	$I$ Moran	%	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$
1	0,746	99,33	0,202	0,035	0,088	0,315	0,979	<b>&lt;0,001</b>	0,263	<b>0,007</b>
2	0,549	96,33	0,085	0,195	0,017	0,7	1,007	<b>&lt;0,001</b>	0,225	<b>0,002</b>
3	0,310	74,33	0,072	0,142	0,14	<b>0,006</b>	1,057	<b>&lt;0,001</b>	0,34	<b>0,001</b>
4	0,084	49,66	0,253	<b>&lt;0,001</b>	0,077	<b>0,006</b>	1,099	<b>&lt;0,001</b>	0,125	<b>0,001</b>
5	-0,128	4,33	-0,091	<b>&lt;0,001</b>	-0,051	<b>&lt;0,001</b>	-0,454	<b>&lt;0,001</b>	-0,098	<b>&lt;0,001</b>

Filogenia B

Classe	Movimento Browniano		Tamanho		Forma		Longitude		Latitude	
	$I$ Moran	%	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$	$I$ Moran	$P$
1	0,724	100	0,176	0,012	0,08	0,207	0,926	<b>&lt;0,001</b>	0,185	<b>0,008</b>
2	0,388	85,33	0,088	0,055	0,122	<b>0,008</b>	1,037	<b>&lt;0,001</b>	0,382	<b>&lt;0,001</b>
3	-0,006	34,66	0,166	<b>0,005</b>	0,011	0,719	0,75	<b>&lt;0,001</b>	0,137	0,018
4	-0,067	23,33	-0,059	0,026	-0,049	0,077	0,025	0,089	0,02	0,132
5	-0,117	3,66	-0,034	0,03	-0,023	0,274	-0,294	<b>&lt;0,001</b>	-0,102	<b>&lt;0,001</b>

Nas simulações do movimento Browniano foi possível observar uma clara diminuição monotônica do coeficiente de  $I$  de Moran com o aumento das classes de distância. A distribuição de frequência do coeficiente angular obtido a partir da regressão entre a distância filogenética e cada simulação do movimento Browniano, variou de -0,06 a -0,40 para filogenia A e -0,03 a -0,40 para a filogenia B. Entretanto, para ambas as filogenias, os coeficientes angulares dos caracteres estudados estiveram nas “caudas” da distribuição de frequência do coeficiente angular obtido das simulações do movimento Browniano (Figura 2). O coeficiente angular obtido da longitude apresentou-se maior do que os coeficientes angulares obtidos do movimento Browniano, indicando que o coeficiente de autocorrelação da longitude é maior do que esperado pelo processo de evolução neutra e que espécies filogeneticamente próximas são mais similares para esse caráter do que esperado pelo movimento Browniano, tendendo as espécies a permanecerem mais longitudinalmente próximas do que esperado pelo acaso. Por outro lado, o coeficiente angular da latitude, tamanho e forma da distribuição geográfica foram menores do que o coeficiente angular do movimento Browniano, como observado pela ausência do padrão filogenético desses caracteres.

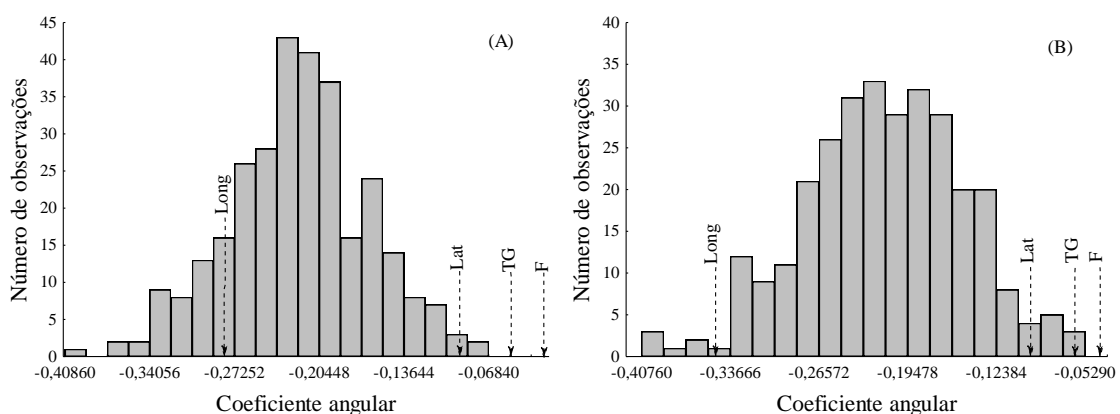


Figura 2 – Distribuição de frequência do coeficiente angular (obtido da regressão entre o  $I$  de Moran de cada simulação do movimento Browniano e das classes de distâncias filogenéticas) para a filogenia A (A) e filogenia B (B). As setas indicam o coeficiente angular para a latitude (lat), longitude (long), tamanho (TG) e forma (F) da distribuição geográfica das espécies.

O ARM e PVR indicaram resultados similares (Tabela 2) para ambas as filogenias, no qual, grande parte da variância na posição da distribuição geográfica (i.e. longitude) das espécies foi explicada pelas relações filogenéticas entre as espécies. Por outro lado, a forma da distribuição geográfica das espécies não foi relacionada com a filogenia.

Tabela 2 – Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) dos modelos autoregressivo (ARM) e regressão por autovetores filogenéticos (PVR) para ambas filogenias avaliadas.

	Filogenia A		Filogenia B	
	ARM	PVR	ARM	PVR
Tamanho	0,080	0,204	0,056	0,203
Forma	0,035	0,104	0,043	0,099
Longitude	0,890	0,953	0,870	0,912
Latitude	0,109	0,272	0,169	0,293

## Discussão

A distribuição geográfica das espécies é uma variável fundamental para estudos de macroecologia e biologia da conservação. Uma busca no Thomson ISI (*Web of Science*) usando os termos “geographic\* range\*” no título, entre os anos de 1991 e 2007, revelou 291 artigos. Grande parte desses artigos avaliaram o padrão espacial e determinantes do tamanho da distribuição geográfica (e.g., Olifiers et al. 2004; Hawkins & Diniz-Filho 2006; Gross 2006), enquanto somente poucos artigos reportam sobre a herdabilidade da distribuição geográfica (Hunt et al. 2005; Webb & Gaston 2005; Waldron 2007).

Artigos que discutem a herdabilidade da distribuição geográfica têm encontrado resultados conflitantes (e.g., Hunt et al. 2005; Webb & Gaston 2003). No presente trabalho, buscou-se expandir essas análises e usar diferentes métodos comparativos (*I* de Moran, ARM e PVR) para estimar o nível de herdabilidade filogenética de atributos da distribuição geográfica (tamanho, forma e posição) de caranguejos do gênero *Uca* distribuídos mundialmente. Todos esses métodos evidenciaram resultados congruentes e

demonstraram que a posição da distribuição geográfica (especialmente a longitude) exibe um forte padrão filogenético.

O padrão filogenético na longitude provê suportes para padrão macroevolutivo de diversificação de caranguejos *Uca* que foi previamente proposto (ver Rosenberg 2001). Atualmente existem duas distintas hipóteses sobre o padrão de diversificação de caranguejos *Uca*. A primeira hipótese sugere que espécies basais de frente estreita chegaram à região do Indo-Oeste pacífico (esses primeiros caranguejos dividiram-se em múltiplas linhagens de frente estreita e uma de frente larga), e um grupo dispersou para América e costa oeste da África, por meio do estreito de Bering, ou “saltando” ilhas ao longo oceano Pacífico tropical. Posteriormente, espécies americanas de frente larga migraram retornando ao Indo-Oeste Pacífico pela mesma rota, gerando a atual distribuição do grupo (Crane 1975). No entanto, Salmon & Zucker (1988), propuseram uma hipótese alternativa de distribuição do grupo, no qual, espécies de *Uca* (incluindo de frente estreita e larga) viveram próximo ao oceano de Tétis durante o Oligoceno tardio, que posteriormente foi subdividido em grupos Americanos e Indo-Oeste Pacífico. Esses autores sugeriram que as semelhanças entre espécies de diferentes grupos (i.e. Americano e Indo-Oeste pacífico) foi resultado de evolução paralela e não sinal da história filogenética do grupo. Além disso, outros estudos usando filogenia molecular de 24 espécies de caranguejo *Uca* (Sturmbauer et al.1996; Levinton et al. 1996), não apoiaram a hipótese de J. Crane (Crane 1975; i.e. centro de diversificação no Indo-Oeste Pacífico). Por fim, ambas as hipóteses sobre a diversificação de caranguejos *Uca* demonstram uma tendência longitudinal de diversificação, além disso, a forte relação entre a filogenia e a posição longitudinal das espécies pode ser explicada por uma seqüência de processos de especiação alopátrica (Losos & Glor 2003). Em caranguejos *Uca*, esse processo de especiação é bastante assinalado, principalmente



devido alguns eventos, como por exemplo, o fechamento do oceano de Tétis e expansão do Oceano Pacífico, produziram barreiras que separam espécies Americanas e Indo-Oeste Pacífico. A subida do Istmo da Panamá também dividiu espécies de caranguejo *Uca* em regiões da costa leste e oeste da América.

Ao contrário do padrão filogenético longitudinal, a forma e o tamanho da distribuição geográfica das espécies apresentaram ausência de padrão filogenético, enquanto que posição latitudinal registrou fraco padrão filogenético. Alguns estudos têm detectado fraco ou até mesmo ausência de padrão filogenético do tamanho da distribuição geográfica, como em mamíferos, peixes e pássaros usando correlogramas filogenéticos (Freckleton et al. 2002; Blackburn et al. 2004; Jones et al. 2005; Böhning-Gaese et al. 2006; Diniz-Filho & Tôrres 2002). Dessa forma, o presente trabalho apóia estudos prévios que sugerem, em geral, que o tamanho da distribuição geográfica não é um caráter herdável (Webb & Gaston 2003, 2005; Böhning-Gaese et al. 2006; Jones et al. 2005; Jablonsky 2008), sendo influenciado por processos estocásticos (Gaston & He 2002) e filogeneticamente instáveis (Diniz-Filho & Tôrres 2002; Liow & Stenseth 2007). Ademais, caranguejos *Uca* são organismos costeiros, ocupando regiões continentais e insulares e a estrutura costeira de ilhas e continentes diferem em tamanho e forma. Assim, a ausência de sinal filogenético no tamanho e forma da distribuição geográfica é resultado de um “fenômeno insular” (*sensu* Losos 2008), principalmente, porque regiões insulares possuem maiores taxas evolutivas (Schluter 2000) como consequência da radiação adaptativa e, essa elevada taxa evolutiva produz baixo sinal filogenético (Revell et al. 2008). No presente trabalho, foram utilizados dados de distribuição geográfica de 88 espécies de *Uca*, dessas 11% ocorrem somente em regiões insulares e 30% ocorrem em ambas as regiões (i.e. insular e continental). Outros artigos

têm demonstrado que caracteres de espécies insulares apresentam fraco sinal filogenético (Losos et al. 2003; Knouft et al. 2006).

Além disso, alguns artigos têm sugerido que a capacidade de detectar sinal filogenético é dependente da escala (em termos de escala espacial e resolução taxonômica). Dessa forma, o sinal filogenético pode ser mais frequentemente detectado em elevado nível taxonômico (e.g. classe Crustacea) (Cavender-Bares et al. 2006). No presente trabalho, não é possível testar a influência da resolução taxonômica sobre o sinal filogenético, entretanto, é importante notar que outros artigos têm testado a herdabilidade do tamanho da distribuição geográfica em espécies do mesmo gênero (e.g., Böhning-Gaese et al. 2006) e, em alguns casos, o padrão filogenético do tamanho da distribuição geográfica foi detectado somente abaixo do nível de tribo (Blackburn et al. 2004). Por fim, a influência da resolução taxonômica sobre o sinal filogenético necessita ainda de mais testes, pois até o presente essa relação não está clara (Losos 2008).

Entretanto, foi averiguada a influência da escala espacial no sinal filogenético dos caracteres investigados de distribuição geográfica, reduzindo a escala global do estudo em dois domínios geográficos, denominado Americano (com 51 espécies) e Indo-Oeste pacífico (37 espécies). O resultado do modelo autoregressivo (ARM) revelou fraco sinal filogenético do tamanho e forma da distribuição geográfica (no Indo-Oeste Pacífico somente 11% da variação no tamanho e <0,01% da forma da distribuição geográfica podem ser explicados pelas relações filogenéticas entre as espécies, enquanto que para a América esses valores foram 1,5% e <0,01% respectivamente – o PVR apresentou resultados similares). Além disso, a posição longitudinal da distribuição geográfica também apresentou redução do sinal filogenético em ambas regiões geográficas (no Indo-Oeste Pacífico somente 8,8% e 1,4% da variação na posição

longitudinal e latitudinal das espécies, respectivamente, foram explicado pela filogenia, enquanto que para região da América esses valores foram de 10,3% e 30,4% respectivamente). Assim, dentro de cada domínio geográfico, todos os atributos da distribuição geográfica apresentaram fraco ou até mesmo ausência de sinal filogenético. Provavelmente, dentro dos domínios geográficos, as relações (filogenéticas) entre as espécies tornam-se dispersas (Cavender-Bares et al. 2006). Portanto, a escala global demonstra ser mais adequada para detectar o sinal filogenético de propriedades de distribuição geográfica.

