

Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução

Thiago Santos

**Importância das interações bióticas na distribuição geográfica das espécies e
suas aplicações em modelos de distribuição potencial**

Orientador:
Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz-Filho

Tese de Doutorado

Goiânia
2013

Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução

Thiago Santos

**Importância das interações bióticas na distribuição geográfica das espécies e
suas aplicações em modelos de distribuição potencial**

Orientador:
Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz-Filho

**Tese submetida ao Programa de Pós-
graduação em ecologia e Evolução do
ICB, UFG, como requisito parcial para
a obtenção do título de Doutor em
Ecologia e Evolução**

Goiânia
2013

Agradecimentos

Este trabalho não seria realizado se não fosse pela contribuição direta e indireta de inúmeras pessoas. Dentre elas, agradeço ao meu orientador, Prof. José Alexandre Diniz-Filho, pela oportunidade, boas discussões, incentivo e paciência. Ao Prof. Paulo Guimarães Jr. pelas discussões, pelas ideias e paciência. Aos meus professores do programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução pelas aulas inspiradoras e pelo exemplo.

Aos meus alunos pelos momentos maravilhosos nos quais me foi permitido repassar tudo aquilo que tive muito prazer em aprender, por tudo que aprendi com vocês e pelo grande carinho que sempre me foi demonstrado.

Aos meus amigos, em especial, Dilermando, Guilhermão e Rodrigo, com os quais eu pude contar em vários momentos desse caminho, pelas boas conversas, pelas grandes ideias e por sempre me mostrarem que a nossa vida é o que nós fazemos dela.

À minha esposa Ângela, por ser a maior inspiração que alguém pode ter, por ter compartilhado cada dia, cada hora deste doutorado comigo, pelo grande amor, pelas ideias, pelos projetos, pela confiança, pelas discussões, pelas boas conversas, pelo companheirismo, pelo carinho, pela dedicação...

À minha família: Pai, Mãe, Ba, Gabi e Ângela...por tudo.

Muito Obrigado.

Sumário

Introdução.....	11
Capítulo 1: Utilização de sistema de regressões simultâneas para estimar o efeito de exclusão competitiva sobre a distribuição de duas espécies de cupins de montículo do Cerrado brasileiro	
1. Introdução.....	20
2. Metodologia.....	26
2.1. Dados de ocorrência das espécies de cupins	26
2.2. Variáveis ambientais	26
2.3. Modelos de distribuição.....	27
2.4. Modelo de regressão simultânea	28
3. Resultados e Discussão.....	29
4. Considerações finais.....	33
5. Referências Bibliográficas.....	34
Capítulo 2: Efeitos da interação inseto-planta sobre a distribuição atual e futura de <i>Utetheisa ornatrix</i> (Lepidoptera, Arctiidae)	
1. Introdução	41
2. Metodologia.....	43
2.1. Dados de ocorrência das espécies	43
2.1.1. Dados de ocorrência de <i>Utetheisa ornatrix</i> e <i>Crotalaria maypurensis</i>	43
2.2. Modelagem de distribuição potencial	44
2.3. Efeito geográfico	45
2.4. Partição de variância e <i>path analysis</i>	47
2.5. Modelagem de distribuição potencial em cenários de mudanças climáticas	48
3. Resultados e Discussão.....	48
4. Considerações finais.....	54
5. Referências bibliográficas	54
Capítulo 3: Interações tróficas, alometria e distribuição geográfica de <i>Panthera onca</i>	
1. Introdução	60
2. Metodologia.....	67
2.1. Pontos de ocorrência e registro de densidade de <i>Panthera onca</i>	67
2.2. Levantamento da dieta de <i>Panthera onca</i>	68
2.3. Modelos de Interação	71
2.3.1. Densidade das presas.....	71
2.3.2. Modelo Alométrico de Amplitude de Dieta (ADBIM, Petchey <i>et al</i> 2008)	73
2.3.2.1. Definição	73

2.3.2.2. Parametrização	74
2.3.3. Máxima densidade do predador (MDP, Carbone e Gittleman, 2002)	74
2.4. Modelos de distribuição	74
2.5. Importância das Interações	75
3. Resultados e Discussão.....	76
4. Considerações finais.....	83
5. Referências bibliográficas.....	84
Considerações Finais.....	89
Apêndice.....	93

Lista de figuras

Introdução

Figura 1. Diagrama BAM representando os diferentes componentes que determinam a distribuição das espécies.....12

Capítulo 1: Utilização de sistema de regressões simultâneas para estimar o efeito de exclusão competitiva sobre a distribuição de duas espécies de cupins de montículo do Cerrado brasileiro

Figura 1. Mapas de adequabilidades de *Cornitermes silvestrii* (a e b) e *Cornitermes cumulans* (c e d), gerados pelos modelos GLM (a e c) e SUR (b e d).....29

Figura 2. Mapas das sobreposições das distribuições potenciais truncadas de *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii*. A área em vermelho representa a sobreposição estimada pelo modelo SUR (a) e GLM (b) e o polígono representa a sobreposição observada através dos pontos de ocorrências.....30

Figura 3. Representação dos possíveis mecanismos que podem gerar a diferença no padrão de sobreposição estimadas pelos modelos SUR e GLM: a) a distribuição de ambas as espécies (cruzes e círculos) está limitada pela barreira em vermelho (as linhas pontilhadas representam os limites impostos pelo nicho); b) não há barreiras e portanto, as espécies estão distribuídas em toda a área adequada; c e d) a barreira limita apenas a distribuição de uma das espécies; e) não existe barreira porém, devido às taxas de dispersão, as espécies ainda não tiveram tempo para ocuparem todas as áreas adequadas (as setas indicam expansão da distribuição e as linhas pontilhadas internas indicam os limites atuais das distribuições); f) não há barreiras mas a distribuição das espécies não está expandindo em função da interação competitiva entre ambas (as linhas pontilhadas internas representam os limites atuais da distribuição das espécies).....31

Capítulo 2: Efeitos da interação inseto-planta sobre a distribuição atual e futura de *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae)

Figura 1. Pontos de ocorrência de *Crotalaria maypurensis* (a) e *Utetheisa ornatrix* (b) utilizados neste estudo.....44

Figura 2. Distribuição potencial de *Utetheisa ornatrix* gerada a partir do consenso entre as distribuições estimadas por sete algoritmos. As faixas dividem a distribuição para as análises.....47

Figura 3. Projeções combinadas da distribuição potencial de *Utetheisa ornatrix* em

função do clima (a); em função da distribuição de *Crotalaria maypurensis* (b); em função do clima e da interação (c) e distribuição potencial de *Crotalaria maypurensis* (d).....50

Figura 4. Mapas das incertezas (variâncias) das projeções das adequabilidades. incertezas nas projeções em função do tipo de modelo, MCP ou MC (a) e incertezas nas projeções atribuídas aos algoritmos utilizados (b).....51

Figura 5. *Path analysis* descrevendo a magnitude do efeito do clima e interação sobre a adequabilidade de *Utetheisa ornatix* estimada através das projeções combinadas das estimativas de cada algoritmo de modelagem. As setas cheias indicam efeito direto e as setas pontilhadas indicam efeito indireto. MC representa a adequabilidade da mariposa em função do clima, MCP indica a adequabilidade da mariposa em função do clima e da planta, MP indica a adequabilidade da mariposa em função da planta e PC indica a adequabilidade da planta em função do clima.....52

Figura 6. Avaliação da associação entre os padrões de resposta a mudanças climáticas globais, de *Crotalaria maypurensis* e *Utetheisa ornatix*. A linha vermelha indica o valor de odds ratio no qual a associação entre as mudanças é ao acaso.....53

Capítulo 3: Interações tróficas, alometria e distribuição geográfica de *Panthera onca*

Figura 1. Pontos de ocorrência de *Panthera onca* (a), pontos onde a densidade do animal foi estimada (b) e pontos onde a dieta foi estimada (c).....68

Figura 2. Variação espacial na interação estimada pelo modelo alométrico de amplitude de dieta (a, ADBM, Petchey *et al.* 2008) e pelo modelo de densidade máxima do predador (b, MDP, Carbone e Gittleman 2002).....76

Figura 3. Mapas de adequabilidades de *Panthera onca* estimados pelos algoritmos Bioclim (Busby 1991), Domain (Carpenter *et al.* 1993) e Random Forest. A primeira linha (a, d e g) representam os modelos baseado apenas em variáveis bioclimáticas, a segunda linha (b, e e h) representam as estimativas baseadas em variáveis bioclimáticas e no modelo alométrico de densidade do predador (MDP, Carbone e Gittleman 2002) e a terceira linha (c, f e i) representam as estimativas baseadas em variáveis bioclimáticas e no modelo alométrico de amplitude de dieta (ADBM, Petchey *et al.* 2008).....78

Lista de tabelas

Capítulo 1: Utilização de sistema de regressões simultâneas para estimar o efeito de exclusão competitiva sobre a distribuição de duas espécies de cupins de montículo do Cerrado brasileiro

Tabela 1 Acurácia dos modelos medidas como a área sob a curva ROC, especificidade (número de ausências corretamente estimadas) e sensibilidade (número de presenças corretamente estimadas). IC é o intervalo de confiança de cada estatística, onde (I) indica o limite inferior e (S) o limite superior..... 33

Capítulo 2: Efeitos da interação inseto-planta sobre a distribuição atual e futura de *Utetheisa oratrix* (Lepidoptera, Arctiidae)

Tabela 1. Modelos de distribuição potencial de *Utetheisa oratrix* e *Crotalaria maypurensis* e as respectivas regiões correspondentes no diagrama BAM.....45

Tabela 2. Acurácia dos modelos (MCP, com interação e MP sem interação) de distribuição potencial de *Utetheisa oratrix* para cada algoritmo.....49

Tabela 3. Partição de variância da adequabilidade estima pelas projeções combinadas dos algoritmos e pela média das partições de cada um, para todo mapa de adequabilidade e para as faixas interna, intermediária e externa do mapa de distribuição truncado (Figura 1). [a] variância explicada pelo clima, [b] variância compartilhada entre clima e interação, [c] variância explicada pela interação e [d] variância não explicada.....50

Capítulo 3: Interações tróficas, alometria e distribuição geográfica de *Panthera onca*

Tabela 1. Lista de presas observadas de *Panthera onca* em 21 pontos ao longo de toda a distribuição do animal. A massa corporal é a média entre os dados encontrados na literatura.....69

Tabela 2. Modelos preditivos encontrados por Silva e Downing (1995) e Silva et al. (2001) sobre a relação entre o logaritmo da massa da espécie e o logaritmo de sua densidade, para os diferentes tipos de dieta.....72

Tabela 3. Acurácia dos modelos de distribuição potencial de *Panthera onca*.....77

Tabela 4. OLS das densidades (conjunto completo) em função das adequabilidades e modelos de interação. ADMB é a dieta ótima modelada por Petchey *et al.* (2008) e MDP é a densidade máxima do predador modelada por Carbone e Gittleman (2002). O símbolo ":" indica que o algoritmo (nome depois de ":") usou como variável preditora a interação (nome antes de ":")......81

Tabela 5. OLS das densidades (conjunto conservador) em função das adequabilidades e modelos de interação. ADMB é a dieta ótima modelada por Petchey *et al.* (2008) e MDP é a densidade máxima do predador modelada por Carbone e Gittleman (2002). O símbolo ":" indica que o algoritmo (nome depois de ":") usou como variável preditora a interação (nome antes de ":")......82

Lista de siglas e abreviações

ADBM: Modelo de alométrico de forrageio ótimo descrito por Petchey et al. (2008) (do inglês *Allometric Diet Breadth Model*).

AUC: *Area under the ROC curve*. A área sobre a curva ROC é uma medida geral de acurácia dos modelos. Um AUC igual a 1 significa que todas as presenças e todas as ausências foram preditas corretamente.

Bc: Modelo de distribuição no qual as adequabilidades foram estimadas usando apenas as variáveis bioclimáticas como preditoras.

Bc+Nmax: Modelo de distribuição no qual as adequabilidades foram estimadas usando as variáveis bioclimáticas e a densidade máxima do predador esperada pelo modelo MDP como preditores.

Bc+P: Modelo de distribuição no qual as adequabilidades foram estimadas usando as variáveis bioclimáticas e a dieta ótima modelada pelo ADBM como preditores.

ENM: Modelos de nicho

GLM: Modelo linear generalizado.

MA: Mapa de adequabilidade. Resultado dos modelos de distribuição ou dos modelos de nicho aos quais foram atribuídas coordenadas geográficas.