Por fim, as análises de autocorrelação filogenética sugeriram que os caracteres macroecológicos analisados (tamanho, forma e posição da distribuição geográfica) não seguiram o processo de movimento Browniano, com marcados desvios (porém de diferentes naturezas) ocorrendo no tamanho, forma, posição latitudinal e longitudinal da distribuição geográfica. Os desvios dos caracteres analisados em relação ao movimento Browniano indicam que processos adaptativos mais complexos devem explicar a evolução desses caracteres, ao contrário de um simples processo de deriva aleatória (Diniz-Filho 2001).

Recentemente tem emergido um debate na literatura científica sobre o papel da conservação de nicho nos padrões macroecológicos e macroevolutivos (Wiens & Graham 2005; Losos 2008; Wiens 2008). A conservação de nicho é a tendência das espécies em preservar características ecológicas do ancestral (e.g. atributos da distribuição geográfica). No entanto, o sinal filogenético e a conservação de nicho são distintos, principalmente porque a conservação de nicho refere-se ao um fenômeno que espécies filogeneticamente próximas são mais ecologicamente similares do que esperado por um processo de movimento Browniano (Losos 2008). No presente trabalho, foi possível diferenciar esses dois fenômenos, pois foi comparado o padrão

filogenético dos caracteres observados com o derivado de simulações do movimento Browniano ao longo da filogenia. Por um lado, a ausência de sinal filogenético indica que não existe conservação de nicho para um dado caráter (Losos 2008). Portanto, considerando os caracteres utilizados no presente trabalho, somente a posição da distribuição geográfica das espécies (longitude) evidenciou um padrão filogenético, e espécies relacionadas são mais similares (posição longitudinal) do que esperado pelo movimento Browniano. Geograficamente, após um evento de especiação, a nova espécie tende a reter mais próxima ao longo do eixo longitudinal do que esperado pelo puro processo de difusão no espaço.

### **Agradecimentos**

JCN e LCT receberam bolsa de doutorado da CAPES. LMB e JAFDF são apoiados por bolsa produtividade do CNPq e pela Fundação de Amparo à Pesquisa da Universidade Federal de Goiás (FUNAPE/UFG).

### **Referências**

Bininda-Emonds ORP & Gittleman JL (2000) Are pinnipeds functionally different from fissiped carnivores? The importance of phylogenetic comparative analysis. *Evolution* 54:1011–1023.

Blackburn TM, Jones KE, Cassey P & Losin N (2004) The influence of spatial resolution on macroecological patterns of range size variation: a case study using parrots (Aves: Psittaciformes) of the world. *Journal of Biogeography* 31:285–293.

Böhning-Gaese K, Caprano T, van Ewijk K & Veith M (2006) Range size: Disentangling current traits, phylogenetic and biogeographic factors. *The American Naturalist* 167:555-567.

Brown JH & Lomolino MV (1998) *Biogeography*. Sinauer, Sunderland, MA.

Brown JH, Stevens GC & Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 27: 597-623.

- Burnham KP & Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Cavender-Bares J, Keen A & Miles B (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87:109-122.
- Cheverud JM, Dow MM & Leutenegger W (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Crane J (1975) *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton. 736p.
- Diniz-Filho JAF (2001) Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55:1104-1109.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rodríguez MÁ, Rangel, TFLVB & Hawkins BA (2007) Seeing the forest for the trees: partitioning ecological and phylogenetic components of Bergmann's rule in European Carnivora. *Ecography* 30:598-608.
- Diniz-Filho JAF & Nabout JC (2009) Modeling body size evolution in Felidae under alternative phylogenetic hypotheses. *Genetics and Molecular Biology* 32:170-176.
- Diniz-Filho JAF & Tôrres NM (2002) Phylogenetic comparative methods and the geographic range size – body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology* 16:351-367.
- Diniz-Filho JAF, Sant`Ana CER & Bini LM (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247-1262.
- Felsenstein J (1988) Phylogenies and quantitative characters. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 19:445–471.
- Freckleton RP, Harvey PH & Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160:712–726.
- Garland T Jr, Dickerman AW, Janis CM & Jones JA (1993) Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology* 42: 265-292.
- Gaston KJ (2003) *Structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford. 266p.
- Gaston KJ & Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, London. 396p.
- Gaston KJ & He F (2002) The distribution of species range size: a stochastic process. *Proceeding of the Royal Society B* 269:1079–1086.

- Gittleman JL & Kot M (1990) Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology* 39:227-241.
- Gross L (2006) Global Patterns of Geographic Range Sizes: A Bird's Eye View. *PLoS Biology* 4:1107-1107.
- Halley JM, Hartley S, Kallimanis AA, Kunin WE, Lennon JJ & Sgardelis SP (2004) Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7:254-271.
- Hansen TF & Martins EP (1996) Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution* 50: 1404–1417.
- Hawkins BA & Diniz-Filho, JAF (2006) Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography* 15: 461–469.
- Holt D (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5:159–178.
- Hunt G, Roy K & Jablonski D (2005) Species-level heritability reaffirmed: a comment on “On the heritability of geographic range sizes.” *The American Naturalist* 166:129-135.
- Jablonski D (1987) Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science* 238:360–363.
- Jablonski D (2008) Species Selection: Theory and Data. *Annual Review of Ecology, evolution and Systematics* 39: 501-524.
- Jones KE, Sechrest W & Gittleman JL (2005) *Age and area revisited: identifying global patterns and implications for conservation*. In: Phylogeny and conservation (Eds.: Purvis A, Gittleman JL, Brooks TM). Cambridge University Press, Cambridge, pp 141-165.
- Knouft JH, Losos JB, Glor RE & Kolbe JJ (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 87:29-38.
- Legendre P & Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, 2th edn. Elsevier Science, Amsterdam. 853p.
- Levinton J, Sturmbauer C & Christy JH (1996) Molecular data and biogeography: resolution of a controversy over evolutionary history of a pan-tropical group of invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 203:117–131.

- Liow LH & Stenseth NC (2007) The rise and fall of species: implications for macroevolutionary and macroecological studies. *Proceeding of Royal Society B* 274:2745–52.
- Losos JB & Glor RE (2003) Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 220–227.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11:995–1003.
- Martins EP (2000) Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology & Evolution* 15:296–299.
- Maurer BA (1994) *Geographical population analysis: tools for the analysis of biodiversity*. Oxford: Blackwell Science. 130p.
- Maurer BA (1999) *Untangling Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago. 251p.
- Mouillot D & Gaston KJ (2007) Geographical range size heritability: what do neutral models with different modes of speciation predict? *Global Ecology and Biogeography* 16:367–380.
- Olifiers N, Vieira MV & Grelle CEV (2004) Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Global Ecology and Biogeography* 13:439–444.
- Pagel M (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877–884.
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF & Bini LM (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321–431.
- Revell LJ, Collar DC & Harmon LJ (2008) Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology* 57:591–601
- Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal Crustacean Biology* 75:839–869.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436p.
- Ruggiero A (2001) Size and shape of the geographical ranges of Andean passerine birds: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of biogeography* 28:1281–1294.

Salmon M & Zucker N (1988) *Interpreting differences in the reproductive behavior of fiddler crabs (genus Uca)*. In: Behavioral Adaptation to Intertidal Life (Eds.: Chelazzi G & Vannini M). Plenum Press, New York, pp.387–407.

Schluter D (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford. 302p.

Sokal RR & Oden NL (1978) Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of Linnean Society B* 10:199–228.

Sturmbauer C, Levinton, JS & Christy JH (1996) Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proceeding of National Academic Science USA* 93:10855–10857

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J & Bini LM (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53:358-367.

Waldron A (2007) Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. *The American Naturalist* 170:221-231.

Webb TJ & Gaston KJ (2003) On the heritability of geographic range size. *The American Naturalist* 161:553-566.

Webb TJ & Gaston KJ (2005) Heritability of Geographic Range Sizes Revisited: A Reply to Hunt et al. *The American Naturalist* 166:136-143.

Wiens JJ (2008) Commentary on Losos (2008): Niche conservatism de´ja` vu. *Ecology Letters* 11: 1004–1005.

Wiens JJ & Graham CH (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Systematic* 36: 519–539.



## Apêndice

Tabela 1. Tamanho (km), forma (fractal) e posição (ponto médio latitudinal e longitudinal) da distribuição geográfica de 88 espécies de caranguejos *Uca*.

Espécies	Tamanho	Forma	Longitude	Latitude	Espécies	Tamanho	Forma	Longitude	Latitude
<i>U. thayeri</i>	28311,51	1,19	-65,50	9,67	<i>U. sindensis</i>	3309,88	1,03	56,13	27,16
<i>U. umbratila</i>	3324,19	1,01	-82,41	9,22	<i>U. argillicola</i>	3628,55	1,04	-81,08	7,50
<i>U. ecuadoriensis</i>	8914,57	0,99	-91,29	12,67	<i>U. bengali</i>	10062,92	1,10	94,13	8,27
<i>U. vocator</i>	18082,72	1,09	-72,28	12,53	<i>U. triangularis</i>	65045,43	1,34	125,94	-1,41
<i>U. marguerita</i>	1204,14	0,82	-95,65	20,35	<i>U. annulipes</i>	64178,82	1,16	76,25	5,68
<i>U. galapagensis</i>	3900,94	0,88	-81,66	-1,13	<i>U. lactea</i>	7345,33	1,02	126,97	29,70
<i>U. herradurensis</i>	2564,58	0,91	-83,50	10,02	<i>U. mjoebergi</i>	7316,84	0,99	127,67	-14,67
<i>U. rapax</i>	32800,96	1,17	-66,89	9,70	<i>U. perplexa</i>	53452,58	1,29	121,74	-0,61
<i>U. virens</i>	4114,87	0,97	-97,07	26,50	<i>U. arcuata</i>	13111,05	1,07	124,06	30,22
<i>U. burguersi</i>	30744,84	1,22	-66,50	9,97	<i>U. forcipata</i>	16730,41	1,14	109,80	2,59
<i>U. mordax</i>	11736,64	1,07	-65,72	10,40	<i>U. rosea</i>	12722,31	1,09	95,47	11,85
<i>U. pugnax</i>	6068,46	1,06	-76,34	36,63	<i>U. coarctata</i>	40768,94	1,15	128,58	-1,89
<i>U. panacea</i>	5043,03	1,07	-97,09	26,15	<i>U. flammula</i>	10623,09	1,07	130,89	-11,79
<i>U. pugilator</i>	10932,54	1,19	-77,44	31,03	<i>U. urvillei</i>	14056,21	0,98	51,29	-5,31
<i>U. subcylindrica</i>	1338,60	0,82	-97,05	26,05	<i>U. demani</i>	10974,65	1,25	120,81	-1,24
<i>U. zaca</i>	4204,63	0,96	-96,22	16,33	<i>U. typhoni</i>	6760,52	1,30	123,13	12,10
<i>U. minax</i>	8347,41	1,15	-83,09	29,5	<i>U. capricornis</i>	7678,82	1,02	129,60	-15,79
<i>U. brevifrons</i>	5846,06	1,01	-94,11	15,34	<i>U. paradussumieri</i>	25405,99	1,17	107,45	8,40
<i>U. uruguayensis</i>	3558,15	1,08	-50,47	-29,41	<i>U. rhizophorae</i>	986,39	0,75	108,13	1,88
<i>U. batuenta</i>	5259,69	0,95	-81,64	6,05	<i>U. dussumieri</i>	52638,24	1,26	125,30	-3,53
<i>U. saltitanta</i>	3294,90	1,00	-82,13	9,13	<i>U. bellator</i>	19606,42	1,32	118,14	4,92
<i>U. tenuipedis</i>	5059,51	1,02	-81,41	5,54	<i>U. hirsutimanos</i>	7573,04	1,00	131,47	-15,03
<i>U. speciosa</i>	2790,28	0,88	-85,26	24,40	<i>U. longidigitum</i>	2780,61	0,90	150,00	-22,36
<i>U. spinicarpa</i>	4558,12	1,03	-97,41	25,93	<i>U. polita</i>	11287,86	1,06	136,13	-16,89
<i>U. cumulata</i>	9366,59	1,12	-61,23	9,52	<i>U. seismella</i>	10949,37	1,06	136,78	-16,44
<i>U. beebei</i>	5318,09	0,98	-81,85	5,88	<i>U. signata</i>	9588,93	1,06	138,86	-15,95
<i>U. deichmanni</i>	1130,69	0,81	-79,08	8,08	<i>U. elegans</i>	7775,01	1,06	124,78	-17,11
<i>U. limicola</i>	2744,58	0,92	-83,25	9,88	<i>U. borealis</i>	2871,07	0,94	118,40	24,90
<i>U. leptodactyla</i>	14740,09	1,11	-65,15	10,23	<i>U. dampieri</i>	6880,42	1,05	126,54	-15,90
<i>U. latimanus</i>	9989,99	1,03	-95,34	15,48	<i>U. neocultrimana</i>	23430,94	1,01	148,84	-5,48
<i>U. panamensis</i>	5046,17	1,02	-81,43	5,68	<i>U. hesperiae</i>	16443,94	0,94	67,25	1,60
<i>U. terpsichores</i>	4629,10	0,94	-81,66	7,07	<i>U. vocans</i>	52849,33	1,32	111,82	5,28
<i>U. dorotheae</i>	2817,85	0,95	-79,02	1,98	<i>U. vomeris</i>	13804,30	1,06	153,19	-12,55
<i>U. stenodactylus</i>	7913,49	0,98	-79,03	-2,16	<i>U. tetragonon</i>	85413,31	1,15	114,00	0,37
<i>U. inaequalis</i>	4642,99	1,03	-80,86	5,21	<i>U. formosensis</i>	691,37	0,78	120,79	23,93
<i>U. oerstedii</i>	2727,88	0,97	-83,06	9,86	<i>U. heteropleura</i>	4814,91	1,01	-80,87	5,35
<i>U. tallanica</i>	225,11	0,39	-80,75	-3,75	<i>U. intermedia</i>	911,70	0,97	-77,75	6,50
<i>U. tomentosa</i>	5200,71	0,98	-81,61	5,90	<i>U. insignis</i>	4822,75	1,02	-80,93	5,33
<i>U. festae</i>	4622,34	0,93	-81,61	7,08	<i>U. maracoani</i>	11361,05	1,09	-44,90	-2,55
<i>U. coloradensis</i>	1051,71	1,02	-112,92	29,58	<i>U. ornata</i>	5120,02	0,98	-81,43	5,94
<i>U. crenulata</i>	4779,40	1,13	-113,39	28,37	<i>U. stylifera</i>	5421,38	1,01	-81,37	5,78
<i>U. chlorophthalmus</i>	10979,55	1,06	42,19	-16,44	<i>U. major</i>	15199,37	1,18	-69,85	15,34
<i>U. crassipes</i>	46653,94	1,10	139,68	1,76	<i>U. princeps</i>	10216,21	1,03	-93,36	13,50
<i>U. inversa</i>	16672,73	1,08	43,48	0,48	<i>U. tangeri</i>	13087,20	1,02	-14,89	9,04

## Artigo 4

---

### **Impacto das mudanças climáticas globais sobre a diversidade de espécies de caranguejos do gênero *Uca* (Crustacea, Decapoda)**

João C. Nabout<sup>1,2</sup>, José A. F. Diniz-Filho<sup>2</sup>, Luis M. Bini<sup>1,2</sup> & Thiago F. L.V.B. Rangel<sup>3</sup>

1 – Programa de Doutorado em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil. C.P.131. CEP.74001-970. E-mail: [naboutjc@hotmail.com](mailto:naboutjc@hotmail.com)

2 – Laboratório de Ecologia teórica e síntese. Universidade Federal de Goiás, Campus II, Goiânia, GO, Brasil.

3 – Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, Connecticut, USA

#### **Resumo**

O caranguejo *Uca* ocorre em ambientes costeiros marinhos e são amplamente distribuídos, atualmente são formados por um conjunto de 97 espécies. Ainda são poucos os estudos que avaliam o impacto das mudanças climáticas globais sobre ecossistemas costeiros usando uma abordagem macroecológica, dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar as mudanças no padrão de riqueza de espécies de caranguejos do gênero *Uca* em escala global, em dois cenários climáticos projetados para 2050, utilizando técnicas de combinação de modelos de distribuição geográfica potencial. Foram utilizados para cada espécie sete métodos de modelagem de nicho; Bioclim, distância Euclidiana e Mahalanobis, GLM, GARP, Maxent e *Random Forest*, além disso, foram utilizados nove variáveis climáticas obtidas para três modelos climáticos (GCM; CCCma,CSIRO e HadCM3), e para cada GCM foram obtidas projeções climáticas de dois cenários de emissão de gases de efeito estufa (cenário otimista e pessimista). Os modelos gerados apresentaram bom desempenho, considerando os elevados valores de TSS (*True Skill Statistics*), ademais, a maior parte da variação nas projeções futuras foi devido aos métodos de modelagem de nicho (86% da variação). Grande parte das espécies apresentarão diminuição do tamanho da distribuição geográfica e conseqüente perda da riqueza de espécies, principalmente Austrália, Indo-oeste Pacífico, leste da África, leste da América (principalmente o Caribe e costa brasileira). Além disso, para os cenários futuros de mudanças climáticas as espécies tenderão a deslocar para os pólos. Assim, este trabalho não buscou gerar estratégias para conservação a serem adotadas em escala local, mas auxiliar na compreensão dos impactos ambientais sobre a distribuição e o padrão de riqueza das espécies de *Uca*, que podem ser úteis para futuros planos de conservação.

**Palavras-Chaves:** Caranguejos violinistas, *ensembles*, riqueza de espécies, modelagem de distribuição potencial

## **Introdução**

As conseqüências das mudanças ambientais na distribuição das espécies não são um tópico novo em biologia, sendo que trabalhos do início do século XX já apresentavam essa discussão (Parmesan 2006). Entretanto, somente a partir da década de 1990 a comunidade científica tem abordado o impacto das mudanças climáticas causadas por gases do efeito estufa sobre a biodiversidade (IPCC 2001). Desde então, inúmeros trabalhos têm investigado a influência do aquecimento global (e outras mudanças globais) sobre a produção agrícola (e.g. Assad et al. 2008), disseminação de vetores de doenças (e.g. Ward & Lafferty 2004), ocorrência e distribuição das espécies (e.g. Thuiller et al. 2007), aspectos fisiológicos e reprodutivos das espécies (e.g. Cleland et al. 2007) e aspectos evolutivos (e.g. Gienapp et al. 2008). Entretanto, a maior parte dos estudos que avaliaram os impactos das mudanças globais foi realizada com espécies de ecossistemas terrestres e, como conseqüência, ambientes costeiros e de águas continentais têm sido menos representados (Parmesan 2006).

Os ambientes marinhos costeiros são regiões de elevada produtividade biológica, altas taxas de ciclagem de nutrientes, além de serem regiões de grande interação com atividades humanas (Holt et al. 2009). A forte interação com as atividades humanas fazem dos ambientes costeiros uma região importante sócio-economicamente (Costanza et al. 1997), susceptível a danos ambientais como destruição de habitats (e.g. Defeo et al. 2009), sobrepesca (e.g. Myers & Worm 2003) e impacto das mudanças globais (Harley et al. 2006). Nos ambientes marinhos, as mudanças climáticas ocasionadas pelo aumento do efeito estufa e conseqüente aumento da temperatura acarretam uma série de efeitos em cascata como: aumento da acidez (devido a maior absorção de dióxido de carbono) (Harley et al. 2006), intensificação dos processos de eufrofização (Duarte

2009; Nixon 2009), alteração da distribuição e dinâmica de espécies (principalmente plâncton) e podem ainda ocasionar extinção de espécies (Hoegh-Guldberg et al. 2007).

Além disso, a maior parte dos estudos sobre os impactos das mudanças globais são realizados em escalas locais (Parmesan 2006). Entretanto, estudos macroecológicos podem ser importantes para quantificar os impactos das mudanças climáticas induzidas pelas atividades humanas em grandes escalas geográficas (Kerr et al. 2007). Nesse contexto, a maior parte dos estudos está focada em compreender os processos que regulam a distribuição geográfica das espécies em escalas espaciais amplas, notadamente componentes climáticos, e a partir daí construir modelos que possam ser utilizados para prever o impacto de mudanças climáticas na distribuição geográfica das espécies e, conseqüentemente, nos padrões de riqueza e composição de espécies (e.g. Heikkinen et al. 2006; Thuiller et al. 2007).

As técnicas de modelagem de distribuição geográfica de espécies são ferramentas importantes para compreender o impacto das mudanças climáticas sobre a distribuição de espécies (Hijmans & Graham 2006; Botkin et al. 2007), auxiliando na elaboração de estratégias para conservação biológica (Araújo et al. 2004). Em geral, essas técnicas utilizam associações entre a ocorrência das espécies e variáveis ambientais mensuradas nos locais de ocorrência para prever as distribuições geográficas potenciais das espécies. Posteriormente, os modelos são utilizados para estimar a distribuição das espécies considerando diferentes cenários climáticos (Beaumont et al. 2007) e, desta forma, é possível avaliar o impacto das mudanças climáticas na distribuição das espécies (Thuiller 2004; 2008).

Atualmente existem diferentes métodos para prever a distribuição potencial atual e futura das espécies em função de variáveis ambientais (Segurado & Araújo 2004; Elith et al. 2006; Philips & Dudík 2008; Tsoar et al. 2007; Meynard & Quinn

2007; Allouche et al. 2006). Alguns trabalhos compararam o desempenho desses métodos com o objetivo de verificar qual método é mais adequado e possui melhor ajuste (Elith et al. 2006). Entretanto, existem muitas incertezas quanto à própria avaliação dos métodos (Peterson et al. 2008; Lobo et al. 2008) e quanto à possibilidade de extrapolação dos modelos construídos em uma região ou tempo, para outras regiões (e.g., no caso de espécies invasoras) ou em outros momentos no tempo (e.g., no caso de mudanças climáticas ou estudos paleoecológicos). Em virtude dessas limitações e das incertezas, Araújo & New (2007) sugeriram que a combinação de diferentes modelos e parâmetros (i.e., *ensemble forecasting*) pode ser mais informativo do que interpretar cada modelo isoladamente. Essa perspectiva só recentemente começou a ser explorada em modelos de distribuição de espécies (Marmion et al. 2009; O'Haney 2009; Roura-Pascal et al. 2009; Nabout et al. 2010; Lawler et al. 2006). Além disso, alguns dos métodos de modelagem de nicho (e.g. GARP, Redes Neurais e *Random Forest*), utilizam desse mesmo princípio, gerando um extenso número de modelos e, posteriormente, combinando o resultado dos melhores modelos (Araújo & New 2007).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar as mudanças no padrão de riqueza de espécies de caranguejos do gênero *Uca* em escala global, em dois cenários climáticos projetados para 2050, utilizando técnicas de combinação de modelos de distribuição geográfica potencial. Especificamente buscou-se: (i) comparar com a distribuição atual, o tamanho, a direção da distribuição geográfica e a riqueza das espécies preditas para os cenários futuros; (ii) quantificar a variabilidade entre os valores de riqueza preditos que pode ser atribuída ao uso de diferentes técnicas de modelagem (GARP, Maxent, Bioclim, distância de Mahalanobis, distância Euclidiana, *General Linear Model*, *Randon Forest*), diferentes modelos de circulação global (GCM: CCCMA, CSIRO e HadCM3) e cenários climáticos dependentes das taxas de emissão de carbono no futuro

(modelo pessimista A2a e otimista B2a); e (iii) relacionar os mapas de riqueza de espécies para cenário futuros com o impacto humano, identificando possíveis conflitos de conservação. Dessa forma, o presente trabalho não tem por objetivo gerar estratégias para conservação a serem adotadas em escala local, mas prover uma avaliação em escala global dos efeitos das mudanças climáticas. As expectativas para o presente trabalho são baseadas em resultados frequentemente encontrado na literatura (Parmesan 2006; Lawler et al. 2009), no qual as mudanças climáticas têm provocado perda do tamanho da distribuição geográfica das espécies, além do deslocamento da distribuição geográfica em direção aos pólos acarretando também a diminuição da riqueza de espécies.

## **Materiais e Métodos**

Atualmente são descritas 97 espécies do gênero *Uca* que ocupam principalmente regiões costeiras tropicais (Rosenberg 2001). Os dados de ocorrência das espécies foram obtidos a partir do trabalho de Crane (1975). Esses dados de extensão de ocorrência ao longo dos litorais foram utilizados para modelar a distribuição geográfica das 97 espécies considerando o clima presente e em cenários futuros de mudanças climáticas. Para tal, as distribuições geográficas dessas espécies foram sobrepostas a uma malha com 3075 células com 0,5° de latitude e 0,5° de longitude. As espécies *U. tallanica*, *U. helleri* e *U. australiae* foram excluídas por apresentarem distribuições geográficas muito restritas (i.e., ocorreram em menos de 10 células).

A distribuição de cada espécie foi modelada em função de nove variáveis climáticas (temperatura máxima no mês mais quente, temperatura mínima no mês mais frio, variação da temperatura anual, precipitação anual, precipitação no mês mais seco, precipitação no mês mais úmido, desvio padrão da precipitação, temperatura máxima

média e temperatura mínima média) derivadas de três modelos climáticos globais (GCM): CCCma (*Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis*), CSIRO (*Australia's Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation*), HadCM3 (*Hadley Centre for Climate Prediction and Research's General Circulation Model*). Além disso, para cada um destes GCMs foram obtidas projeções climáticas em dois cenários de emissão de gases de efeito estufa: maior (A2a) e menor (B2a) emissão de gases (ver Karl & Trenberth 2005). Os dados de cenários climáticos futuros foram obtidos do sítio do WORDCLIM ([www.wordclim.org](http://www.wordclim.org)), com os valores estimados para o ano de 2050.

#### *Modelagem de nicho e decomposição da variância*

Para cada espécie de *Uca* a distribuição geográfica foi modelada utilizando os seguintes métodos: BIOCLIM (Busby 1991), Distância Euclidiana e Mahalanobis (Farber & Kadmon 2003), GLM (*general linear model*; Guisan & Theurillat 2000), GARP (Stockwell & Noble 1992), Maxent (Phillips et al. 2006), *Random Forest* (Prasad et al. 2006). Esses métodos têm sido amplamente utilizados para modelagem de distribuição de espécies (e.g. Segurando & Araújo 2004; Elith et al. 2006; Philips & Dudík 2008; Tsoar et al. 2007; Meynard & Quinn 2007; Allouche et al. 2006).