MDP: Modelo alométrico de densidade máxima do predador (nome dado, neste trabalho, para o modelo alométrico preditivo descrito por Carbone e Gittleman (2002) com o qual a densidade máxima do predador para uma determinada área pode ser estimada a partir das densidades das presas presentes no local).

OLS: Regressão baseada nos quadrados mínimos, do inglês *Ordinary least square*

PPA: Dados de presença e pseudo-ausências usados para treinar (calibrar) e testar modelos de distribuição potencial e modelos de nicho.

PPATe: Dados de presença e pseudo-ausências usados testar modelos de distribuição potencial e modelos de nicho (correspondem a 30% de um PPA).

PPATr: Dados de presença e pseudo-ausências usados para treinar (ou calibrar) modelos de distribuição potencial e modelos de nicho (correspondem a 70% de um **PPA**).

ROC: Curva que ilustra a performance de preditores percentuais em descrever dados binários à medida em que se altera o limiar acima do qual se prevê 1 e abaixo do qual se prevê 0. A curva é construída como uma função entre as taxas de positivos verdadeiros e a taxa de falsos positivos (do inglês *Receiver operating characteristic curve*).

SDM: modelos de distribuição das espécies (neste trabalho tratados como modelos de distribuição potencial).

SUR: Modelo regressivo no qual os parâmetros de um sistema de equações são estimados simultaneamente considerando que há correlação entre os resíduos das equações (do inglês *Seemingly Unrelated Regression*).

Resumo

Dentre os mecanismos que geram as distribuições das espécies, tem sido atribuído um papel local às interações biológicas enquanto que as causas de padrões regionais ou globais são atribuídas às variáveis abióticas. Recentemente, um número crescente de trabalhos tem concluído que as interações biológicas interespecíficas apresentam efeitos significativos sobre os limites das distribuições das espécies e que a variação espacial em grande escala de atributos populacionais, como a densidade, é mais bem explicada pelas interações que pelas condições abióticas. Os objetivos deste trabalho são, portanto, mensurar a importância das interações biológicas na distribuição espacial das espécies, tanto em relação aos limites das distribuições quanto à variação espacial nas densidades populacionais e discutir novas técnicas para se incluir as interações interespecíficas nos modelos de distribuição potencial. No primeiro capítulo, um modelo estatístico de sistema de equações foi empregado para se verificar o efeito da competição entre duas espécies de cupins de montículos, *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii*. No segundo capítulo, foi analisado o efeito da distribuição potencial de *Crotalaria maypurensis* (Fabaceae), sobre a distribuição potencial de *Utetheisa ornatix* (Arctiidae). No terceiro capítulo, a distribuição de um predador de topo, *Panthera onca*, e a variação espacial de sua densidade populacional foram estimadas usando-se modelos alométricos de interação predador-presa.

Palavras-chave: Nicho ecológico, *Seemingly Unrelated Regression*, *Allometric Diet Breadth Model*, *Cornitermes*, *Panthera onca*, *Utetheisa ornatix*

Introdução

O nicho ecológico de uma espécie pode ser definido como o espaço N-dimensional de condições ou fatores ambientais no qual as populações persistem sem imigração (Hutchinson 1957). Este hipervolume, por sua vez, pode corresponder a uma série de pontos no espaço geográfico nos quais os fatores ambientais, que compõe as N-dimensões do nicho, são encontradas (Hutchinson 1957). Esta realização do nicho no espaço geográfico, o biótopo, em conjunto com processos históricos (e.g. vicariância, especiação e adaptação) e dispersão determinam a distribuição das espécies (Soberón 2010, Pinto e MacDougall 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012).

O biótopo é caracterizado por interações complexas entre as diferentes N-dimensões do nicho (Hutchinson 1957; Colwel e Rangel 2009; Holt 2009). Um exemplo disto é quando uma espécie vegetal é encontrada em áreas onde a temperatura média mensal é tão alta quanto 40°C e em áreas onde a pluviosidade média mensal é tão baixa quanto 20mm³, mas nunca será observada em locais onde estas duas condições ocorrem simultaneamente. Esta impossibilidade se deve ao fato da disponibilidade de água no solo cair rapidamente com o aumento de temperatura tornando esse recurso indisponível nestes locais. Características do solo como granulidade, drenagem e presença de interações micorrízicas podem, inclusive, alterar ainda mais o efeito da temperatura e pluviosidade sobre a disponibilidade de água (Taiz e Zeiger 2010).

As diferentes dimensões que formam o nicho são derivadas de dois grupos de processos: bióticos ou nicho Eltoniano, caracterizados pelas interações bióticas interespecíficas; e abióticos nicho Grinnelliano, caracterizados por condições climáticas, relevo, tipo de solo e outras variáveis abientais não controladas (primariamente) por processos biológicos. (Soberón 2007). A distribuição potencial de uma espécie, portanto, será definida como todos os pontos no espaço geográfico onde

tanto as variáveis bióticas quanto as variáveis abióticas são favoráveis. Esta distribuição é potencial, pois, considera todos os locais onde espécie pode ocorrer independentemente dos processos históricos e da capacidade de dispersão da espécie.

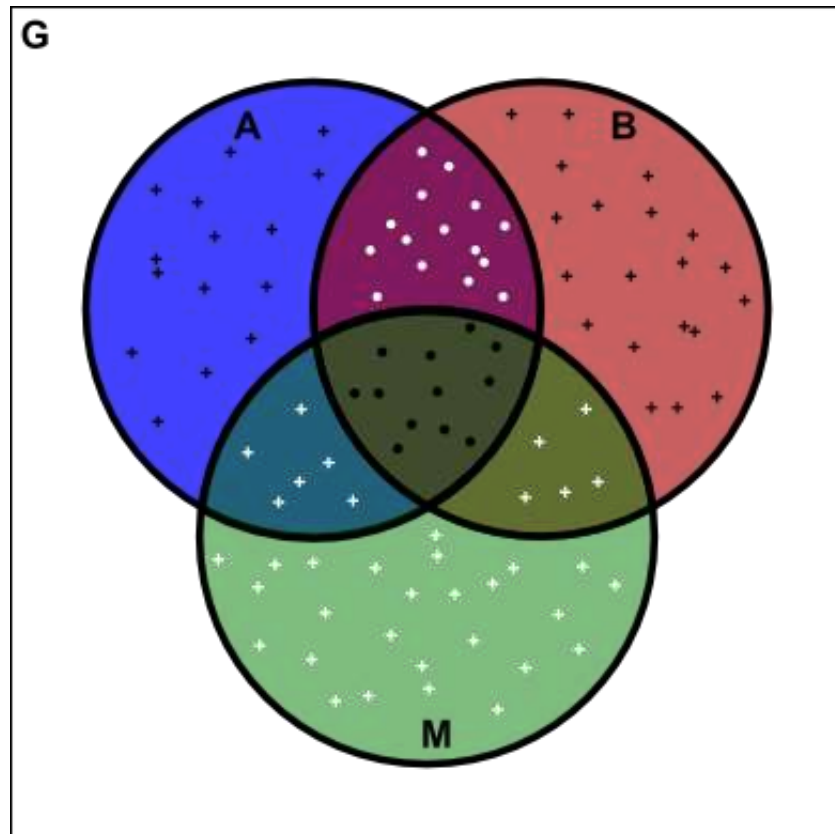


Figura 4. Diagrama BAM representando os diferentes componentes que determinam a distribuição das espécies. *G* indica todo o espaço geográfico (acessível ou não a espécie); *A* indica a porção do espaço *G* na qual as condições abióticas são adequadas para a sobrevivência da espécie; *B* indica a porção do espaço *G* na qual as condições bióticas são adequadas para a sobrevivência da espécie; *M* indica a porção do espaço geográfico acessível à espécie por meio de dispersão.

O arcabouço teórico representado pelo diagrama BAM (Soberón 2007, Hortal et al. 2012, Peterson e Soberón 2012) (Figura 1) (do inglês *biotic-abiotic-mobility*) define estes conceitos de forma mais precisa. No diagrama, o círculo *A* representa todo o espaço geográfico que contém as condições abióticas necessárias para a sobrevivência e crescimento da espécie, ou seja, o biótopo de seu nicho Grinnelliano.

O círculo B representa todas as áreas que contém as condições bióticas necessárias para a sobrevivência e crescimento da espécie, ou seja, o biótopo do seu nicho Eltoniano (Soberón 2007, 2010), portanto $A \cup B$ representa todo seu nicho ecológico N . O círculo M representa os locais acessíveis á espécie em questão dado sua capacidade de dispersão.

As áreas onde $A \cap B$ são todas aquelas onde a espécie pode sobreviver, mas não necessariamente está presente, portanto, sua distribuição potencial (representadas pelos pontos brancos). As regiões efetivamente ocupadas pela espécie, sua distribuição, é definida como sendo $A \cap B \cap M$ (representados pelos pontos pretos). Qualquer ponto em $M \notin (A \cap B)$ (representados pelas cruzeiras brancas) será um sorvedouro, pois, as condições mínimas para a sobrevivência da espécie não são satisfeitas. As N-dimensões ambientais associadas ao espaço geográfico G representado no diagrama são definidas como $E = \eta(G)$ e aquelas associadas à área de distribuição da espécie são definidas como $E' = \eta(G')$.

O conjunto de condições que formam o nicho da espécie, por ser uma abstração derivada das possíveis respostas fisiológicas, geralmente não estará completamente realizado no espaço definido por M , no qual apenas um subconjunto das N-dimensões, $N^* = N \cap \eta(M)$ pode ser observado. Além disso, os estudos ecológicos utilizam apenas uma amostra S do espaço representado por M , portanto, as variáveis ambientais que formam o nicho da espécie, verificadas em S , devem ser descritas como $\hat{N}^* = N \cap \eta(M \cap S) \subseteq N^*$ (o mesmo é aplicado para os componentes de N , ou seja, A e B podem ser estimados baseando em variáveis ambientais medidas em apenas um subconjunto de locais S e são denotadas como \hat{A}^* e \hat{B}^* , respectivamente). Assim, os modelos de nicho que se baseiam em S ou M são modelos parciais (Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012). É importante ressaltar que para se modelar a

distribuição, potencial ou real, não é necessário invocar processos relacionados ao nicho, embora para a última forma de distribuição, processos biogeográficos históricos devem ser levados em consideração (Wiens 2011).

Historicamente, tem sido atribuído um papel local (< 200km de extensão, de acordo com Pearson & Dawson, 2003) na relação entre distribuição e variáveis bióticas ao passo que as causas de padrões em escalas regionais ou globais (>200km de extensão, de acordo com Pearson & Dawson, 2003) são atribuídas às variáveis abióticas. Este paradigma dicotômico se deve principalmente pela escassez de trabalhos que apontam para a importância das interações interespecíficas em escalas mais amplas. Esta escassez tem sido interpretada como resultado do fato de que as interações interespecíficas raramente apresentam algum efeito em escalas maiores que 200km (Pulliam 2000, Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012, Wisz *et al.* 2013).

Recentemente, porém, o número de publicações que demonstram que padrões em grande escala podem ser causados (parcialmente) por condições bióticas tem aumentado (Leathwick e Austin 2001, Araújo e Luoto 2007, Braschler e Hill 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Tylianakis *et al.* 2008, Abrahamczyk e Kessler 2010, Gilman *et al.* 2010, Meier *et al.* 2010, Schweiger *et al.* 2012, Boulangeat *et al.* 2012). Estes trabalhos concluíram que as interações interespecíficas, embora não sejam os fatores dominantes em escalas mais amplas, apresentam efeitos significativos. Um exemplo destas novas publicações é o estudo de Heikknen *et al.* (2007) no qual foi observado que, para quatro espécies de corujas encontradas na Finlândia, os modelos de distribuição (com resolução espacial de 10 km) que incorporaram a distribuição de seis espécies de pica-paus ou a cobertura vegetal apresentaram maior poder explicativo e maior acuidade. Em locais onde as condições climáticas eram desfavoráveis para as corujas estas ainda podiam ser encontradas quando havia ninhos de pica-paus

disponíveis na área, pois estes ninhos forneciam abrigo de qualidade para as corujas.

Em outro exemplo, a abundância de espécies arbóreas de folha larga em remanescentes florestais na Nova Zelândia pôde ser explicada por um gradiente climático (temperatura média anual) e pela abundância de quatro espécies de *Nothofagus*, estes últimos apresentando efeito negativo, sugerindo interações competitivas entre as espécies (Leathwick e Austin 2001). Além disso, a magnitude deste efeito variou de acordo com o gradiente climático de forma que as espécies arbóreas que apresentavam tolerância climática mais semelhante a de *Nothofagus* tinham suas abundâncias mais drasticamente reduzidas em função da presença do competidor (Leathwick e Austin 2001).