Para cada método de distribuição geográfica, a extensão de ocorrência de uma dada espécie foi separada em dois subconjuntos (calibração e validação) com 70% e 30% do total, respectivamente, sendo esse procedimento repetido 50 vezes. Para cada um desses subconjuntos, foram obtidos 511 modelos após realizar todas as possíveis combinações das 9 variáveis ambientais (i.e.  $2^9-1$ ), totalizando 25550 modelos (i.e. 50 x 511) (Figura 1A). Esse procedimento como um todo foi repetido para cada técnica de modelagem de nicho (total 7) para diferentes GCM (total 3) e diferentes cenários climáticos (total 2), produzido o total de 1073100 modelos de distribuição potencial de

uma espécie (i.e. 25550 x 7 x 3 x 2) (Figura 1B). Assim, o uso de diferentes técnicas de modelagem e distintas parametrizações pode gerar diferentes projeções de distribuições potenciais das espécies, que constituem incertezas no processo de modelagem (Araújo & Guisan 2006; Diniz-Filho et al. 2009).

Para cada modelo foi gerado um valor de limiar com base na curva ROC (*Receiver Operation Characteristic curve*; Allouche et al. 2006) que é utilizado para gerar as predições em vetores binários (0/1) que indica a presença ou ausência da espécie em cada célula. O *True Skill Statistics* (TSS) foi usado para avaliar os modelos de distribuição de espécies. O TSS varia de -1 a 1, no qual valores próximos a 1 indicam alto desempenho (i.e., que minimizam os erros de omissão e sobreprevisão) do modelo, enquanto que valores menores que 0 indicam baixo desempenho do modelo (Allouche et al. 2006). Por fim, a ocorrência da espécie foi expressa com base na frequência de modelos (ponderados pelo TSS) em que aparece em cada célula, sendo que a espécie foi considerada presente somente se a frequência de ocorrência dos modelos na célula foi maior do que 50% (*majority consensus*; Araújo et al. 2006; Figura 1 C). A riqueza de espécies foi então gerada sobrepondo os modelos finais de consenso de presença/ausência de cada espécie (Figura 1D). Todas essas análises foram processadas em uma plataforma computacional integrada (*BioEnsembles*) desenvolvida por Thiago F. L. V. B. Rangel no contexto do projeto BIOIMPACTO, integrando os laboratórios de Ecologia Teórica e Síntese da Universidade Federal de Goiás e o Museu Nacional de Ciências Naturais, em Madri.

A importância relativa de cada fonte de variação (i.e., técnicas de modelagem, GCM, cenários climáticos) na riqueza de espécies do gênero *Uca* foi determinada extraindo-se o primeiro componente principal da matriz de correlação entre as 42 projeções (i.e. 7 técnicas de modelagem, 3 GCMs e 2 cenários climáticos) (Figura



1E,F). Foi realizada uma ANOVA fatorial sem replicação (Sokal & Rohlf 1995) a fim de estimar os componentes de variância das correlações de Pearson com o primeiro componente principal (explicando aproximadamente 44% da variabilidade), de modo que os componentes de variância expressam o percentual de explicação de cada uma das três fontes de variação e suas interações. Inicialmente, os valores de riqueza foram transformados usando raiz quadrada.

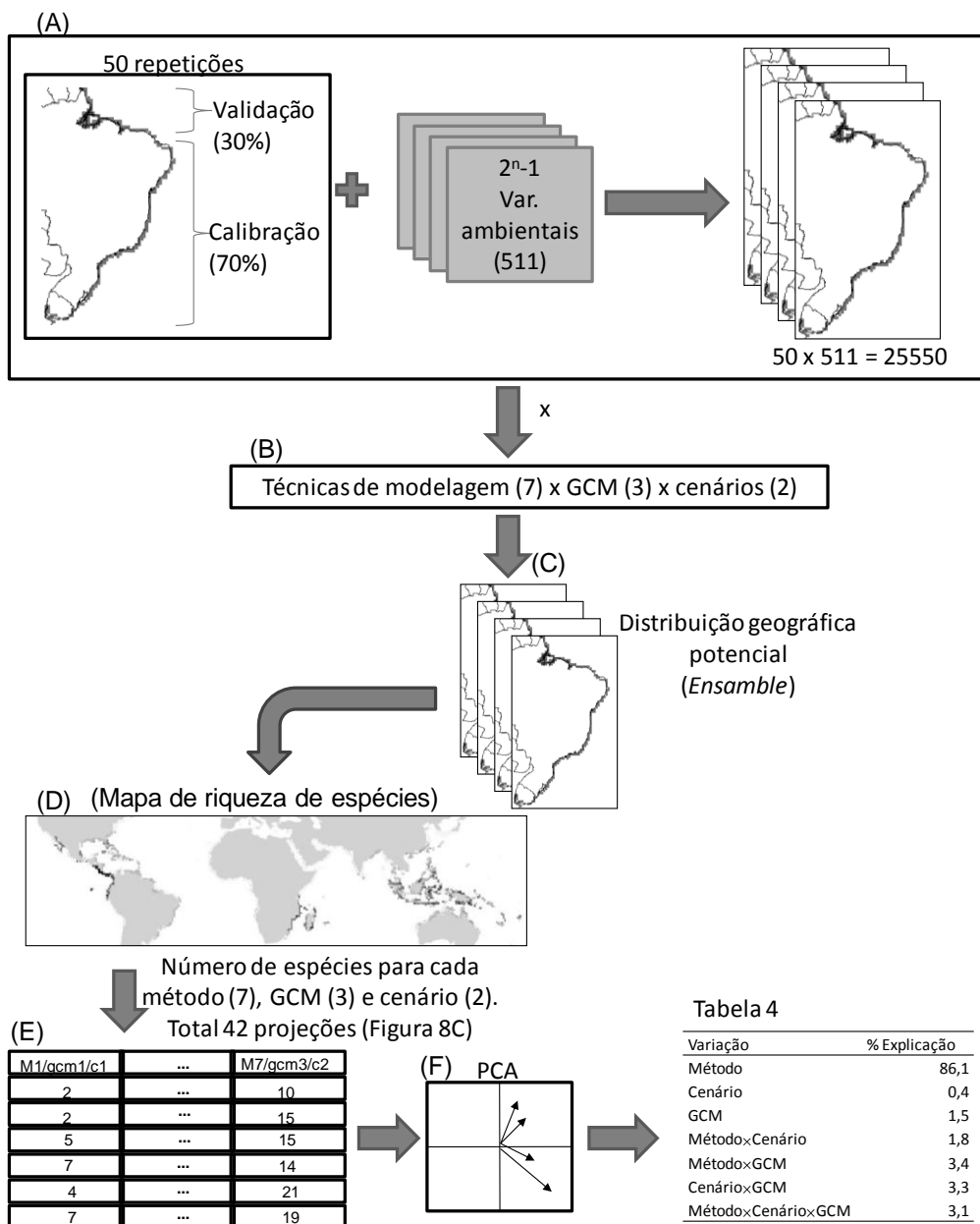


Figura 1. Resumo esquemático do procedimento de modelagem de distribuição potencial e decomposição da variância, utilizado no presente trabalho.

Foram obtidos pontos médios (i.e. diferença entre a máxima e mínima latitude) da distribuição geográfica de espécies no cenário atual e futuro, além disso, foi estimada a diferença entre esses pontos médios (gerando o  $\Delta$  latitude), buscando quantificar (em grau decimal) o deslocamento da distribuição geográfica das espécies em cenários futuros. Atributos como o tamanho do corpo (largura e comprimento da carapaça) e tamanho da distribuição geográfica das espécies foram correlacionados com os valores de  $\Delta$  latitude, provendo uma análise sistemática comparativa das características das espécies que poderiam prever a mudança da distribuição geográfica das espécies (e.g. Pöyry et al. 2009). As variáveis de tamanho do corpo foram obtidas de Crane (1975) enquanto que o tamanho da distribuição geográfica correspondeu à medida em número de células do modelo gerado para o presente trabalho (modelo com base no cenário atual).

É importante avaliar o padrão filogenético dos resíduos dessas correlações, pois a não-independência dos táxons pode enviesar as análises estatísticas (Freckleton et al. 2002; Martins et al. 2002). As relações filogenéticas entre as espécies de caranguejo *Uca* foram definidas a partir de Rosenberg (2001), usando uma matriz com 236 caracteres morfológicos discretos. A não independência dos dados foi testada avaliando o padrão filogenético nos resíduos dos modelos gerados. Dessa forma, o resíduo de cada correlação foi testado usando o coeficiente *I* de Moran, construindo correlogramas com cinco classes de distância (Sokal & Oden 1978; Diniz-Filho 2001). Caso tenha sido registrado um padrão filogenético nos resíduos das correlações, procedeu-se repetindo as análises usando os resíduos das correlações contra os filtros filogenéticos (cinco filtros), gerados pelo método PVR (*Phylogenetic Eigenvector Regression*; Diniz-Filho et al. 1998).

As regiões de ganho e perda de espécies geradas com base em cenários futuros de mudanças climáticas foram quantificadas e correlacionadas a um mapa de impacto humano (Sanderson et al. 2002) que combina dados globais de densidade populacional humana, uso do solo, disponibilidade de acessos (rodovias, hidrovias, etc.) e infraestrutura elétrica. Estes dados em conjunto foram utilizados para gerar mapas de índices de ocupação humana (*Human footprint*), com resolução de 1km<sup>2</sup> (disponível em: [http://www.ciesin.columbia.edu/wild\\_areas/](http://www.ciesin.columbia.edu/wild_areas/), obtido em Abril de 2009).

## Resultados

As espécies de caranguejo *Uca* apresentaram diferentes tamanhos de distribuição geográfica, no entanto, considerando a distribuição atual das espécies de *Uca* observou-se um padrão assimétrico à direita (Figura 2), ou seja, a maioria das espécies apresentou pequenas áreas de distribuição geográfica. Além disso, para grande parte das espécies, considerando os modelos gerados, os valores de TSS foram altos, sugerindo bom ajuste do modelo (Figura 3).

A maioria das espécies do gênero *Uca* apresentará uma redução no tamanho das distribuições geográficas (71 espécies no cenário pessimista e 66 espécies no cenário otimista; Figura 4) considerando os cenários futuros de mudanças climáticas.

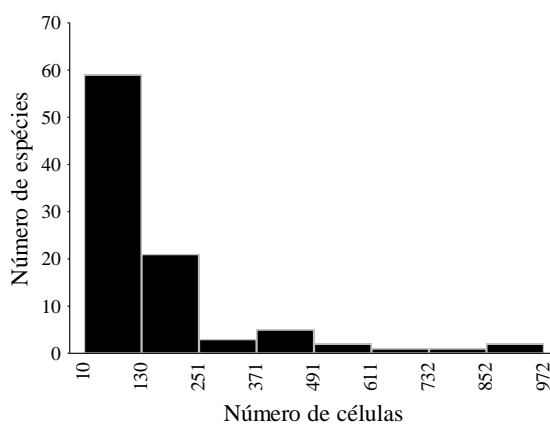


Figura 2. Distribuição de frequência do tamanho observado da distribuição geográfica de caranguejos *Uca*.

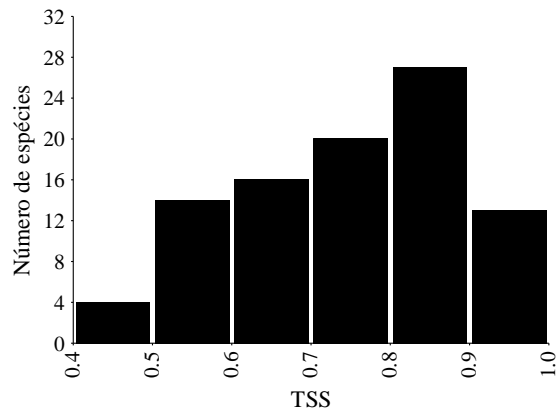


Figura 3. Distribuição dos valores de TSS para cada espécie no modelo consenso.

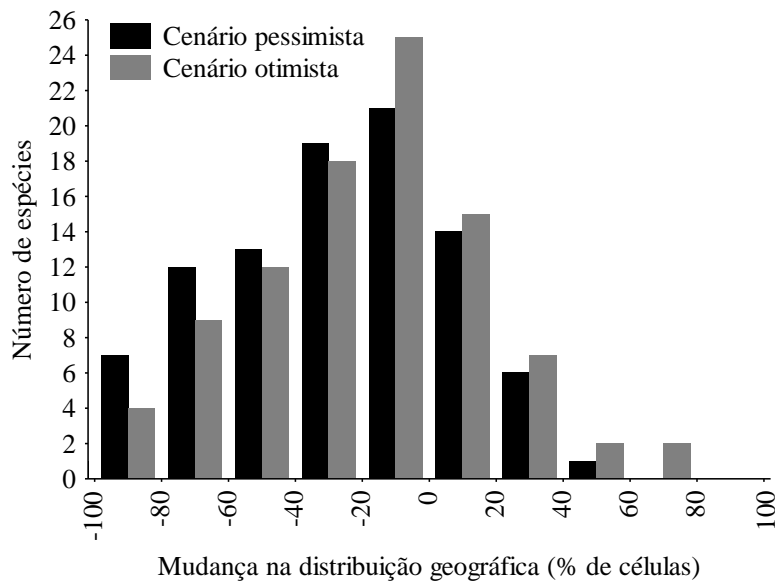


Figura 4. Distribuição de frequência da mudança do tamanho da distribuição geográfica das espécies de *Uca* modeladas em dois cenários de mudanças climáticas. Os valores positivos indicam ganho (%) no tamanho da distribuição geográfica da espécie enquanto que os valores negativos indicam perda (%) do tamanho da distribuição geográfica.