Na Bolívia, foi demonstrado que a competição, mediada pela fenologia de espécies vegetais visitadas por beija-flores, mostrou-se o principal determinante da diversidade destas aves em um transecto de 660km (Abrahamczyk e Kessler 2010). Em áreas onde se verificou uma maior disponibilidade de flores, independentemente das condições climáticas (a pluviosidade média anual no sul do transecto era de 6258mm³ enquanto que no norte era de 410mm³) e da diversidade de plantas, foram encontradas as maiores riquezas de beija-flores, pois a maior disponibilidade de recursos reduziu a competição (Abrahamczyk e Kessler 2010).

Estes resultados apontam para a necessidade de se investigar com mais detalhes os efeitos das interações bióticas e a distribuição em grande escala das espécies. Atualmente, são empregados um conjunto de técnicas chamadas coletivamente de modelos de distribuição de espécies (SDMs, do inglês *Species Distribution Models*) ou modelos de nicho ecológico (ENMs, do inglês *Ecological Niche Models* ou *Environmental Niche Models*) para prever tanto os limites das distribuições das espécies quanto a variabilidade na probabilidade de sua ocorrência no interior desses limites (Austin 2002, 2007, Elith et al. 2006, Thuiller et al. 2009, Elith e

Leathwick 2009, Diniz-Filho et al. 2010, Lobo et al. 2010, Hortal et al. 2012, Peterson e Soberón 2012, Rangel e Loyola 2012, Tórres et al. 2012, Wisz et al. 2013). De uma forma geral, estes modelos empregam um conjunto de ocorrências e (preferivelmente) ausências e os valores das variáveis ambientais (geralmente abióticas) nestes pontos para gerar hipóteses a respeito da distribuição potencial das espécies. Tais técnicas são, portanto, fenomenológicas, mas se baseiam no fato de que os limites da distribuição de uma espécie são determinados pela interação entre suas características ecofisiológicas e morfológicas e as condições ambientais (Hortal et al. 2012, Rangel e Loyola 2012).

Os SDMs são simplificações de processos complexos, pois, não levam em consideração eventos históricos (quando se usa apenas dados de ocorrências atuais), capacidade de dispersão e, até recentemente, variáveis bióticas. Considerando o crescente número de evidências que apontam para um papel mais central das interações interespecífica em padrões de distribuição em grande escala, o presente trabalho possui os seguintes objetivos: discutir formas de se integrar modelagem de distribuição potencial, interações interespecíficas e biologia das espécies; avaliar seus potenciais usos; identificar potenciais problemas e discutir melhorias.

Referências bibliográficas

- Abrahamczyk, S. e Kessler, M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, e assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. - *Journal of Ornithology* 151: 615–625.
- Araújo, M. B. e Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. - *Global Ecology e Biogeography* 16: 743–753.
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory e statistical modelling. - *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Austin, M. 2007. Species distribution models e ecological theory: A critical assessment e some possible new approaches. - *Ecological Modelling* 200: 1–19.
- Boulangéat, I. et al. 2012. Accounting for dispersal e biotic interactions to disentangle

- the drivers of species distributions e their abundances. - Ecology letters 15: 584–93.
- Braschler, B. e Hill, J. K. 2007. Role of larval host plants in the climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. - The Journal of animal ecology 76: 415–23.
- Diniz-Filho, J. et al. 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range e shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). - Revista Brasileira de Entomologia 54: 339–349.
- Elith, J. e Leathwick, J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation e Prediction Across Space e Time. - Annual Review of Ecology, Evolution, e Systematics 40: 677–697.
- Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. - Ecography 29: 129–151.
- Gilman, S. E. et al. 2010. A framework for community interactions under climate change. - Trends in ecology & evolution : 1–7.
- Heikkinen, R. K. et al. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. - Global Ecology e Biogeography 16: 754–763.
- Hortal, J. et al. 2012. Basic questions in biogeography e the (lack of) simplicity of species distributions: Putting species distribution models in the right place. - Natureza & Conservação 10: 106–116.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. (LA Real e JH Brown, Eds.). - Amino Acids 42: 1077–82.
- Leathwick, J. R. e Austin, M. P. 2001. Competitive Interactions between Tree Species in New Zealand's Old-Growth Indigenous Forests. - Ecology 82: 2560–2573.
- Lobo, J. M. et al. 2010. The uncertain nature of absences e their importance in species distribution modelling. - Ecography 33: 103–114.
- Meier, E. S. et al. 2010. Biotic e abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. - Ecography 33: 1038–1048.
- Pearson, R. G. e Dawson, T. E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful. - Global Ecology e Biogeography 12: 361–371.
- Peterson, A. T. e Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling e Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. 10: 102–107.
- Pinto, S. M. e MacDougall, A. S. 2010. Dispersal limitation e environmental structure interact to restrict the occupation of optimal habitat. - The American naturalist 175: 675–86.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche e distribution. - Ecology Letters 3: 349–361.
- Rangel, T. e Loyola, R. 2012. Labeling Ecological Niche Models. - Natureza & Conservação 10: 119–126.
- Schweiger, O. et al. 2012. Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics. - Global Ecology e Biogeography 21: 88–99.

- Soberón, J. 2007. Grinnellian e Eltonian niches e geographic distributions of species. - *Ecology letters* 10: 1115–23.
- Soberón, J. 2010. Niche e area of distribution modeling: a population ecology perspective. - *Ecography* 33: 159–167.
- Taiz, L. e Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*. - Sinauer Associates.
- Thuiller, W. et al. 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. - *Ecography* 32: 1–5.
- Tôres, N. M. et al. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. - *Diversity e Distributions* 18: 615–627.
- Tylianakis, J. M. et al. 2008. Global change e species interactions in terrestrial ecosystems. - *Ecology Letters* 11: 1351–1363.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography e species interactions. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 366: 2336–2350.
- Wisz, M. S. et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions e realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. - *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 15–30.

Capítulo 1

Utilização de sistema de regressões simultâneas para estimar o efeito de exclusão competitiva sobre a distribuição de duas espécies de cupins de montículo do Cerrado brasileiro

Resumo

A utilização de sistemas de equações simultâneas nos quais as estimativas de uma equação refletem diretamente nas estimativas feitas pelas outras equações pode ser uma ferramenta útil para se estudar os efeitos das interações bióticas sobre a distribuição das espécies. Este tipo de técnica, embora muito usada em outras áreas, como a econometria ainda é pouco explorada em ecologia e biogeografia. Neste trabalho foi empregado um tipo de sistema de equações simultâneas, o modelo SUR (*Seemingly Unrelated Equation*) juntamente com um modelo linear generalizado (GLM) de equações independentes, para descrever a distribuição potencial de duas espécies de cupins de montículos no Cerrado brasileiro, *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii* cujas biologia, ecologia e história evolutiva apontam para um possível papel da competição como fator limitante da distribuição de ambas as espécies. A sobreposição da distribuição das duas espécies foi maior quando estimada pelo GLM que quando estimada pelo SUR ao passo que a acurácia do segundo modelo foi maior para *C. cumulans*, mas não foi diferente do GLM para *C. silvestrii* indicando que a primeira espécie tem sua distribuição limitada pela segunda enquanto que este efeito não é simétrico. Além disso, o padrão biogeográfico da subfamília Syntermitinae, da qual as duas espécies fazem parte, e a posição mais derivada de *C. silvestrii* em relação a *C. cumulans* tornam a competição uma explicação plausível para os limites da distribuição de ambas. Portanto, a nova técnica empregada para se estimar a distribuição de espécies que interagem entre si é promissora e estudos futuros são necessários para se determinar as vantagens e os limites de tal técnica.

1. Introdução

A distribuição potencial de duas espécies pode ser definida como todos os pontos no espaço geográfico onde as condições ambientais são favoráveis à persistência de suas populações (Soberón 2007). Ao longo de toda a distribuição potencial, a adequabilidade (uma estimativa do quanto às condições ambientais em cada ponto no espaço são favoráveis ao crescimento populacional) deve variar (Hutchinson 1957, Soberón 2007, Peterson *et al.* 2011, Sillero 2011) em função das mudanças espaciais das condições ambientais e tal variação pode ser estimada usando-se modelos estatísticos (Austin 2002, Thuiller *et al.* 2003, Rangel e Loyola 2012) nos quais variáveis ambientais abióticas relevantes são usadas como preditores, de acordo com as equações (simplificadas) abaixo:

$$S_i = \beta_i X_i + \varepsilon \quad \text{[equação 1]}$$

$$S_j = \beta_j X_j + \mu \quad \text{[equação 2]}$$

onde S representa a adequabilidade em cada ponto para as espécies i e j , e βX representam as variáveis abióticas relevantes X e seus respectivos coeficientes β para i e j . O erro de cada modelo é representado por ε e μ . Quanto maiores forem os valores de S , melhores serão as chances de sobrevivência e crescimento das espécies no local.

Se estas duas espécies forem tidas como organismos sésseis, pode-se assumir que elas dependem, dentre outros recursos, do espaço. Quando um propágulo de qualquer uma dessas espécies chega a um local desocupado irá se fixar e crescer até o máximo de tamanho possível dado suas restrições morfofisiológicas, ao padrão de ocupação do espaço adjacente e as restrições impostas por outras condições ambientais. Caso estes propágulos atinjam locais já ocupados não haverá fixação ou crescimento (Pielou 1962, MacArthur e Levins 1967, Begon *et al.* 2009). Para estas

duas espécies, o espaço ocupado por um indivíduo não está limitado apenas às suas dimensões corporais, podendo ser maior em função de mecanismos de defesa de território, como a produção e liberação de substâncias tóxicas no substrato. Nesse sistema, portanto, o espaço é um fator limitante da distribuição das espécies (Polizzi e Forschler 1998, Peng *et al.* 2004, Li *et al.* 2010, Pierik *et al.* 2012).

Considerando um cenário no qual a espécie *i* cresce mais rapidamente que a espécie *j*, esta diferença resulta em uma vantagem competitiva de *i* sobre *j*. Isso porque a primeira espécie tende a ocupar espaços vazios adjacentes ao ponto de fixação do propágulo mais rapidamente. Além disso, deve atingir a maturidade mais cedo, produzindo propágulos antes que *j*, aumentando suas chances de ocupação de espaços não adjacentes ao ponto de fixação (Begon *et al.* 2009).

Neste sistema, as condições abióticas ótimas que formam o nicho de cada espécie são, em média, diferentes, mas há sobreposição em condições subótimas. Dado que não existam barreiras geográficas que impeçam os propágulos de ambas as espécies atingirem os mesmos locais, a sobreposição do nicho resulta em sobreposição, no espaço geográfico, da distribuição potencial de cada espécie. Portanto, existem locais onde a adequabilidade para *i* é maior, locais onde a adequabilidade para *j* é maior e locais onde as condições ambientais são igualmente favoráveis (ou desfavoráveis) a ambas.

A capacidade de crescimento de cada espécie, além de ser limitada por características biológicas intrínsecas, é determinada também pelo ambiente, de modo que, quanto mais próximo das condições ambientais ótimas, maior será a taxa de crescimento. Assim, *j* pode ser competitivamente superior a *i* em locais onde a desigualdade $S_j > S_i$ for grande o suficiente para que as taxas de crescimento de *j* sejam maiores que as de *i*.

Desta forma, em áreas de sobreposição potencial, onde as adequabilidades

estimadas indicam que ambas as espécies poderiam sobreviver e suas populações crescerem, a presença inicial de uma espécie deve interferir na presença e no crescimento da outra, ou seja, quanto maior for a adequabilidade para i , menor será para j devido a competição pelo espaço (o inverso também ocorre, embora com menor magnitude devido a assimetria na capacidade competitiva das espécies). Neste caso, o erro μ da equação 2 está correlacionado com S_i da primeira. O mesmo acontece entre ε e S_j da equação 1, fazendo com que o erro das duas equações estejam diretamente correlacionados.

Quando duas equações estão relacionadas entre si por meio da correlação entre os erros, uma estimativa mais eficiente dos coeficientes que determinam o modelo pode ser obtida por meio da técnica de *Seemingly Unrelated Regression* (SUR) (Zellner 1962). Esta técnica consiste em estimar os erros das equações separadamente, como se fossem modelos independentes. Com os erros estimados, uma matriz de covariância entre eles é construída e empregada para estimar os parâmetros reais usando a técnica de quadrados mínimos generalizados (Zellner 1962).