Além da diminuição da distribuição geográfica, a maior parte das espécies tenderá a deslocar-se em direção aos pólos (em ambos os cenários). Para isso, estimou-se a diferença entre o ponto médio de distribuição geográfica da espécie no cenário futuro com o ponto médio no cenário atual (gerando o  $\Delta$  latitude), dessa forma, valores positivos dessa diferença indicam que as espécies direcionarão para os pólos, enquanto que valores negativos sugerem que as espécies se deslocarão para a região equatorial. Assim, das espécies com pontos médios no hemisfério norte (total de 69 espécies), 45

espécies deslocarão para os pólos em um cenário pessimista, e 47 espécies no cenário otimista, enquanto que, espécies com pontos médio no hemisfério sul (total de 24 espécies), 20 e 19 espécies tenderão a deslocar-se para o pólo nos cenários pessimistas e otimistas, respectivamente (Figura 5).

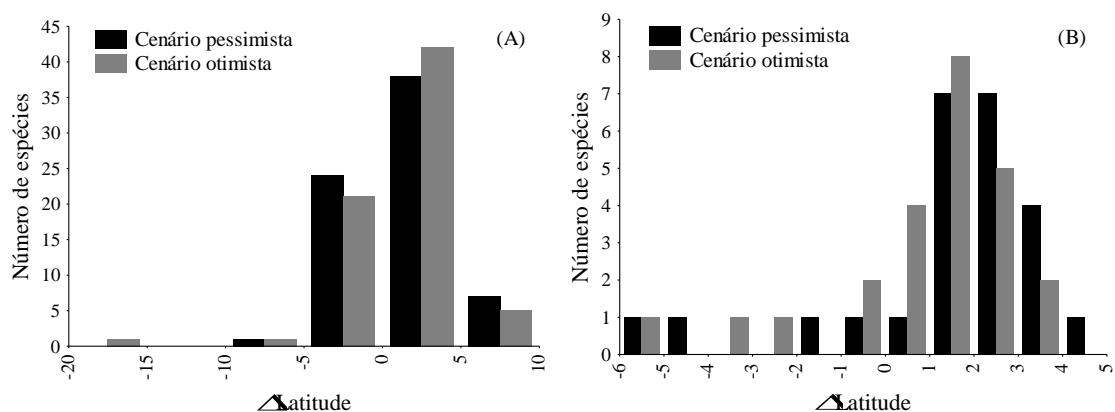


Figura 5. Distribuição de freqüência da diferença entre os pontos médios latitudinais dos cenários futuros e cenário atual ( $\Delta$  latitude). Os valores positivos indicam que as espécies se deslocarão em direção aos pólos, enquanto que valores negativos indicam que as espécies se deslocarão em direção aos trópicos. Os valores de  $\Delta$  latitude indicam em quantos graus decimais o deslocamento da espécie. Em (A) espécies com pontos médios no hemisfério norte e (B) no hemisfério sul.

Para ambos os pólos, os atributos morfológicos (i.e. comprimento e largura da carapaça) e tamanho da distribuição geográfica não apresentaram correlações significativas com o  $\Delta$  latitude (Tabela 1), entretanto, os resíduos dessas correlações evidenciaram forte padrão filogenético, principalmente para espécies com ponto médio no hemisfério norte (Figura 6). Essas análises foram repetidas usando os resíduos das regressões de cada variável contra os filtros filogenéticos (gerados pelo PVR), nesse novo resultado (Tabela 2), observou-se somente uma relação significativa, no qual, no hemisfério norte, a largura da carapaça foi negativamente correlacionada com a mudança da distribuição geográfica, para um cenário otimista, ou seja, para os modelos gerados nesse cenário, as espécies de menor tamanho corpóreo (i.e. largura da carapaça) tendem a apresentar maior deslocamento para o pólo, no hemisfério norte. Nenhuma

outra variável foi significativamente correlacionada com a mudança na distribuição geográfica.

Tabela 1 – Correlação entre  $\Delta$  latitude e atributos morfológicos de distribuição geográfica das espécies de *Uca* para cada hemisfério e cenário de mudança climática.

	Hemisfério Sul				Hemisfério Norte			
	Pessimista		Otimista		Pessimista		Otimista	
	r	P	r	P	r	P	r	P
Comprimento	-0,27	0,19	-0,29	0,16	-0,13	0,29	-0,14	0,26
Largura	-0,31	0,14	-0,34	0,1	-0,14	0,25	-0,23	0,07
Distribuição geográfica	0,39	0,06	0,37	0,07	-0,08	0,51	-0,1	0,42

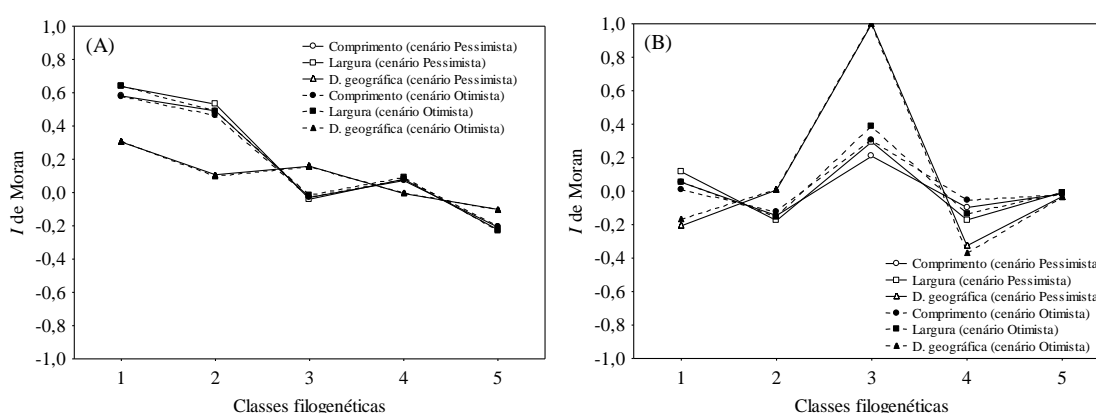


Figura 6. Correlogramas gerados usando os resíduos das correlações da Tabela 1, em (A) Hemisfério Norte e (B) Hemisfério Sul.

Tabela 2 – Correlação entre os resíduos de  $\Delta$  latitude e atributos morfológicos e de distribuição geográfica das espécies de *Uca* para cada hemisfério e cenário de mudança climática, gerados após a regressão entre variável e os filtros filogenéticos (PVR).

	Hemisfério Sul				Hemisfério Norte			
	Pessimista		Otimista		Pessimista		Otimista	
	r	P	r	P	r	P	r	P
Comprimento	-0,07	0,74	-0,14	0,52	-0,17	0,16	-0,13	0,3
Largura	-0,15	0,49	-0,21	0,31	-0,19	0,12	<b>-0,26</b>	<b>0,03</b>
Distribuição geográfica	0,34	0,11	0,34	0,11	-0,08	0,51	-0,08	0,51

A combinação dos modelos de distribuição geográfica de *Uca* para dados climáticos atuais (combinando técnicas de modelagem de nicho e diferentes variáveis climáticas) confirmou a elevada riqueza de espécies na região oeste da América Central e no Indo-Oeste Pacífico. Além disso, indicou também novas regiões que

potencialmente podem conter mais espécies em relação ao mapa observado de riqueza de espécies, principalmente, no leste da América, leste da África (Madagascar) e um grande incremento de espécies no Indo-oeste Pacífico (Figura 7).

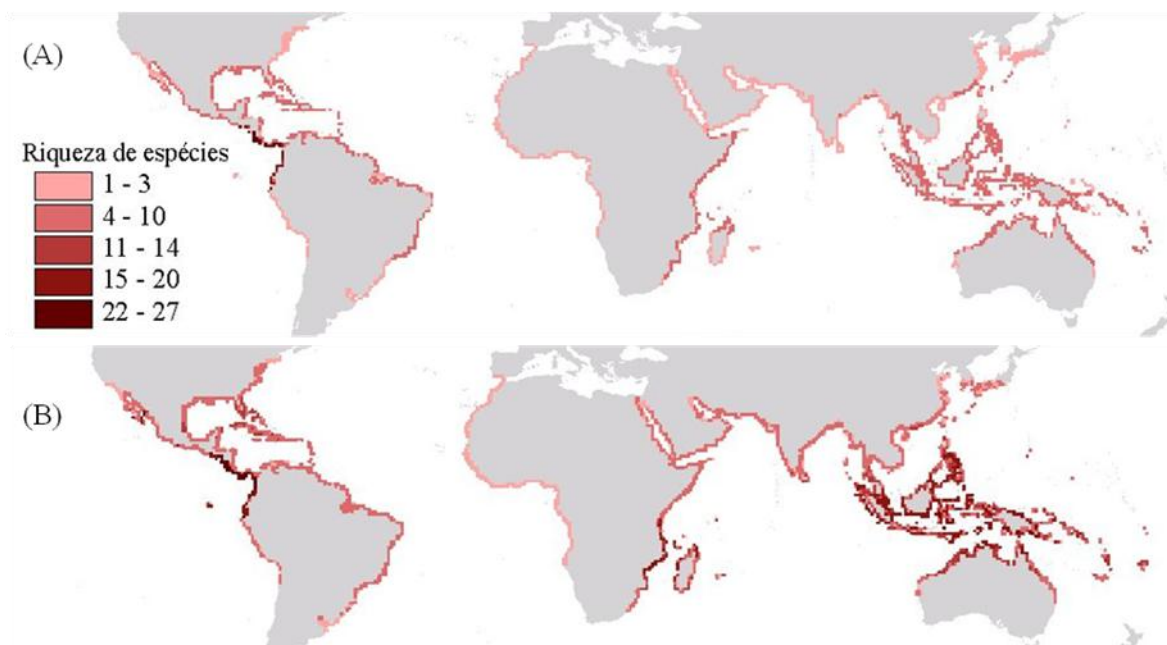


Figura 7. Mapa de riqueza de espécies do gênero *Uca*. (A) riqueza observada e (B) riqueza modelada usando a combinação de modelos de distribuição geográfica.

Os modelos de riqueza de espécies nos cenários otimista e pessimista apresentaram pequena variação, como indicado pela alta correlação entre os mapas (Tabela 3). Outro aspecto importante é que os cenários futuros de mudança climática (Figura 8) não evidenciaram grande mudança no padrão de riqueza de espécies em relação à riqueza atual de espécies de *Uca*.

Tabela 3 – Matriz de correlação de Pearson entre os mapas de riqueza de espécies.

	Observado	Predito	Futuro (A2a)	Futuro (B2a)
Observado	-			
Predito	0,68	-		
Futuro (A2a)	0,57	0,73	-	
Futuro (B2a)	0,58	0,79	0,96	-

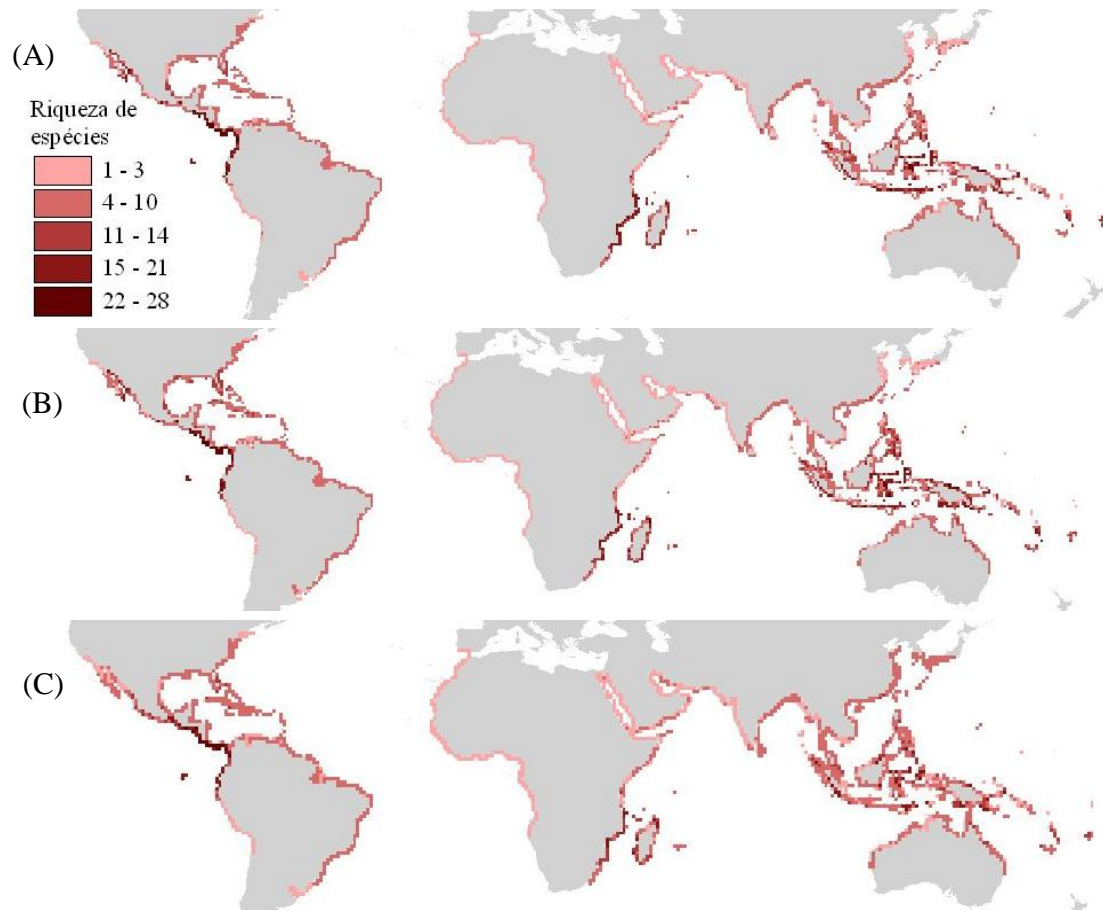


Figura 8. Mapa de riqueza de espécies do gênero *Uca* usando consenso de modelos de distribuição geográfica, em diferentes cenários de emissão, (A) modelo pessimista, (B) modelo otimista e (C) combinando todos os modelos.