Em uma regressão múltipla, os coeficientes são estimados de acordo com a seguinte fórmula: $\hat{B} = [X'X]^{-1}[X'Y]$, onde \hat{B} são os coeficientes, X é a matriz das variáveis preditoras e Y a variável resposta (Zar 2010). Mas no modelo SUR os parâmetros são estimados de acordo com a fórmula: $\hat{B} = [D'Q^{-1}D]^{-1}[D'Q^{-1}Y]$ onde D é a matriz de variáveis preditoras em todas as equações, Y é a matriz das variáveis respostas e Q é uma matriz de peso baseada na covariância entre os resíduos das equações que compõe o sistema e é definida como sendo igual a $\Sigma \otimes I_t$, o produto de Kronecker da matriz de covariância Σ entre os resíduos e uma matriz identidade $t \times t$, onde t é o número de observações em qualquer equação (t deve ser igual em todas) (Zellner 1962).

O sistema composto por espécies sésseis, potencialmente competidoras, cuja distribuição potencial de cada uma se sobrepõe, pode ser aplicado à relação entre *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii* (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae), duas espécies de cupins de montículos comuns no Cerrado brasileiro (Redford 1984, Costa *et al.* 2009). Cupins são insetos eusociais cuja estrutura populacional é definida pela divisão reprodutiva de trabalho na qual os organismos que compõe a colônia são agrupados em castas de acordo com suas características morfológicas e a função que desempenham (Thorne 1997, Queller e Strassmann 2002, Thorne *et al.* 2003, Roux e Korb 2004, Roisin 2006, Stevens *et al.* 2007, Schwander *et al.* 2010). A interdependência entre os componentes da colônia e as especializações morfológicas das diferentes castas, características da ordem Isoptera (Thorne 1997, Thorne *et al.* 2003, Powell 2009), motivaram a caracterização destes grupamentos de indivíduos como um superorganismo (Reeve e Hölldobler 2007, Gardner e Grafen 2009). Sendo assim, uma colônia de cupins, é funcionalmente equivalente a um animal sésil cuja influência se estende à área adjacente ao ninho.

Embora sejam detritívoros (Brauman *et al.* 2000, Donovan *et al.* 2001, Klass *et al.* 2008), e, portanto, não exercem controle sobre a produção de seu recurso alimentar, não competindo por ele, são animais territoriais que dependem do espaço para fixação e crescimento das colônias (Marins e DeSouza 2008, Li *et al.* 2010, Levings e Adams 2012, Jost *et al.* 2012). Vários estudos relataram, em pesquisas laboratoriais e de campo, comportamento agressivo intercolônias (tanto intraespecíficas quanto interespecíficas) (Polizzi e Forschler 1998, Arab e Costa-Leonardo 2005, Marins e DeSouza 2008, Li *et al.* 2010, Jost *et al.* 2012). Em estudos recentes, utilizando arenas de forrageio bidimensionais, foram verificadas invasões de operários de uma colônia em outra e a consequente exclusão da colônia invadida (Arab e Costa-Leonardo 2005, Marins e DeSouza 2008, Li *et al.* 2010, Jost *et al.* 2012). Estes resultados são

indicativos de que a competição é significativa para as espécies estudadas.

A distribuição espacial destas duas espécies é caracterizada por um padrão de substituição latitudinal no qual *C. silvestrii* ocorre predominantemente em latitudes mais baixas enquanto que *C. cumulans* ocorre nas mais elevadas, sobrepondo-se em algumas áreas (Constantino 2002). Os ninhos de ambas as espécies são encontrados apenas em áreas abertas (campos naturais, áreas em regeneração e pastagens; (Emerson 1952, Negret e Redford 1982, Constantino 2002, Cunha *et al.* 2006, Carrijo *et al.* 2008, Costa *et al.* 2009, Rückamp *et al.* 2009, 2012), embora operários forrageando em áreas florestais sejam comuns, o que evidencia a importância da disponibilidade do espaço na ocorrência das espécies (Constantino 2002).

Os ninhos destas espécies são marcadamente diferentes sendo que *C. cumulans* constrói estruturas mais volumosas (geralmente com a altura maior que a largura) que as de *C. silvestrii* (que constroem ninhos mais largos que altos; Negret e Redford 1982, Redford 1984, Costa *et al.* 2009, Rückamp *et al.* 2009, 2012, Cosarinsky 2011). Além disso, os ninhos de *C. cumulans* apresentam duas porções distintas, uma interna, a colmeia ou habitáculo e uma externa, o muro (Cosarinsky 2011), enquanto que ninhos de *C. silvestrii* não apresentam divisões internas. Ninhos maiores demandam, conseqüentemente, mais tempo para serem construídos fazendo com que as colônias de *C. cumulans* fundadas no mesmo tempo que colônias *C. silvestrii* atinjam a maturidade mais tardiamente, resultando em uma produção posterior de alados fundadores de novas colônias, diminuindo, assim, sua taxa de colonização de novos pontos. Em contrapartida, colônias maiores defendem territórios proporcionalmente maiores e apresentam maior sobrevivência (Redford 1984).

Considerando então as diferenças e semelhanças biológicas entre as duas espécies e a possível interação competitiva entre elas, o presente capítulo tem como objetivos 1) avaliar a capacidade dos modelos do tipo SUR em prever com mais

acurácia a área de sobreposição na distribuição das duas espécies de cupins potencialmente competidoras e 2) testar a hipótese de que há assimetria na interação entre as distribuições potenciais de *C. silvestrii* e *C. cumulans*.

2. Metodologia

2.1. Dados de ocorrência das espécies de cupins

Os pontos de ocorrência das duas espécies de cupins foram obtidos a partir de dados publicados na literatura e da coleção de Isoptera da Universidade Federal de Goiás (veja apêndice A1 para lista completa). As referências foram verificadas quanto à disponibilidade de coordenadas geográficas. Quando não estavam presentes, as ocorrências foram determinadas pela descrição do local de coleta (em muitos casos, além do nome do município, foram citados, por exemplo, os nomes das fazendas, das áreas de preservação, das rodovias ou campi das universidades onde as coletas foram feitas). As referências nas quais nenhuma dessas informações estava disponível foram descartadas.

2.2. Variáveis ambientais

Foram utilizadas, para modelar a distribuição potencial dos cupins um conjunto de variáveis bioclimáticas (temperatura média anual, sazonalidade da temperatura, temperatura no mês mais frio, temperatura no trimestre mais seco, precipitação anual, precipitação no mês mais úmido e sazonalidade na precipitação) e duas variáveis geomorfológicas (elevação, inclinação) (Hijmans *et al.* 2005). Estas variáveis foram selecionadas, pois, de acordo com a biologia dos insetos estudados, devem exercer papel chave em suas dinâmicas populacionais. Os ciclos reprodutivos destes cupins de montículos estão fortemente associados à sazonalidade da temperatura e precipitação (Mill 1983, Martius 2003); já em áreas com temperaturas muito baixas, pelo fato dos cupins serem animais heterotérmicos, isto pode limitar a atividade e conseqüentemente

a distribuição das espécies.

A precipitação (média anual e média no trimestre mais quente) define a disponibilidade de água no ambiente e, associada à inclinação, pode determinar a saturação hídrica do terreno. Como estes cupins constroem ninhos terrícolas e se deslocam durante o forrageio, principalmente por galerias subterrâneas, solos saturados ou pouco drenados não são adequados. Além disso, ainda em consequência dos ninhos terrícolas, áreas muito inclinadas não são adequadas para a fixação da colônia.

2.3. Modelos de distribuição

Juntamente aos pontos de ocorrências de cada espécie, foi selecionado aleatoriamente um conjunto de pseudo-ausências equivalente ao número de presenças mais 50%. Este procedimento foi repetido 10 vezes, resultando em 10 conjuntos de dados de presença e pseudo-ausência (PPAs). Cada PPA foi dividido aleatoriamente em 10 subconjuntos de dados para treino (70% dos pontos do PPA correspondente) e 10 subconjuntos de dados para teste (30% dos pontos do PPA correspondente), gerando, no final, 100 conjuntos de dados para treino (PPATrs) e 100 conjunto de dados para teste (PPATes) para cada espécie. Para cada PPATr, um modelo linear generalizado (*GLM*, do inglês, *generalized linear model*; Austin 2002, Thuiller *et al.* 2003), com função de ligação *logit* e família de erros binomial, foi ajustado usando-se o procedimento *stepwise*, cujo critério de comparação entre modelos foi o AICc, e a combinação de variáveis mais complexa permitida foi um polinômio de segundo ordem. A acurácia de cada modelo selecionado foi estimada através da área sob a curva (AUC) operacional característica do receptor (ou curva ROC), usando como referência o respectivo PPATe.

Cada resultado foi extrapolado para o conjunto total de pontos, gerando 100 mapas de adequabilidade para todo território brasileiro. Estes mapas foram

transformados a fim de se obter valores binários de presença e ausência, usando como critério de corte o valor de adequabilidade que mais se aproximou da acurácia máxima possível, estimada pelo AUC. Os mapas binários foram somados e o resultado transformados novamente (nas células cujos valores foram menores que 50 foram consideradas como ausências e as restantes consideradas como presença). A partir dos dois mapas binários finais a sobreposição da distribuição potencial das espécies foi determinada.

2.4. Modelo de regressão simultânea

Um sistema de modelos não lineares *SUR* foi ajustado para cada combinação de PPATr de *C. cumulans* e PPATr de *C. silvestrii*. Nestes modelos foram usados como variável resposta a adequabilidade estimada pelo *GLM* correspondente (transformada usando-se a função *logit*) e como preditores as variáveis bioclimáticas (e suas interações) selecionadas durante o procedimento *stepwise* (descrito acima). Como os modelos não são lineares, foi utilizada uma técnica de minimização não linear (*nlm*) para se estimar os coeficiente iniciais de cada regressão (primeira etapa do modelo *SUR*) e para se estimar os coeficientes das regressões, considerando a estrutura de correlação entre os resíduos (segunda etapa do modelo *SUR*). Tais técnicas de minimização utilizam algoritmos iterativos que dependem de valores iniciais para os parâmetros a serem estimados. Neste caso, foram utilizados como valores iniciais aqueles estimados pelos *GLMs*. Para se medir a acurácia de cada modelo e para a confecção dos mapas extrapolados (das adequabilidades, binários e da sobreposição) foram empregados os mesmos métodos descritos para os *GLMs*. As análises foram implementadas com o uso do pacote *Systemfit* (Henningesen e Hamann 2007) do programa R (R Development Core Team 2011)

3. Resultados e Discussão

As adequabilidades estimadas pelos diferentes modelos não apresentaram grande diferenças, embora haja uma aparente diminuição em todo o mapa pra *C. silvestrii* (o GLM estimou 22880 células com adequabilidade maior que 0,5 enquanto foram estimadas 3568 células nas quais a adequabilidade foi maior que 0,5 pelo modelo SUR) e uma ligeira diminuição no centro da distribuição de *C. cumulans* (o GLM estimou 49678 células com adequabilidade maior que 0,5 enquanto foram estimadas pelo modelo SUR 37283 células com nas quais a adequabilidade foi maior que 0,5) (Figura 1).

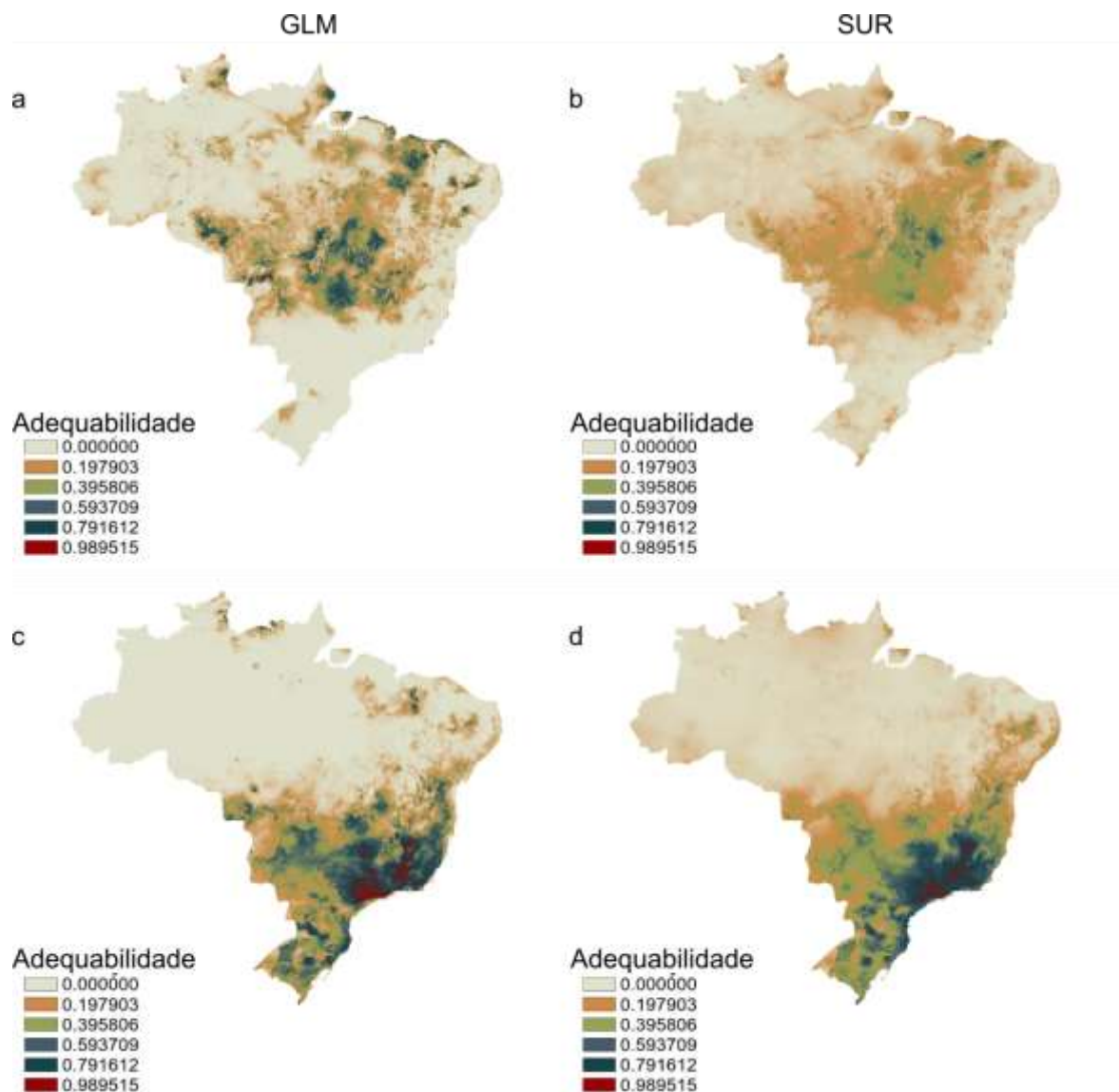


Figura 1. Mapas de adequabilidades de *Cornitermes silvestrii* (a e b) e *Cornitermes cumulans* (c e d), gerados pelos modelos GLM (a e c) e SUR (b e d).

O GLM estimou uma área de sobreposição das duas espécies maior (8612 células a mais) que aquela observada através dos pontos de ocorrências (Figura 2).

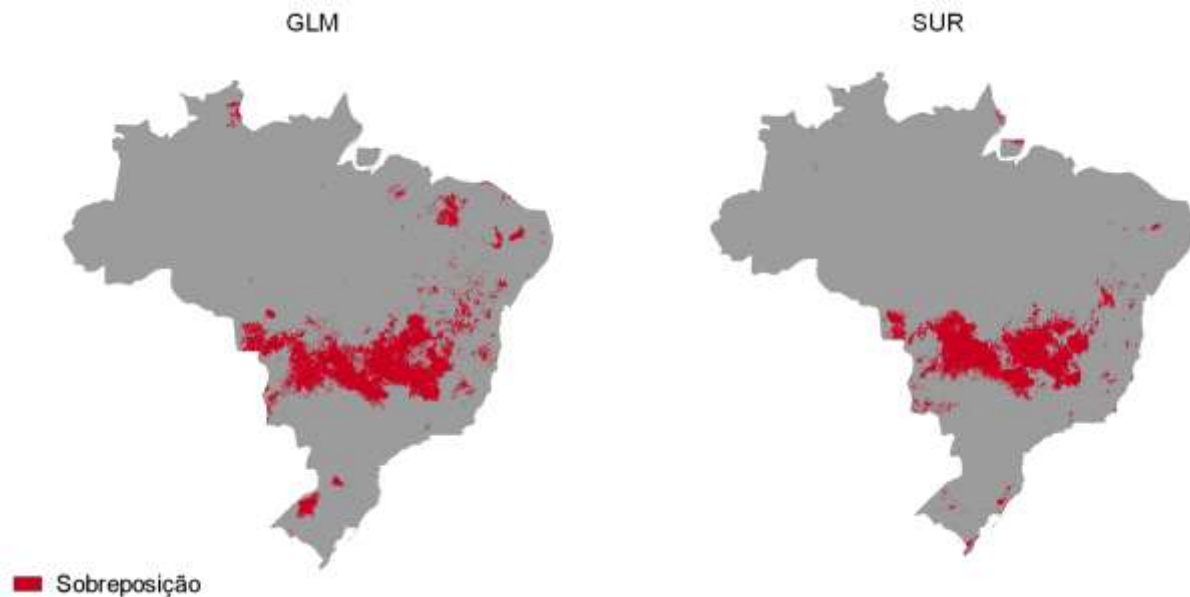


Figura 2. Mapas das sobreposições das distribuições potenciais truncadas de *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii*. A área em vermelho representa a sobreposição estimada pelo modelo SUR (a) e GLM (b) e o polígono representa a sobreposição observada através dos pontos de ocorrências.

Esta observação pode emergir através de três mecanismos distintos: i) entre algumas espécies, as diferenças significativas quanto à capacidade de dispersão, se deve a existência de uma barreira geográfica que limita a dispersão de uma espécie, mas não limita a dispersão de outra (Figura 3b e 3c), isto, no entanto, não ocorre entre *C. cumulans* e *C. silvestrii*, pois os alados, indivíduos responsáveis pela dispersão da espécie, não são morfologicamente distintos, apresentando assim, capacidade de dispersão semelhante (Emerson 1952); ii) restrição à dispersão em função do tempo desde a origem das espécies, ou seja, não houve tempo suficiente para que as espécies se dispersassem para todos os pontos em $(B \cap A)$ (Figura 3e), portanto, suas distribuições atuais estão em expansão; e iii) interação competitiva limita a área de sobreposição para os locais onde a adequabilidade é baixa o suficiente para equilibrar a competição, tornando igualmente provável a presença de ambas as

espécies (Figura 3f) e, conseqüentemente, qualquer ponto em $\hat{A}_C^* \cap \hat{A}_S^*$ além da região de sobreposição observada pelas ocorrências equivale a $B \notin (A \cap B)$, ou seja, uma região de sorvedouro pois as interações não são favoráveis para a manutenção do crescimento populacional.

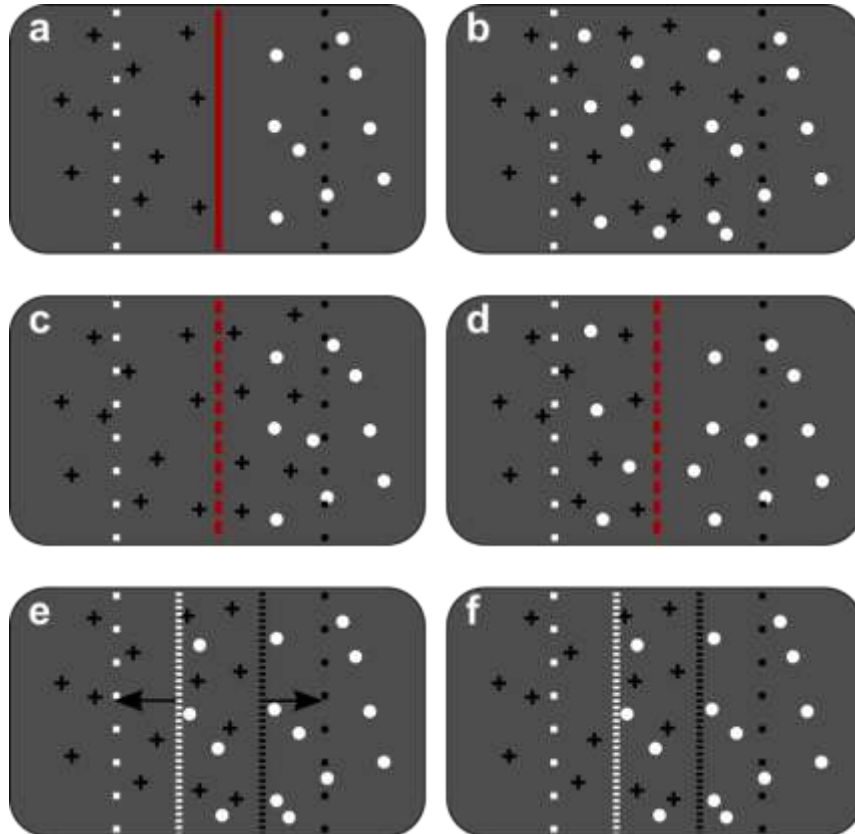


Figura 3. Representação dos possíveis mecanismos que podem gerar a diferença no padrão de sobreposição estimadas pelos modelos SUR e GLM: a) a distribuição de ambas as espécies (cruzes e círculos) está limitada pela barreira em vermelho (as linhas pontilhadas representam os limites impostos pelo nicho); b) não há barreiras e portanto, as espécies estão distribuídas em toda a área adequada; c e d) a barreira limita apenas a distribuição de uma das espécies; e) não existe barreira porém, devido às taxas de dispersão, as espécies ainda não tiveram tempo para ocuparem todas as áreas adequadas (as setas indicam expansão da distribuição e as linhas pontilhadas internas indicam os limites atuais das distribuições); f) não há barreiras mas a distribuição das espécies não está expandindo em função da interação competitiva entre ambas (as linhas pontilhadas internas representam os limites atuais da distribuição das espécies).

Os padrões resultantes dos processos ii e iii, são os mesmos e por isso é difícil determinar a causa exata, porém, de acordo com Anderson *et al.* (2002), quando as espécies estão ausentes de locais climaticamente adequados em regiões contíguas à suas distribuições observadas, porém ocupadas por outra espécie potencialmente competidora, é mais provável que o mecanismo subjacente limitando a distribuição seja a competição. Wiens (2011) argumenta que a verificação desta inferência necessita da

observação da distribuição espacial de outros táxons relacionados com o grupo de estudo. Segundo o autor, um padrão mais apelativo a favor da exclusão competitiva é a presença de extensa sobreposição das distribuições entre as espécies do mesmo clado daquelas estudadas, indicando ampla dispersão do grupo.

Este padrão é observado para o gênero *Cornitermes* que é amplamente distribuído em toda a região neotropical (Emerson 1952, Krishna *et al.* 2013). Várias espécies pertencentes à subfamília Syntermitinae, ocorrem em simpatria tanto com *C. silvestrii* e quanto com *C. cumulans* como: *Silvestritermes euamignathus* (Rocha *et al.* 2012), *Labiotermes orthocephalus*, *Labiotermes orthocephalus*, *Labiotermes longilabius*, *Labiotermes emersoni* (Constantino *et al.* 2006), *Cornitermes bequaerti* e *Procornitermes araujoi* (Negret e Redford 1982, Krishna *et al.* 2013).

Mas, tanto Anderson *et al.* (2002) quanto Wiens (2011) apontam para a necessidade de experimentos para demonstrar a ocorrência de interações competitivas entre as espécies antes de atribuir à competição o padrão de distribuição espacial. Marins e DeSouza (2008) mostraram que operários de *C. cumulans* de uma colônia respondem mais agressivamente à presença de operários da mesma espécie, porém, de outras colônias, ao serem submetidos a estresse. O padrão de agressividade intercolônias dessa espécie não variou em função da distância entre os ninhos dos quais os insetos foram amostrados e que se encontravam no local da coleta. Embora não sejam conclusivos em relação à competição, estes resultados indicam que estes cupins são capazes de reconhecer organismos de colônias diferentes e uma das implicações desta habilidade é a pronta resposta à invasão territorial por organismos provenientes de outros ninhos.

A acurácia dos modelos *SUR* e *GLM* variaram entre as espécies sendo que para *C. cumulans* o *SUR* apresentou maior acurácia e previu melhor os pontos de ocorrência enquanto que para *C. silvestrii* não houve diferenças entre *SUR* e *GLM*

(Tabela 1). Este resultado indica que a relação entre as duas espécies não é simétrica e a distribuição de *C. cumulans* é mais limitada pela adição da correlação entre os resíduos das distribuições que *C. silvestrii*, o que era esperado em função do crescimento mais rápido das colônias de *C. silvestrii*.