A decomposição da variância das correlações de Pearson com o primeiro componente principal revelou que 86% da variação nas projeções futuras foi devido aos métodos de modelagem de nicho, ou seja, a maior parte da incerteza entre as estimativas deveu-se aos métodos de modelagem de distribuição geográfica (Tabela 4). Outras fontes de variação e suas interações explicaram muito pouco da diferença entre os valores de riquezas preditos.



Tabela 4 – Resultado da análise de decomposição da variância (ANOVA fatorial), demonstrando a importância de cada fonte de variação: método de modelagem de nicho, GCM e cenário de emissões.

Varição	% Explicação
Método	86,1
Cenário	0,4
GCM	1,5
Método×Cenário	1,8
Método×GCM	3,4
Cenário×GCM	3,3
Método×Cenário×GCM	3,1

A diferença entre a riqueza predita para os cenários futuros e riqueza predita para cenários atuais (gerando um delta de riqueza, ou  $\Delta S$ ) demonstrou que em 67,5% das regiões de ocorrência de *Uca* (i.e., total de “células” da malha) haverá perda de espécies no cenário pessimista. No cenário otimista 63,3% das células perderão espécies. Somente em 15,6% das regiões haverá ganho de espécies no cenário pessimista e 19,1% no cenário otimista. Mapeando o  $\Delta S$  foi possível observar que as regiões do mundo que apresentarão perda no número de espécies foram principalmente a Austrália, Indo-Oeste Pacífico, leste da África, leste da América (principalmente o Caribe e costa brasileira) (Figura 9). Algumas poucas regiões apresentarão aumento na riqueza de espécies, como na porção sul da costa leste da América do Sul, norte da costa leste da América do Norte, América Central (costa leste), porção sul da costa leste da África e Madagascar. A região da costa leste da África foi estável (i.e. riqueza constante), entretanto, é importante ressaltar que nessa região só existe a ocorrência de uma espécie (*U. tangeri*).

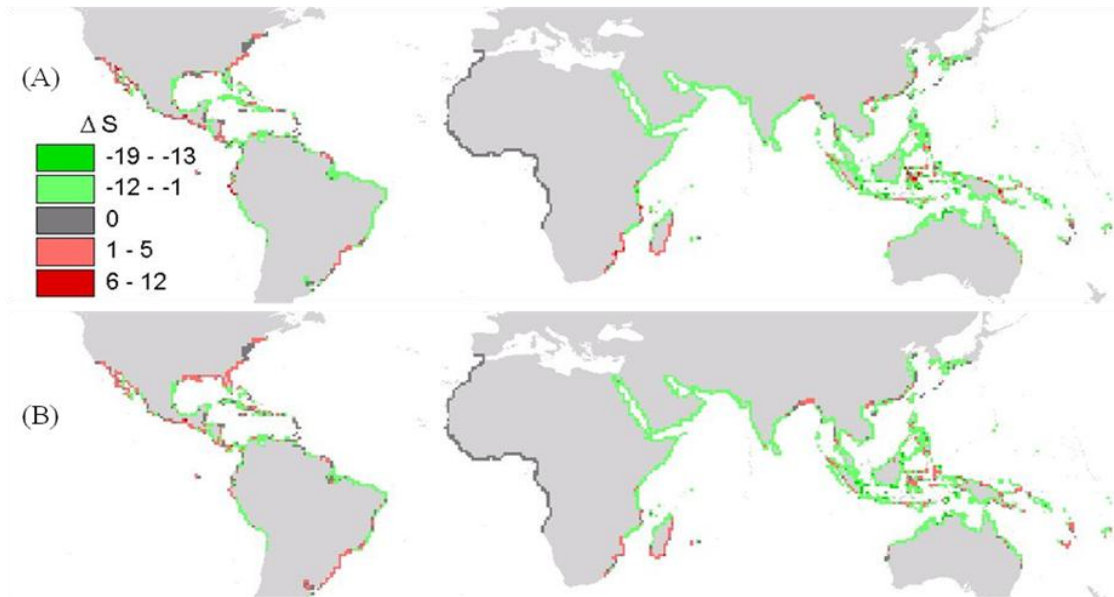


Figura 9. Diferença entre riqueza atual e futura ( $\Delta S$ ) de espécies para dois cenários futuros de mudanças climáticas: (A) cenário pessimista e (B) cenário otimista. Regiões em verde indicam locais onde são preditas perdas de espécies, regiões em vermelho indicam aumento na riqueza de espécies, e regiões em cinza escuro indicam ausência de perda ou ganho de espécies.

O  $\Delta S$  não foi significativamente correlacionado com o impacto humano, tanto para o cenário otimista ( $r=0,09$ ) quanto pessimista ( $r= 0,1$ ). Entretanto, observando o diagrama de dispersão (Figura 10) foi possível observar que algumas regiões onde haverá incremento de espécies, são locais onde atualmente existe elevado impacto humano. Essas regiões são principalmente costa leste dos Estados Unidos, sul do Brasil e Uruguai e costa leste da China. Apesar disso, grande parte das regiões de incremento de espécies estão em regiões de menor impacto humano (menos de 50), até mesmo nas regiões onde haverá perda de espécies ( $\Delta S$  menor que zero) a maior parte está em regiões de baixo impacto humano.

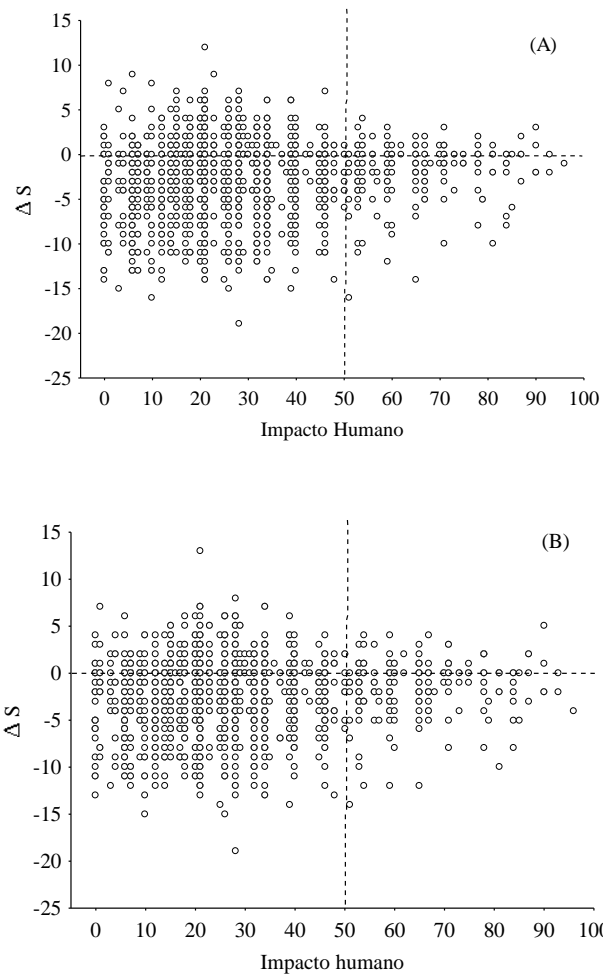


Figura 10. Diagrama da dispersão entre a  $\Delta S$  e o impacto humano, em (A) para um cenário pessimista e (B) cenário otimista. A linha tracejada horizontal indica  $\Delta S$  igual a zero enquanto que a linha vertical indica impacto humano de 50.

## Discussão

Esse é o primeiro trabalho que avalia o efeito das mudanças climáticas sobre organismos costeiros em escala global. Além disso, no presente trabalho foi utilizada a proposta de Araújo & New (2007), que sugere combinar múltiplos modelos, selecionados com base no ajuste dos modelos utilizando alguns critérios estatísticos (e.g. TSS). Trabalhos recentes têm evidenciado que esse consenso de modelos apresenta resultados mais robustos que modelos individuais (Marmion et al. 2009; O'Haney 2009; Roura-Pascal et al. 2009). Em geral, a combinação de modelos (i.e. *ensemble*

*forecasting*) reduz a dificuldade em estabelecer um critério para selecionar um modelo em particular (Peterson et al. 2007, Peterson et al. 2008; Lobo et al. 2008). Além disso, o consenso de modelos é uma estratégia eficaz para reduzir as incertezas das estimativas, visto que os modelos de nicho geraram resultados muito distintos. De fato, no presente trabalho, 86,1% da variação em torno do consenso foi devido às diferenças entre as técnicas de modelagem de nicho.

Para a aplicação dos modelos de nicho assume-se que as espécies apresentam capacidade de dispersão ilimitada, ausência de interações biológicas e de processos históricos (Araújo & Guisan 2006). Portanto, estes modelos tendem a sobreestimar as distribuições geográficas das espécies, dessa forma, os modelos fornecem uma estimativa conservativa dos efeitos das mudanças climáticas sobre a riqueza de espécies de *Uca*. Assim, previsões de distribuição das espécies obtidos no presente estudo foram baseadas no conceito de nicho griniliano (Soberón 2007), ou seja, considerando somente os efeitos de gradientes ambientais. Além disso, nos presentes modelos não foram utilizados dados de aumento do nível do mar, fenômeno esperado como consequência das alterações climáticas globais (Vafeidis et al. 2008; Harley et al. 2006). De acordo com o relatório do IPCC (Church & Gregory 2007), dentre os vários cenários e modelos que projetam a elevação do nível do mar, estima-se que a alteração do nível do mar pode variar entre 0,09m (modelo MRI2 GS) e 0,88m (modelo CGCCM1 GS). Diferentes regiões costeiras podem ser intermediariamente afetadas com o aumento do nível do mar (elevação entre 0,4 e 0,5m), tais como grande parte da costa oeste da América e costa leste da América do Sul, costa leste da África. Essas regiões estão amplamente ocupadas por espécies de *Uca*. Dessa forma, a incorporação dessas variáveis, além de variáveis relacionadas com limitação de dispersão, poderiam indicar resultados ainda mais pessimistas (Lawler et al. 2009).

A maior parte das espécies de *Uca* deverão diminuir o tamanho de suas distribuições geográficas nos dois cenários climáticos futuros. De fato, uma das conseqüências das mudanças climáticas mais discutidas na literatura científica é a diminuição do tamanho da distribuição geográfica das espécies acarretando aumento da probabilidade de extinção (e.g. Thomas et al. 2004; Perry et al. 2005; Harley et al. 2006; Jetz et al. 2007). Atualmente, nenhuma espécie de *Uca* é considerada ameaçada ou vulnerável de acordo com a lista da IUCN, mas essa situação pode ser alterada considerando-se os resultados apresentados neste estudo. Por exemplo, para o cenário pessimista, as condições climáticas encontradas na área de distribuição de *U. intermedia* (localizada na costa oeste do continente Americano) não serão encontradas no futuro. Outras espécies (e.g., *U. rhizophorae*, *U. monilifera* e *U. sindensis*) apresentarão redução de mais de 90% da área total (no cenário mais pessimista). Além disso, as espécies que apresentarão as maiores reduções (até 97% e 98% de redução da área nos cenários pessimista e otimista, respectivamente) das distribuições geográficas estão na região do Indo-Oeste pacífico (17 espécies), indicando ser uma região para futuros estudos de impactos ambientais sobre espécies de *Uca*.

O padrão de riqueza de espécies de *Uca* nos dois cenários climáticos futuros (i.e. pessimista e otimista) foi muito semelhante, sendo que a região tropical apresentará maior perda de espécies, principalmente no Indo-Oeste Pacífico, e na costa leste da América Central e da América do Sul. Esse resultado contradiz os resultados obtidos por Bush & Hooghiemstra (2005), que sugerem que espécies de regiões tropicais tenderiam a ser menos influenciadas pelos impactos das alterações climáticas do que espécies de regiões temperadas. Entretanto, espécies de caranguejo tropicais tendem a responder de forma mais acentuada ao aumento da temperatura do que espécies temperadas porque espécies de baixas latitudes vivem mais próximas de seus limites

térmicos do que espécies de maiores latitudes (Stillman 2002). Esse é o caso também de muitas espécies de recifes de corais, para as quais o aumento de temperatura esteve associado com a redução drástica da ocorrência de inúmeras espécies na região tropical (Hoegh-Guldberg et al. 2007). Além dos ambientes costeiros, estudos sobre os efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade de espécies terrestres (e.g. mamíferos, aves e anfíbios) também têm evidenciado perda de espécies em regiões tropicais, com grandes alterações da diversidade biológica nas regiões do América Central, Andes e Floresta Atlântica (Lawler et al. 2009).