Tabela 1 Acurácia dos modelos medidas como a área sob a curva ROC, especificidade (número de ausências corretamente estimadas) e sensibilidade (número de presenças corretamente estimadas). IC é o intervalo de confiança de cada estatística, onde (I) indica o limite inferior e (S) o limite superior.

Espécie	Modelo	AUC			Especificidade			Sensibilidade		
		Média	IC (I)	IC (S)	Média	IC (I)	IC (S)	Média	IC (I)	IC (S)
<i>C. silvestrii</i>	SUR	81.752	80.980	82.523	74.693	73.212	76.174	82.737	80.856	84.619
	GLM	82.252	81.586	82.919	72.750	71.125	74.376	84.137	82.349	85.925
<i>C. cumulans</i>	SUR	87.698	87.126	88.270	72.718	71.277	74.159	91.505	90.427	92.584
	GLM	86.525	86.002	87.047	74.153	72.800	75.506	88.883	87.599	90.167

Além disso, poderíamos esperar que, caso a dispersão seja o fator limitante e as duas espécies apresentam capacidade de dispersão semelhantes, a história evolutiva deve determinar qual espécie apresenta menor distribuição. Aquela mais recente, por ter tido menos tempo para se dispersar, deve apresentar menor proporção da sua distribuição potencial realizada (Paul *et al.* 2009). No caso das duas espécies analisadas neste trabalho, *C. cumulans* tem sua distribuição mais restrita que a de *C. silvestrii*, portanto, se ambas apresentam a mesma capacidade de dispersão e o único fator limitante é o movimento das espécies, *C. silvestrii* deve ser filogeneticamente mais basal que *C. cumulans*, porém, uma análise filogenética preliminar da subfamília Syntermitinae aponta para o contrário, ou seja, *C. cumulans* é mais basal (Rocha e Canello 2013). Assim, os resultados deste trabalho e a biologia das espécies apontam para a competição como um dos fatores determinantes da distribuição geográfica das duas espécies de cupins estudadas.

4. Considerações finais

A utilização dos sistemas de equações simultâneas, como o modelo SUR, pode trazer a tona padrões que antes estavam mascarados por estimativas menos eficientes

dos coeficientes das relações entre clima e distribuição o que faz desse campo de pesquisa algo promissor, principalmente quando se visa responder questões a cerca dos efeitos das interações biológicas sobre a distribuição dos organismos. Além disso, de acordo com Wisz *et al.* (2013) estas técnicas ainda não foram aplicadas no arcabouço da modelagem de distribuição e modelagem de nicho, aumento ainda mais o valor destas análises. Fica evidente também que o padrão de distribuição entre as duas espécies se deve, em parte, à exclusão competitiva, reforçando ainda mais a ideia de que interações podem determinar parte da distribuição das espécies e que seus efeitos são espacialmente estruturados, estando concentrados em algumas regiões específicas da distribuição dos organismos.

5. Referências Bibliográficas

- Anderson, R. P. *et al.* 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. - *Global Ecology e Biogeography* 11: 131–141.
- Arab, A. e Costa-Leonardo, A. M. 2005. Effect of biotic e abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* e *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). - *Behavioural Processes* 70: 32–40.
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory e statistical modelling. - *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Begon, M. *et al.* 2009. *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (Google eBook). - John Wiley & Sons.
- Brauman, A. *et al.* 2000. Soil-feeding termites: biology, microbial associations e digestive mechanisms. - In: Abe, T. *et al.* (eds), *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publishers, pp. 233–259.
- Carrijo, T. F. *et al.* 2008. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). - *Journal of Insect Conservation* 13: 575–581.
- Constantino, R. 2002. The pest termites of South America: taxonomy, distribution e status. - *Journal of Applied Entomology* 126: 355–365.
- Constantino, R. *et al.* 2006. A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren e *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). - *Zootaxa* 1340: 1–44.

- Cosarinsky, M. I. 2011. The nest growth of the neotropical mound-building termite, *Cornitermes cumulans*: a micromorphological analysis. - *Journal of Insect Science* 11: 1–14.
- Costa, D. A. *et al.* 2009. Inquilines e Invertebrate Fauna Associated With Termite Nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. - *Sociobiology* 53: 443–454.
- Cunha, H. F. *et al.* 2006. Termite (Isoptera) assemblages in some regions of the Goiás State, Brazil. - *Sociobiology* 47: 505–517.
- Donovan, S. E. *et al.* 2001. Gut content analysis e a new feeding group classification of termites. - *Ecological Entomology* 26: 356–366.
- Emerson, A. E. 1952. The Neotropical Genera *Procornitermes* e *Cornitermes* (Isoptera). - *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 475–540.
- Gardner, a e Grafen, a 2009. Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation. - *Journal of evolutionary biology* 22: 659–71.
- Henningesen, A. e Hamann, J. D. 2007. systemfit: A Package for Estimating Systems of Simultaneous Equations in R. - *Journal Of Statistical Software* 23: 1–40.
- Hijmans, R. J. *et al.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. - *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. (LA Real e JH Brown, Eds.). - *Amino Acids* 42: 1077–82.
- Jost, C. *et al.* 2012. A comparative tunnelling network approach to assess interspecific competition effects in termites. - *Insectes Sociaux* 59: 369–379.
- Klass, K.-D. *et al.* 2008. Wood-feeding cockroaches as models for termite evolution (Insecta: Dictyoptera): *Cryptocercus* vs. *Parasphaeria boleiriana*. - *Molecular phylogenetics e evolution* 46: 809–17.
- Krishna, K. *et al.* 2013. Treatise on the Isoptera of the World. - *Bulletin American Museum of Natural History* in press.
- Levings, S. C. e Adams, E. S. 2012. Intra- e interspecific territoriality in nasutitermes (Isoptera : Termitidae) in a panamanian mangrove forest. 53: 705–714.
- Li, H.-F. *et al.* 2010. Interspecific competition e territory defense mechanisms of *Coptotermes formosanus* e *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). - *Environmental entomology* 39: 1601–7.
- MacArthur, R. e Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, e divergence of coexisting species. - *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Marins, A. e DeSouza, O. 2008. Nestmate Recognition in *Cornitermes cumulans* termites (Insecta: Isoptera). - *Sociobiology* 51: 1–10.

- Martius, C. 2003. Rainfall e air humidity: non-linear relationship with termite swarming in Amazonia. - *Amazoniana* 13: 387–397.
- Mill, A. E. 1983. Observations on Brazilian termite alate swarms e some struture used in the dispersal of reproductives (Isoptera: Termitidae). - *Journal of Natural History* 17: 309–320.
- Negret, H. R. C. e Redford, K. H. 1982. The biology of nine termite species (isoptera: termitidae) from the cerrado of central Brazil. - *Psyche* 89: 81–106.
- Paul, J. R. *et al.* 2009. Evolutionary time for dispersal limits the extent but not the occupancy of species' potential ranges in the tropical plant genus *Psychotria* (Rubiaceae). - *The American naturalist* 173: 188–199.
- Peng, S. L. *et al.* 2004. Is allelopathy a driving force in forest succession? - *Allelopathy Journal* 14: 197–204.
- Peterson, A. T. *et al.* 2011. *Ecological Niches e Geographic Distributions* (SA Levin e HS Horn, Eds.). - Princeton University Press.
- Pielou, E. C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. - *Journal of Ecology* 50: 357–367.
- Pierik, R. *et al.* 2012. Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection e response strategies (D Robinson, Ed.). - *Functional Ecology* in press.
- Polizzi, J. M. e Forschler, B. T. 1998. Intra- e interspecific agonism in *Reticulitermes flavipes* (Kollar) e *R. virginicus* (Banks) e effects of arena e group size in laboratory assays. - *Insectes Sociaux* 45: 43–49.
- Powell, S. 2009. How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance e fitness in a superorganism. - *Journal of evolutionary biology* 22: 1004–1013.
- Queller, D. C. e Strassmann, J. E. 2002. The many selves of social insects. - *Science* 296: 311–3.
- R Development Core Team, R. 2011. *R: A Language e Environment for Statistical Computing* (RDC Team, Ed.). - R Foundation for Statistical Computing 1: 409.
- Rangel, T. e Loyola, R. 2012. Labeling Ecological Niche Models. - *Natureza & Conservação* 10: 119–126.
- Redford, K. H. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) e their role in determining a potential keystone species. - *Biotropica* 16: 112–119.
- Reeve, H. K. e Hölldobler, B. 2007. The emergence of a superorganism through intergroup competition. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 9736–40.

- Rocha, M. M. e Canello, E. M. 2013. Análise cladística do gênero *Cornitermes* (Syntermitinae, Isoptera) e inferências biogeográficas. - I Workshop sobre Insetos Sociais (Seção Brasília - IUSI): 79.
- Rocha, M. M. *et al.* 2012. Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) e phylogeny of the Syntermitinae. - *Systematic Entomology* 37: 793–827.
- Roisin, Y. 2006. Life history , life types e caste evolution in termites (VE Kipyatkov, Ed.). - *Ecology*: 85–95.
- Roux, E. a e Korb, J. 2004. Evolution of eusociality e the soldier caste in termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. - *Journal of evolutionary biology* 17: 869–75.
- Rückamp, D. *et al.* 2009. Carbon e nutrient leaching from termite mounds inhabited by primary e secondary termites. - *Applied Soil Ecology* 43: 159–162.
- Rückamp, D. *et al.* 2012. Soil genesis e heterogeneity of phosphorus forms e carbon below mounds inhabited by primary e secondary termites. - *Geoderma* 170: 239–250.
- Schwander, T. *et al.* 2010. Nature versus nurture in social insect caste differentiation. - *Trends in ecology & evolution* 25: 275–82.
- Sillero, N. 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. - *Ecological Modelling* 222: 1343–1346.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian e Eltonian niches e geographic distributions of species. - *Ecology letters* 10: 1115–23.
- Stevens, M. I. *et al.* 2007. Evolution of sociality by natural selection on variances in reproductive fitness: evidence from a social bee. - *BMC evolutionary biology* 7: 153.
- Thorne, B. L. 1997. Evolution of eusociality in termites. - *Annual Review of Ecology e Systematics* 28: 27–54.
- Thorne, B. L. *et al.* 2003a. Evolution of eusociality e the soldier caste in termites: influence of intraspecific competition e accelerated inheritance. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 12808–12813.
- Thorne, B. L. *et al.* 2003b. Evolution of eusociality e the soldier caste in termites: influence of intraspecific competition e accelerated inheritance. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 12808–13.
- Thuiller, W. *et al.* 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. - *Journal of Vegetation Science* 14: 669–680.

- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography e species interactions. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences 366: 2336–2350.
- Wisz, M. S. *et al.* 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions e realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. - Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society 88: 15–30.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. - Prentice-Hall/Pearson.
- Zellner, A. 1962. An Efficient Method of Estimating Seemingly Unrelated Regressions e Tests for Aggregation Bias. - Journal of the American Statistical Association 57: 348–368.

Capítulo 2

**Efeitos da interação inseto-planta sobre a distribuição atual e futura de
Utetheisa ornatrix (Lepidoptera, Arctiidae)**

Resumo

Utetheisa ornatrix é uma espécie de mariposa cujo sucesso do ciclo reprodutivo depende de alcaloides sequestrados, ainda no estágio larval, das plantas hospedeiras do gênero *Crotalaria*. O presente trabalho investigou os possíveis efeitos da distribuição potencial da planta hospedeira sobre a distribuição potencial do inseto, tanto considerando o clima atual quanto em cenários de mudanças climáticas. Mostrou também, que o clima é o principal fator limitante da distribuição do inseto embora sua importância diminua à medida que se aproxima das bordas da distribuição da mariposa. No entanto, a resposta tanto da planta quanto do hospedeiro às possíveis mudanças climáticas globais são mais semelhantes entre si do que o esperado ao acaso. Considerando que são organismos de reinos diferentes, portanto apresentam processos ecofisiológicos distintos, e considerando também a dependência da mariposa em relação à planta, o padrão que se observa possivelmente é fruto de um processo seletivo que resultou em tolerâncias ambientais do inseto mais semelhantes às da planta hospedeira.

1. Introdução

A mariposa *Utetheisa ornatrix* (Linnaeus, 1758) da família Arctiidae, sequestra, durante o estágio larval, compostos alcaloides pirrolizidínicos (APs) tóxicos e de gosto acentuadamente amargo dos botões florais, sementes e folhas das plantas hospedeiras (*Crotalaria* spp. da família Fabaceae) (Eisner e Meinwald 1995, González *et al.* 1999, Bezzerides *et al.* 2004, Ferro *et al.* 2006). Os compostos são mantidos no organismo do animal ao longo de todo o seu ciclo de vida podendo ser, eventualmente, alocados parcialmente nos ovos por ambos os adultos. Os machos doam parte de seu conteúdo de alcaloides para as fêmeas juntamente com os espermátóforos durante a cópula. A fêmea por sua vez, repassa aos ovos parte dos APs que recebeu do macho e parte de seu próprio conteúdo obtido durante o estágio larval (Eisner e Meinwald 1995, González *et al.* 1999, Bezzerides *et al.* 2004).

A contribuição de ambos os sexos para a defesa dos ovos é fundamental. Em experimentos realizados por Bezzerides *et al.* (2004), os ovos que receberam alcaloides de ambos os genitores foram significativamente mais rejeitados por formigas, joaninhas e himenópteros parasitas. As fêmeas dessa espécie são promíscuas e acumulam alcaloides doados por diversos machos ao longo da vida. A porção destes compostos que não foi alocada nos seus ovos funciona como mecanismo de proteção para o adulto contra possíveis predadores (González *et al.* 1999).

Os machos são selecionados pelas fêmeas por meio de sinais químicos, feromônios, produzidos por eles. Estes feromônios sexuais são derivados dos APs acumulados durante seu estágio larval. Quanto mais feromônio produzido pelo macho, mais atraente, para as fêmeas, ele se torna, e a quantidade de feromônio é diretamente proporcional ao seu conteúdo de alcaloides (Eisner e Meinwald 1995).

Portanto, a distribuição potencial de *U. ornatrix*, $A \cap B$, do diagrama BAM (Figura 1) (Soberón 2007, 2010, Peterson e Soberón 2012), deve depender, em grande parte, da distribuição de *Crotalaria* spp, resultando em uma grande área de sobreposição de ambas as distribuições. Esta área de sobreposição não deve corresponder, no entanto, à totalidade da distribuição de cada espécie (Heikkinen *et al.* 2007, Wisz *et al.* 2013) porque elas apresentam repostas fisiológicas distintas às condições ambientais abióticas. A disponibilidade de água e a temperatura são fatores limitantes para ambos, no entanto, para as plantas, as respostas a essas condições são alteradas por variáveis edáficas como profundidade, granulosidade, conteúdo orgânico e conteúdo mineral do solo, pois determinam a disponibilidade de água para as raízes, por exemplo (Taiz e Zeiger, 2010). Além disso, *U. ornatrix* pode utilizar outras espécies de plantas como hospedeiras para suas larvas (embora *Crotalaria* spp. sejam mais importantes pelo motivos apresentados acima), das quais nem sempre é possível sequestrar algum tipo de AP (Ferro *et al.* 2006).

As respostas fisiológicas diferentes de plantas e insetos geram outra consequência sobre a distribuição de *U. ornatrix*: em caso de mudanças climáticas é mais provável que a congruência entre a distribuição destas espécies diminua ainda mais (Pearson e Dawson 2003, Braschler e Hill 2007, Van der Putten *et al.* 2010, Schweiger *et al.* 2012), por exemplo, os locais recentemente colonizados por uma espécie de borboleta encontrada na Grã-Bretanha, a *Polygonia c-album*, cuja distribuição real tem expandido em direção ao norte da ilha em função de mudanças climáticas, não apresentam o hospedeiro principal ou, quando este está presente, sua densidade é mais baixa que nas áreas centrais da distribuição do inseto. Mesmo na ausência do hospedeiro principal, porém, as novas populações de *P. c-album* persistem explorando duas novas espécies vegetais. As taxas de sobrevivência da borboleta, explorando novos hospedeiros, foram maiores. Estes resultados podem

indicar que os novos hospedeiros são, na verdade, os hospedeiros ideais e que antes da expansão da distribuição de *P. c-album*, ela estava confinada, por fatores climáticos, a áreas onde estavam disponíveis apenas hospedeiros subótimos (Braschler e Hill 2007), ou seja, os limites da distribuição deste inseto são definidos pelo clima, porém a variação na abundância se deve, provavelmente, às interações.

Tendo em vista a importância biológica de *Crotalaria* spp. para o sucesso reprodutivo e sobrevivência de *U. ornatix* e os efeitos das potenciais mudanças alterações climáticas sobre a distribuição de cada espécie, o presente capítulo tem como objetivos: 1) Estimar a importância da interação entre *U. ornatix* e *Crotalaria* spp. na distribuição potencial do inseto – a interação é estimada indiretamente através da distribuição da planta hospedeira; 2) Estimar as áreas onde a interação deve ser mais importante (espera-se, neste caso, que nas áreas onde a adequabilidade predita pelo clima for menor, a interação se torne mais importante); 3) Estimar, em função de mudanças climáticas, a distribuição potencial do inseto usando-se o clima e o clima e a interação entre planta e inseto; 4) Discutir as diferenças entre as predições baseadas apenas em função do clima e em função do clima e interação.

2. Metodologia

2.1. Dados de ocorrência das espécies

2.1.1. Dados de ocorrência de *Utetheisa ornatix* e *Crotalaria maypurensis*

Foram usados 87 registros da mariposa obtidos a partir de espécimes em coleções entomológicas no Brasil e da literatura (Figura 1b; veja para detalhes dos pontos de ocorrências Diniz-Filho *et al.* 2010). Foram utilizados 1124 registros de *Crotalaria maypurensis*, levantados nas bases de dados eletrônicas: *Global Biodiversity Information Facility* database (GBIF, <http://www.gbif.org/>) e *SpeciesLink* (<http://splink.cria.org.br>) (Figura 1a). Outras três espécies de *Crotalaria* também podem

ser usadas como plantas hospedeiras por *U. ornatrix*, porém os pontos de ocorrências destas espécies são pouco documentados e portanto foram excluídos das análises.

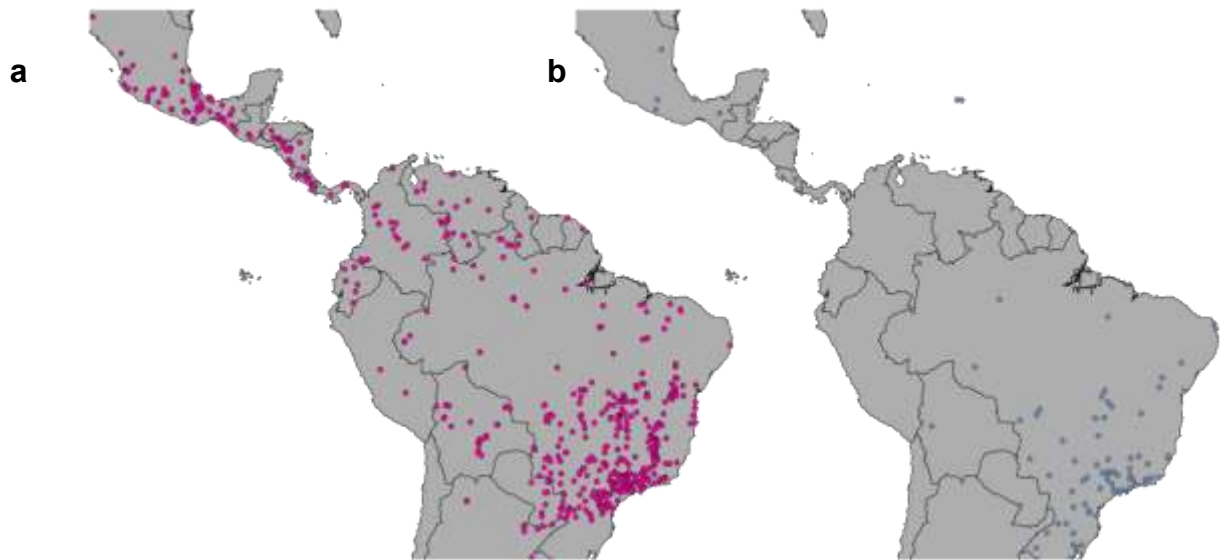


Figura 1. Pontos de ocorrência de *Crotalaria maypurensis* (a) e *Utetheisa ornatrix* (b) utilizados neste estudo

2.2. Modelagem de distribuição potencial

Para se modelar a distribuição potencial de *C. maypurensis* e *U. ornatrix* foram utilizadas quatro variáveis bioclimáticas: sazonalidade na temperatura, temperatura no mês mais quente, precipitação no mês mais seco e sazonalidade da precipitação. Foram elaborados quatro conjuntos de modelos divididos de acordo com a espécie modelada e o tipo de variável utilizada para tal fim (tabela 1). Os códigos MCP, MP e MC presentes na tabela 1 representam a distribuição potencial da mariposa em função do clima e da planta, distribuição potencial da mariposa em função da planta e a distribuição potencial da mariposa em função do clima. PC representa a distribuição potencial da planta em função do clima.

Tabela 1. Tipos de modelos de distribuição potencial de *Utetheisa ornatrix* e *Crotalaria maypurensis* e as respectivas regiões correspondentes no diagrama BAM.

Espécie modelada	Tipo de preditor	Região no diagrama BAM	Código
<i>Utetheisa ornatrix</i>	Clima	\hat{A}^*	MC
<i>Utetheisa ornatrix</i>	Interação	B^*	MP
<i>Utetheisa ornatrix</i>	Clima + interação	$\hat{A}^* \cap B^*$	MCP
<i>Crotalaria maypurensis</i>	Clima	\hat{A}^*	PC

Cada conjunto de modelos é composto pelas estimativas obtidas por meio de sete algoritmos diferentes, Redes neurais artificiais (ANN; Segurado e Araújo 2004), Análise de árvores de classificação (CTA, Thuiller *et al.* 2003, Segurado e Araújo 2004), Análise de discriminante flexível (FDA), Modelos aditivos generalizados (GAM; Leathwick e Austin 2001, Guisan *et al.* 2002, Leathwick *et al.* 2006), Modelos de *boosting* generalizados (GBM; Elith *et al.* 2006). Modelos lineares generalizados (GLM; Austin 2002, Thuiller *et al.* 2003), Regressão multivariada via *spline* adaptativa (MARS; Leathwick *et al.* 2006, Elith *et al.* 2006). As análises foram feitas usando o pacote BIOMOD (Thuiller *et al.* 2009) do software R (R Development Core Team 2011)

Cada algoritmo varia quanto aos mecanismos pelos quais buscam descrever os dados (Elith *et al.* 2006, Elith e Leathwick 2009, Rangel e Loyola 2012) e, portanto, agregam mais informação aos resultados. No entanto, erros inerentes aos dados de distribuição, aos dados ambientais e aos próprios algoritmos aumentam as incertezas a respeito das previsões (Araújo e New 2007, Diniz-Filho *et al.* 2010, Rangel e Loyola 2012). Uma forma de minimizar estas incertezas é por meio da utilização da técnica de projeção combinada (do inglês, *ensemble forecasting*) (Araújo e New 2007). Esta técnica consiste em combinar as adequabilidades estimadas pelos diferentes algoritmos (usando, por exemplo, a média aritmética ou a média ponderada pela acurácia de cada estimativa). As projeções de cada algoritmo, no presente trabalho, foram combinadas usando-se a média aritmética das adequabilidades estimadas. Além

do *Ensemble*, outra forma de se considerar as incertezas inerentes às técnicas de modelagem, é combinar os parâmetros ou estatísticas das análises empregadas no trabalho usando as estimativas individuais de cada algoritmo.

Juntamente com os pontos de ocorrência, foi selecionado aleatoriamente um conjunto de pseudo-ausências equivalente ao número de presenças mais 50%. Este procedimento foi repetido 10 vezes, resultando em 10 conjuntos de dados de presença e pseudo-ausência (PPAs). Cada PPA foi dividido aleatoriamente em 10 conjuntos de dados de treino (70% dos pontos do PPA correspondente) e teste (30% dos pontos do PPA correspondente), gerando, no final, 100 conjuntos de dados para treino (PPATr) e 100 conjuntos de dados para teste (PPATe). Para cada PPATr foram ajustados modelos de distribuição através do uso dos algoritmos mencionados anteriormente.

2.3. Efeito geográfico

Para se verificar a variação espacial na importância das interações ao longo da distribuição potencial de *U. ornatrix*, as células no interior da região onde pelo menos metade dos algoritmos, quando transformados em valores binários usando-se como critério o valor do AUC (Diniz-Filho *et al.* 2010), estimaram a presença da espécie, foram divididas em três faixas: externa, intermediária e interna. Cada faixa foi submetida às mesmas análises estatísticas que os dados completos (Figura 2).