As mudanças da distribuição geográfica das espécies costeiras como conseqüências das alterações climáticas já foram também evidenciados em trabalhos paleoecológicos. Por exemplo, alguns registros fósseis sugerem que durante a transição do Pleistoceno para o Holoceno, a fauna marinha direcionou-se para os pólos (Fields et al. 2003). Ademais, trabalhos recentes que investigam a influência do aquecimento global sobre a distribuição das espécies encontraram uma tendência da distribuição das espécies se deslocarem em direção aos pólos, como foi o caso de espécies de gastrópodes (Zacherl et al. 2003), peixes do mar do Norte (Perry et al. 2005) e recifes de corais do Caribe (Precht & Aronson 2004) e lepidópteros (Pöyry et al. 2009), além disso, com base em uma meta-análise com inúmeros táxons, observou-se que espécies estão se deslocando para os pólos há uma velocidade de  $6,1 \text{ km.década}^{-1}$  (Parmesan & Yohe 2003). Em organismos marinhos, um grupo de copépodos direcionou-se mais de 1000 km para o norte (Beaugrand et al. 2002). Os modelos de distribuição das espécies e a análise do deslocamento da distribuição geográfica de cada espécie com base em cenários futuros sugeriram mudança da distribuição geográfica das espécies e conseqüente aumento da riqueza de espécies em regiões de maiores latitudes, tais como costa leste da América do Sul e costas leste e oeste da América do Norte (Figura 8).

Recentes trabalhos relacionaram a magnitude de deslocamento da distribuição geográfica com atributos morfológicos ou de história de vida das espécies. Por exemplo, para espécies de borboleta da Finlândia espécies de maior tamanho corpóreo e amplamente distribuídos apresentaram maior movimentação da distribuição geográfica, direcionando-se para o pólo (Pöyry et al. 2009), enquanto que espécies de peixes do Mar do Norte com menor tamanho corpóreo e ciclos de vida mais curto sofreram maior deslocamento para os pólos (Perry et al. 2005). No caso de caranguejos *Uca*, os atributos morfológicos e o tamanho da distribuição geográfica das espécies não estiveram correlacionados significativamente com a magnitude de deslocamento da distribuição geográfica das espécies nos cenários futuros de mudanças climáticas (Tabela 2).

Uma das principais questões em biologia da conservação é selecionar áreas prioritárias para conservação que contemplem maior riqueza de espécies e menor ocupação humana (Balmford et al. 2001). Dessa forma, os atuais desafios para biologia da conservação que utilizam técnicas de modelagem de nicho é a seleção de áreas para conservação diante das alterações climáticas globais (e.g. Hannah et al. 2005). Os impactos humanos em ambientes marinhos, costeiros (Halpern et al. 2008) e terrestres (Sanderson et al. 2002) tem evidenciando uma forte heterogeneidade espacial. A relação entre  $\Delta S$  de *Uca* (para cenários otimistas e pessimistas) com o impacto humano sugere que em poucas regiões o aumento do número de espécies ocorrerá em regiões com elevado impacto humano, entretanto, em algumas regiões onde deve ocorrer perda espécies são regiões também de forte impacto humano, o que agrava ainda mais a situação dessa região onde é prevista a perda de espécies. As estratégias para conservação de ambientes costeiros marinho é um assunto de grande debate (Rufo 2005) ainda mais sobre uma perspectiva de impactos futuros de mudanças climáticas

(Harley et al. 2006; IPPC 2001). Inúmeras propostas têm sido elaboradas para a criação de seleção de reservas para minimizar os impactos decorrentes das mudanças climáticas (ver revisão Heller & Zavaleta 2009), de forma que, as mais frequentes têm sido o aumento da conectividade entre as reservas (e.g., corredores), integrar mudanças climáticas em planos de conservação e minimizar os impactos antrópicos. Assim, a compreensão dos impactos ambientais sobre a distribuição das espécies de *Uca* e o padrão de riqueza são úteis para futuros planos de conservação, auxiliando pesquisas locais no desenvolvimento de trabalhos sobre conservação de espécies de *Uca*.

### **Agradecimentos**

JCN agradece a CAPES pela concessão da bolsa de doutorado. LMB e JAFDF são apoiados por bolsa produtividade do CNPq e pela Fundação de Amparo à Pesquisa da Universidade Federal de Goiás (FUNAPE/UFG).

### **Referências**

Allouche O, Tsoar A & Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43:1223-1232.

Araújo MB, Cabeza M, Thuiller W, Hannah L. & Williams PH (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618-1626.

Araújo MB & Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688.

Araújo MB, Thuiller W & Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712-1728.

Araújo MB & New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22:42-47.



- Assad ED, Pinto HS, Zullo Junior J, Marin FR, Pelegrino G, Evangelista SR & Otavian AF (2008) *Aquecimento Global e a Nova Geografia da produção Agrícola no Brasil*. 1. ed. Brasília: Embaixada Britânica, v. 1. 82p
- Balmford A, Moore JL, Brooks T, Burgess N, Hansen LA, Williams P & Rahbek C (2001) Conservation conflicts across Africa. *Science* 291:2616-2619.
- Beaugrand G, Reid PC, Ibanez F, Lindley JA & Edwards M (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296:1692-94
- Beaumont LJ, Pitman AJ, Poulsen M & Hughes L (2007) Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global change biology* 13:1368-1385.
- Botkin DB, Saxe H, Araújo MB, Betts R, Bradshaw RHW, Cedhagen T, Chesson P, Dawson TP, Etterson JR, Faith DP, Ferrier S, Guisan A, Hansen AS, Hilbert DW, Loehle C, Margules C, New M, Sobel MJ & Stockwell DRB (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience* 57:227-236.
- Busby JR (1991) *BIOCLIM: a bioclimate analysis and prediction system*. In: conservation: cost effective biological surveys and data analysis (Eds.: Margules CR & Austin MP) Nature. CSIRO, pp. 64-68.
- Bush MA & Hooghiemstra H (2005) *Tropical biotic responses to climate change*. In: Climate change and biodiversity. (Eds: Lovejoy TE & Hannah L) New Haven & London: Yale University Press. pp.125-156.
- Church JA & Gregory JM (2007) *IPCC: Changes in sea level*. Capítulo 11. Disponível em: <http://www.grida.no/publications/>
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon, B. et al. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Crane J (1975) *Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae: Genus Uca)*. Princeton University Press, Princeton. 736p.
- Cleland EE, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22:357-365.
- Defeo O, McLachlan A, Schoeman DS, Schlacher TA, Dugan J, Jones A, Lastra M, & Scapini F (2009) Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81:1-12.
- Diniz-Filho JAF, Sant'Ana CER & Bini LM (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247-1262.
- Diniz-Filho JAF (2001) Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55:1104-1109.

Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TFLVB, Loyola RD, Hof C, Nogués-Bravo D, Araújo MB (2009) Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate changes. *Ecography* 32:1-10.

Duarte CM (2009) Coastal eutrophication research: a new awareness. *Hydrobiologia* 629:263-269.

Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS & Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.

Farber O & Kadmon R (2003) Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modeling* 160: 115-130.

Fields PA, Graham JB, Rosenblatt RH & Somero GN (1993) Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends Ecology & Evolution* 8:361-367.

Freckleton RP, Harvey PH & Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160:712-726.

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills JA & Merilä J (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17: 167-178.

Guisan A & Theurillat J-P (2000) Assessing alpine plant vulnerability to climate change: a modeling perspective. *Integrated Assessment* 1:307-20.

Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L & Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241.

Hannah L, Midgley G, Hughes G & Bomhard B (2005) The view from the Cape: Extinction risk, protected areas, and climate change. *BioScience* 55:231-242.

Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA et al. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319: 948-952.

Heller NE & Zavaleta ES (2009) Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142:14-32.

Hijmans RJ & Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12:2272-2281.

Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD et al. (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742.

Holt J, Harle J, Proctor R, Michel S, Ashworth M et al. (2009) Modelling the global coastal ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 13:939-951.

IPCC (Intergovernmental Panel Climate Change). 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Intergovernmental Panel on Climate Change Third Assessment Report*, ed. JJ McCarthy, OF Canziani, NA Leary, DJ Dokken, KS White. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Jetz W, Wilcove DS & Dobson AP (2007) Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *Plos Biology* 5:1211-1219.

Karl TR & Trenberth KE (2005) *What is Climate Change?* In: *Climate Change and Biodiversity* (Eds.: Lovejoy JE & Hannah LJ), New Haven: Yale University Press. pp. 15-30.

Kerr JT, Kharouba HM & Currie DJ (2007) The Macroecological Contribution to Global Change Solutions. *Science* 316:1581-1584.

Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer, E, Blaustein AR & Bartlein PJ (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology* 90:588-597.

Lobo JM, Jimenez-Valverde A & Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.

Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK & Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modeling. *Diversity and Distributions* 15:59-69.

Martins EP, Diniz-Filho JAF & Housworth E (2002) Adaptive constraint and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56:1-13.

Meynard CN & Quinn JF (2007) Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34:1455-1469.

Myers RA & Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280-283.

Nabout JC, Soares TN, Diniz-Filho JAF, De Marco P, Telles MPC, Naves RV & Chaves LJ (*no prelo*). Combining multiple models to predict the geographical distribution of the Baru tree (*Dipteryx alata* Vogel) in the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*.

Nixon SW (2009) Eutrophication and the microscope. *Hydrobiologia* 629:5-19.

- O'Haney JR (2009) Neural Ensembles: a neural network based ensemble forecasting program for habitat and bioclimatic suitability analysis. *Ecography* 32: 89-93.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37:637–690.
- Parmesan C & Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR & Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912–1915.
- Peterson AT, Papes M & Eaton M (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30:550-560.
- Peterson AT, Papes M & Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis: applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63-72.
- Phillips SJ & Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- Phillips SJ, Anderson RP & Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Pöyry J, Luoto M, Heikkinen RK, Kuussaari M & Saarinen K (2009) Species traits explain recent range shifts of Finnish Butterflies. *Global Change Biology* 15: 732–743
- Prasad AM, Iverson LR & Liaw A (2006) Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9:81–99.
- Precht WF & Aronson RB (2004) Climate flickers and range shifts of reef corals. *Frontiers in Ecology and Environment* 2:307–314.
- Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology* 75:839–869.
- Roura-Pascal N, Brotons L, Peterson AT & Thuiller W (2009) Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 11:1017-1031.
- Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV & Woolmer G (2002) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52:891-904.
- Segurado P & Araújo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31:1555-1568.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.

- Sokal RR & Rohlf FJ (1995) *Biometry 3<sup>rd</sup> ed.* W.H. Freeman, San Francisco, US.
- Stillman JH (2002) Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and Comparative Biology* 42: 790–796.
- Stockwell DRB & Noble IR (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.
- Thomas CD, Cameron A, Green RA *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–148.
- Thuiller W (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10:2020-2027.
- Thuiller W (2007) Biodiversity - Climate change and the ecologist. *Nature* 448:550-552.
- Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guison A *et al.* (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.
- Tsoar A, Allouche O, Steinitz O, Rotem D & Kadmon R (2007) A comparative evaluation of presence only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* 13:397-405.

## Considerações finais

---

O presente trabalho investigou padrões cienciométricos, macroecológicos, evolutivos e o impacto das mudanças climáticas globais sobre espécies do gênero *Uca*, um grupo taxonômico que ocorre principalmente, na região tropical de ambientes costeiros marinhos. É importante ressaltar que os ambientes costeiros têm sido menos investigados do que ambientes terrestres, principalmente, no que diz respeito aos padrões de diversidade e estratégias para conservação. Dessa forma, algumas conclusões gerais podem ser geradas, agregando as informações de cada artigo.

O gênero *Uca* tem sido utilizado como organismos modelo em diferentes áreas de pesquisa, tais como, morfologia, comportamento, fisiologia e evolução. Entretanto o número de publicações científicas sobre esse grupo de caranguejos não está aumentando significativamente ao longo do tempo (usando a base de periódicos Thomson ISI). Ademais, ainda existem espécies do gênero *Uca* que ainda não foram formalmente descritas. Além disso, as mudanças climáticas globais podem afetar fortemente a distribuição geográfica das espécies. Esses resultados indicam futuros problemas de conservação, que podem ser minimizados ampliando os estudos sobre a distribuição das espécies de *Uca*, bem como investigando a existência de novas espécies.

A existência do sinal filogenético para o tamanho da distribuição geográfica pode auxiliar em estratégias para conservação, pois é possível prever o tamanho da distribuição geográfica de uma dada espécie conhecendo-se o tamanho da distribuição geográfica de uma espécie filogeneticamente relacionada, entretanto, essa estratégia não pode ser utilizada para espécies de *Uca* dado a ausência de sinal filogenético para esse caráter.

Os impactos antrópicos já são uma forte ameaça para a diversidade biológica de ambientes costeiros, além disso, para o presente trabalho, os cenários futuros de mudanças climáticas apresentarão forte impacto sobre a distribuição geográfica e riqueza de espécies de *Uca*, de tal forma que grande parte das espécies poderão diminuir o tamanho da distribuição geográfica nos cenários de mudanças climáticas (otimista e pessimistas) projetados para o ano 2050. A redução da distribuição geográfica pode afetar a viabilidade das populações locais podendo ocasionar extinções locais. Dentre as espécies de *Uca* analisadas, *U. intermedia*, *U. rhizophorae*, *U. monilifera* e *U. sindensis*, apresentarão redução de mais de 90% da distribuição geográfica, aliado a isso, somente *U. monilifera* apresenta um trabalho publicado no Thomson ISI (entre os anos de 1991 e 2007), para as demais espécies não existe trabalho relatado nessa base de periódicos. Essa relação evidencia a urgência em estudos ambientais para inúmeras espécies de *Uca* e dos ambientes costeiros, pois somente esses estudos permitirão elaborar estratégias locais para minimizar os impactos das mudanças climáticas.

De fato, uma conclusão importante do presente trabalho é a necessidade de mais estudos para algumas espécies de *Uca* e de áreas geográficas que apresentam poucos estudos, que possam conter novas espécies e que estão ameaçadas pelas mudanças globais, para enfim reduzir as lacunas existentes nesse grupo, e auxiliar em planos de conservação para ambientes costeiros.

## Apêndice

Tabela 1 – Informações sobre as espécies de *Uca*, como o subgênero (segundo classificação de Crane 1975), região biogeográfica costeira de ocorrência das espécies (LA – Leste América; AO – Oeste América; IOP – Indo Oeste Pacífico e OAf – Oeste África), tamanho da distribuição geográfica (DG em milhas), dimensão fractal (ver informação no artigo 3), comprimento e larguras médios da carapaça (considerando indivíduos machos e fêmeas) ano de descrição das espécies e os autores responsáveis pela descrição. Dados que não constam (N.C.)

Subgênero	Espécies	Região	DG (Mi)	Fractal	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Ano descrição	Autor
Borboruca	<i>thayeri</i>	LA	17592,44	1,1921	16,95	28,3	1900	Rathbun, M.J.
Borboruca	<i>umbratila</i>	OA	2065,61	1,0102	18,875	29	1941	Crane, J.
Minuca	<i>ecuadoriensis</i>	OA	5539,41	0,9926	14,5	22	1928	Maccagno, T.
Minuca	<i>vocator</i>	LA	11236,39	1,0897	13,175	22,75	1804	Herbst, J.F.W.
Minuca	<i>marguerita</i>	LA	748,24	0,8239	13,55	24,7	1981	Thurman, C. L. II.
Minuca	<i>galapagensis</i>	OA	2424	0,8821	13,915	21	1902	Rathbun, M. J.
Minuca	<i>herradurensis</i>	OA	1593,6	0,9111	12,5	22,66	1954	Bott, R.
Minuca	<i>rapax</i>	LA	20382,13	1,1657	14,955	24,25	1870	Smith, S. I.
Minuca	<i>virens</i>	LA	2556,93	0,9736	N,C,	N,C,	1968	Salmon, M., & S. P. Atsaiades
Minuca	<i>burgersi</i>	LA	19104,48	1,2189	12,25	16,5	1967	Holthuis, L. B.
Minuca	<i>mordax</i>	LA	7293,01	1,0652	13,805	23,66	1870	Smith, S. I.
Minuca	<i>pugnax</i>	LA	3770,87	1,0618	11	17,5	1870	Smith, S. I.
Minuca	<i>panacea</i>	LA	3133,68	1,0737	16,05	24,1	1974	Novak, A. & M. Salmon
Celuca	<i>pugilator</i>	LA	6793,35	1,1943	12,58	19,33	1802	Bosc, L. A. G.
Minuca	<i>subcylindrica</i>	LA	831,79	0,8156	11,415	17,25	1859	Stimpson, W.
Minuca	<i>zacae</i>	OA	2612,71	0,9559	6,5	11	1941	Crane, J.
Minuca	<i>minax</i>	LA	5186,98	1,1509	21,25	30	1855	Le Conte, J.
Minuca	<i>brevifrons</i>	OA	3632,67	1,0133	17,375	25,5	1860	Stimpson, W.
Celuca	<i>uruguayensis</i>	LA	2210,99	1,0815	8,875	13	1901	Nobili, G.



Tabela 1 – Continuação...

Subgênero	Espécies	Região	DG (Mi)	Fractal	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Ano descrição	Autor
Celuca	<i>batuenta</i>	OA	3268,31	0,9549	4,225	7,3	1941	Crane, J.
Celuca	<i>saltitanta</i>	OA	2047,41	0,9951	5,35	7,9	1941	Crane, J.
Celuca	<i>tenuipedis</i>	OA	3143,92	1,022	4,975	6,8	1941	Crane, J.
Celuca	<i>speciosa</i>	LA	1733,85	0,8776	9,375	14	1891	Ives, J. E.
Celuca	<i>spinicarpa</i>	LA	2832,36	1,0255	10,165	15,83	1900	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>cumulanta</i>	LA	5820,29	1,1217	7,525	11,76	1943	Crane, J.
Celuca	<i>beebei</i>	OA	3304,6	0,9767	6,36	10,8	1941	Crane, J.
Celuca	<i>deichmanni</i>	OA	702,6	0,8052	5,925	10,5	1935	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>limicola</i>	OA	1705,45	0,9215	6,3	9,6	1941	Crane, J.
Celuca	<i>leptodactyla</i>	LA	9159,32	1,1115	5,915	10	1898	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>latimanus</i>	OA	6207,66	1,0296	7,695	12,9	1893	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>panamensis</i>	OA	3135,63	1,0247	11,375	18	1859	Stimpson, W.
Celuca	<i>terpsichores</i>	OA	2876,47	0,9422	5,9	8,7	1941	Crane, J.
Celuca	<i>dorotheae</i>	OA	1750,98	0,9499	7,075	12,25	1968	Hagen, H.-O. v.
Celuca	<i>stenodactylus</i>	OA	4917,35	0,9777	7,325	13,33	1843	Milne Edwards, H. & H. Lucas.
Celuca	<i>inaequalis</i>	OA	2885,1	1,0294	6,025	8,75	1935	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>oerstedii</i>	OA	1695,07	0,9691	7,25	10,5	1904	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>tallanica</i>	OA	139,88	0,3934	7,03	10,7	1968	Hagen, H.-O. v.
Celuca	<i>tomentosa</i>	OA	3231,66	0,9811	9,19	14	1941	Crane, J.
Celuca	<i>festae</i>	OA	2872,27	0,9341	10,125	15,75	1901	Nobili, G.
Celuca	<i>coloradensis</i>	OA	653,52	1,0156	11,125	18	1893	Rathbun, M. J.
Celuca	<i>crenulata</i>	OA	2969,86	1,1275	12,25	18	1877	Lockington, W. N.
Amphiuca	<i>chlorophthalmus</i>	IOP	6822,56	1,0593	10,625	18,25	1852	Milne Edwards, H.
Amphiuca	<i>crassipes</i>	IOP	28990,21	1,1045	11,955	20,5	1848	Adams, A. & A. White
Amphiuca	<i>inversa</i>	IOP	10360,24	1,0821	10,5	20	1874	Hoffman, C. K.

Tabela 1 – Continuação...

Subgênero	Espécies	Região	DG (Mi)	Fractal	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Ano descrição	Autor
Amphiuca	<i>sindensis</i>	IOP	2056,721	1,0259	7	13,9	1900	Alcock, A.
CelUCA	<i>argillicola</i>	OA	2254,74	1,0409	7,125	12,2	1941	Crane, J.
CelUCA	<i>bengali</i>	IOP	6252,98	1,0979	8,25	14,5	1975	Crane, J.
CelUCA	<i>triangularis</i>	IOP	40418,46	1,3383	7,625	14,75	1873	Milne-Edwards, A.
CelUCA	<i>annulipes</i>	IOP	39879,96	1,1573	9,175	13,66	1837	Milne Edwards, H.
CelUCA	<i>lactea</i>	IOP	4564,3	1,0208	15,75	21	1835	de Haan, W.
CelUCA	<i>mjobergi</i>	IOP	4546,6	0,9922	7,75	13,5	1924	Rathbun, M. J.
CelUCA	<i>perplexa</i>	IOP	33214,8	1,2866	22,915	40,5	1852	Milne Edwards, H.
DelUCA	<i>arcuata</i>	IOP	8147,05	1,0669	18,205	34,33	1835	de Haan, W.
DelUCA	<i>forcipata</i>	IOP	10396,08	1,1364	15,5	27,33	1848	Adams, A. & A. White.
DelUCA	<i>rosea</i>	IOP	7905,49	1,0935	12,025	24,5	1937	Tweedie, M. W. F.
DelUCA	<i>coarctata</i>	IOP	25333,34	1,1471	15,195	23,25	1852	Milne Edwards, H.
DelUCA	<i>flammula</i>	IOP	6601,06	1,0721	19,955	32,33	1975	Crane, J.
DelUCA	<i>urvillei</i>	IOP	8734,36	0,9765	16,125	29,75	1852	Milne Edwards, H.
DelUCA	<i>demani</i>	IOP	6819,52	1,2511	17,375	34,5	1897	Ortmann, A. E.
DelUCA	<i>typhoni</i>	IOP	4200,91	1,3025	16,16	28	1975	Crane, J.
DelUCA	<i>capricornis</i>	IOP	4771,53	1,0204	15,375	25,5	1975	Crane, J.
DelUCA	<i>paradussumieri</i>	IOP	15786,98	1,1672	15,11	25,78	1973	Bott, R.
DelUCA	<i>rhizophorae</i>	IOP	612,93	0,7451	9,625	17,5	1950	Tweedie, M. W. F.
DelUCA	<i>dussumieri</i>	IOP	32708,78	1,2604	13,25	24	1852	Milne Edwards, H.
Australuca	<i>bellator</i>	IOP	12183,2	1,3247	9,625	17,25	1848	Adams, A. & A. White
Australuca	<i>hirsutimanos</i>	IOP	4705,8	1,0042	8,47	13	1982	George, R. W. & D. S. Jones.
Australuca	<i>longidigitum</i>	IOP	1727,84	0,9016	9,625	18	1880	Kingsley, J. S
Australuca	<i>polita</i>	IOP	7014,14	1,06	17,25	23,75	1975	Crane, J.
Australuca	<i>seismella</i>	IOP	6803,81	1,0565	8,25	13,75	1975	Crane, J.

Tabela 1 – Continuação...

Subgênero	Espécies	Região	DG (Mi)	Fractal	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Ano descrição	Autor
Australuca	<i>signata</i>	IOP	5958,45	1,0644	9	15,5	1865	Hess, W.
Australuca	<i>elegans</i>	IOP	4831,3	1,0647	13,57	21,7	1982	George, R. W. & D. S. Jones.
Thalassuca	<i>borealis</i>	IOP	1784,05	0,9374	11,75	22,5	1975	Crane, J.
Thalassuca	<i>dampieri</i>	IOP	4275,41	1,0535	12,25	20,75	1975	Crane, J.
Thalassuca	<i>neocultrimana</i>	IOP	14559,71	1,0141	11,5	19,5	1973	Bott, R.
Thalassuca	<i>hesperiae</i>	IOP	10218,07	0,9386	14	24,5	1975	Crane, J.
Thalassuca	<i>vocans</i>	IOP	32839,95	1,3156	13,185	20,1	1758	Linnaeus, C.
Thalassuca	<i>vomeris</i>	IOP	8577,83	1,0599	14,75	27	1920	McNeill, F. A.
Thalassuca	<i>tetragonon</i>	IOP	53074,82	1,1505	18,615	30,16	1790	Herbst, J. F. W.
Thalassuca	<i>formosensis</i>	IOP	429,61	0,7807	17,48	23,8	1921	Rathbun, M. J.
Uca	<i>heteropleura</i>	OA	2991,93	1,0079	10,5	20,75	1870	Smith, S. I.
Uca	<i>intermedia</i>	OA	566,52	0,9733	N.C.	N.C.	1985	Prahl, H. v. & N. Toro.
Uca	<i>insignis</i>	OA	2996,8	1,0193	29,75	46,5	1852	Milne Edwards, H.
Uca	<i>maracoani</i>	LA	7059,62	1,0905	22,165	36,16	1802	Latreille, P. A.
Uca	<i>ornata</i>	OA	3181,52	0,9827	29,25	47,75	1870	Smith, S. I.
Uca	<i>stylifera</i>	OA	3368,78	1,0072	14,705	25,66	1852	Milne Edwards H.
Uca	<i>major</i>	LA	9444,71	1,1825	17,5	34	1782	Herbst, J. F. W.
Uca	<i>princeps</i>	OA	6348,23	1,0318	19	39,8	1870	Smith, S. I.
Afruca	<i>tangeri</i>	OAF	8132,23	1,0216	25,31	35,37	1835	Eydoux, F.
Minuca	<i>longisignalis</i>	LA	N.C.	N.C.	12,5	18,5	1968	Salmon, M. & S. P. Atsides
Minuca	<i>victoriana</i>	LA	N.C.	N.C.	N.C.	N.C.	1987	Hagen, H.-O. v.
Leptuca	<i>helleri</i>	OA	N.C.	N.C.	7,2	9,925	1902	Rathbun, M. J.
Leptuca	<i>leptochela</i>	OA	N.C.	N.C.	N.C.	N.C.	1954	Bott, R.
Uca	<i>monolifera</i>	OA	N.C.	N.C.	28,375	44,75	1914	Rathbun, M. J.
Leptuca	<i>musica</i>	OA	N.C.	N.C.	7	11,75	1914	Rathbun, M. J.

Tabela 1 – Continuação...

<b>Subgênero</b>	<b>Espécies</b>	<b>Região</b>	<b>DG (Mi)</b>	<b>Fractal</b>	<b>Comprimento (mm)</b>	<b>Largura (mm)</b>	<b>Ano descrição</b>	<b>Autor</b>
Minuca	<i>pygmaea</i>	OA	N.C.	N.C.	N.C.	N.C.	1941	Crane, J.
Tubuca	<i>acuta</i>	IOP	N.C.	N.C.	9,5	17	1858	Stimpson, W
Tubuca	<i>australiae</i>	IOP	N.C.	N.C.	14,42	23,06	1975	Crane, J.