Figura 2. Distribuição potencial de *Utetheisa ornatrix* gerada a partir do consenso entre as distribuições estimadas por sete algoritmos. As faixas dividem a distribuição para as análises.

2.4. Partição de variância e *path analysis*

A fim de se medir o quanto a distribuição potencial da planta hospedeira deve afetar a distribuição potencial da mariposa, a variância da adequabilidade estimada para MCP foi particionada em quatro porções: [a], a variância explicada exclusivamente pelo clima (neste caso, a adequabilidade estimada por MC), [c], a variância explicada exclusivamente pela interação (a adequabilidade estimada pelo resíduo da correlação entre MP e PC, ou seja, o efeito da planta controlado pelo efeito do clima), [b], a variação compartilhada entre clima e interação e [d], a variância não explicada pelos dois conjuntos de preditores. Para se determinar os mecanismos pelos quais o clima e a interação sobre a distribuição potencial da mariposa, os efeitos diretos e indiretos dos preditores foram estimados usando-se técnicas de *path analysis* (Legendre e Legendre 1998).

2.5. Modelagem de distribuição potencial em cenários de mudanças climáticas

Para ilustrar as possíveis consequências das mudanças climáticas sobre a concordância entre as distribuições do inseto e da planta hospedeira foram utilizadas variáveis climáticas derivadas de um modelo global de circulação oceânico-atmosférico (AOGCMs, do inglês, *Atmospheric-Ocean Global Circulation Models*) gerado pelo CCCma (*Canadian Centre for Climate Modelling e Analysis*). Foram usados dados referentes a dois cenários de mudanças climáticas, um pessimista (A2) e um otimista (B2), projetados para o ano de 2100 (Arnell *et al.* 2004). No primeiro a taxa de crescimento da população humana é mais rápida que no segundo e a economia global permanece orientada para o mercado e o desenvolvimento é heterogêneo entre os países (Arnell *et al.* 2004). No segundo, as taxas de crescimento das populações humanas são mais baixas e a economia está orientada para a sustentabilidade e à responsabilidade ambiental baseada nas necessidades locais (Arnell *et al.* 2004).

Para se testar a concordância entre as variações na distribuição prevista pelas mudanças climáticas entre *U. ornatix* e *C. maypurensis*, foi utilizada a estatística de *odds ratio*. Para isso foi usado o número de células onde as mudanças climáticas melhoram a adequabilidade para ambas as espécies, somado ao número de células onde as mudanças climáticas geram áreas piores para ambas. Este valor foi dividido pelo número de casos onde as previsões são contrárias para a mariposa e a planta.

3. Resultados e Discussão

De acordo com os mapas de adequabilidade de *C. maypurensis* e *U. ornatix*, as espécies apresentam distribuição potencial Neotropical, na qual as áreas mais favoráveis a ambas estão concentradas no litoral da região sudeste do Brasil, inserida no Bioma Mata Atlântica. A região amazônica não faz parte da distribuição potencial de

nenhum dos organismos estudados. Como era esperado, houve variação nas predições geradas pelas diferentes combinações de variáveis preditoras (Figura 3). A acurácia do algoritmo GLM, utilizado para modelar a distribuição potencial da mariposa, foi maior ao se incorporar a distribuição potencial da planta hospedeira como variável preditora (tabela 2), enquanto que a acurácia do algoritmo MARS foi maior utilizando-se apenas o clima como preditor da distribuição de *U. ornatix* (tabela 2). O restante dos algoritmos não apresentou melhora (ou piora) em sua acurácia, independente do tipo de variável preditora empregada, sugerindo que a distribuição de *U. ornatix* e *C. maypurensis* esteja limitada primariamente pelo clima (tabela 2).

Tabela 2. Acurácia dos modelos (MCP, com interação e MP sem interação) de distribuição potencial de *Utetheisa ornatix* para cada algoritmo.

Modelo	Algoritmo	Média			Desvio		
		AUC	Sensibilidade	Especificidade	AUC	Sensibilidade	Especificidade
MCP	ANN	0.765	78.118	75.680	0.050	2.892	8.725
	CTA	0.733	75.059	82.120	0.041	9.619	6.311
	GAM	0.839	76.471	76.400	0.027	0.000	0.000
	GBM	0.818	84.941	85.000	0.034	1.215	1.024
	GLM	0.836	76.236	76.220	0.027	0.496	0.290
	MARS	0.812	78.236	78.420	0.038	1.143	1.105
	FDA	0.838	78.118	77.640	0.024	1.381	0.765
MC	ANN	0.746	80.706	72.700	0.045	2.671	9.364
	CTA	0.725	80.353	80.680	0.066	7.902	5.451
	GAM	0.833	77.059	77.280	0.028	1.000	0.738
	GBM	0.814	84.235	84.360	0.037	0.992	1.015
	GLM	0.789	74.118	74.200	0.039	2.601	2.628
	MARS	0.821	79.882	79.840	0.031	1.408	1.448
	FDA	0.817	76.706	76.740	0.036	1.446	1.421

Os resultados mostraram que a porção [a] (explicada pelo clima), da variância da adequabilidade estimada para MCP (conforme metodologia), foi maior que as outras porções, tanto considerando a média entre os valores de [a] obtidos pelos diferentes algoritmos individualmente (tabela 3) quanto o valor de [a] obtido pelo *Ensemble* (tabela

3). Isto mostra que as interações respondem apenas parcialmente pelos padrões ecológicos em grande escala.

Tabela 3. Partição de variância da adequabilidade estimada pelas projeções combinadas dos algoritmos e pela média das partições de cada um, para todo mapa de adequabilidade e para as faixas interna, intermediária e externa do mapa de distribuição truncado (Figura 1). [a] variância explicada pelo clima, [b] variância compartilhada entre clima e interação, [c] variância explicada pela interação e [d] variância não explicada.

Faixa de dados	[a]	[b]	[c]	[d]
Total (Ensemble)	0.779	0.075	0.015	0.216
Total (Média)	0.526	0.162	0.097	0.015
Interna	0.922	0.022	0.005	0.005
Intermediária	0.836	0.017	0.014	0.014
Externa	0.733	0.039	0.03	0.198

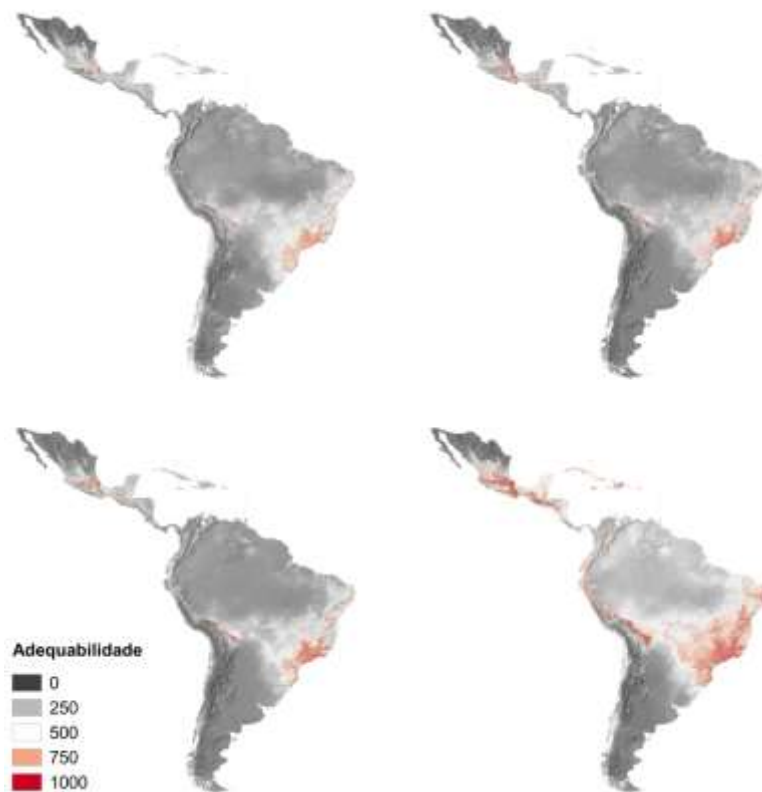


Figura 3. Projeções combinadas da distribuição potencial de *Utetheisa ornatrix* em função do clima (a); em função da distribuição de *Crotalaria maypurensis* (b); em função do clima e da interação (c) e distribuição potencial de *Crotalaria maypurensis* (d).

De forma geral, a interação é mais importante nos locais onde a adequabilidade estimada pelo clima é menor, pois o componente [c] da variância na adequabilidade da

mariposa foi maior nos limites da distribuição (embora ainda menor que o componente climático) em comparação com este componente no interior (tabela 3). É importante ressaltar que nem toda borda de distribuição é determinada por características ecológicas (Wiens 2011). Podem ser impostas aos organismos por barreiras geográficas, como oceanos, por exemplo. Portanto, este aumento na importância da planta hospedeira à medida que se aproxima dos limites da distribuição está condicionado ao tipo de mecanismo que gera o próprio limite. Outra evidência para isso são os mapas das incertezas (Figura 4; Diniz-Filho *et al.* 2009, 2010) que mostram que as maiores variações das estimativas das adequabilidades em função do tipo de modelo (MCP, MP ou MC) ocorreu no limite sul da distribuição potencial da espécie.

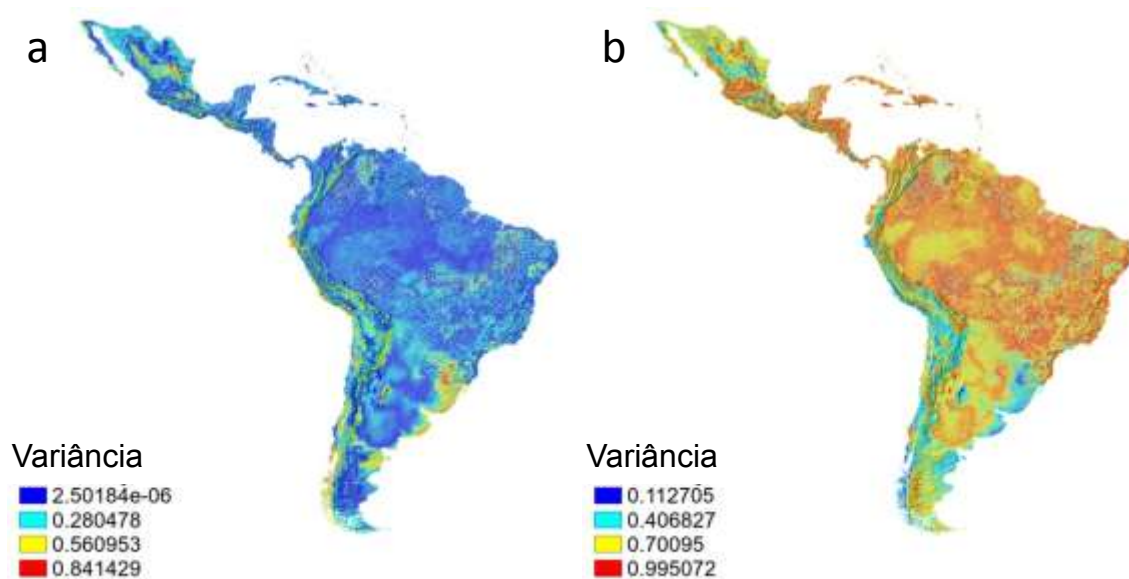


Figura 4. Mapas das incertezas (variâncias) das projeções das adequabilidades. incertezas nas projeções em função do tipo de modelo, MCP ou MC (a) e incertezas nas projeções atribuídas aos algoritmos utilizados (b).

De acordo com a *path analysis* o efeito direto do clima não foi maior que o efeito direto da interação. Mas quando se combinou os efeitos diretos e indiretos, o clima foi o principal determinante da adequabilidade de *U. oratrix* ao longo de sua distribuição potencial (Figura 5).

Considerando os cenários de mudanças climáticas globais, a distribuição potencial de ambas as espécies apresentou variação espacial correspondente, sendo que, na maioria dos casos, as direções das mudanças foram estatisticamente significativas (Figura 6). O padrão de aumento na incongruência entre as distribuições de parasitas e hospedeiros como consequência das mudanças climáticas globais encontrado por alguns autores (Van der Putten *et al.* 2010, Schweiger *et al.* 2012), não foi verificado neste caso. No entanto, esta conclusão está limitada à distribuição potencial dos organismos, pois a distribuição real é limitada pela dispersão, portanto, se as espécies apresentarem taxas de dispersão diferentes, as mudanças climáticas vão levar a um aumento na disparidade das distribuições.

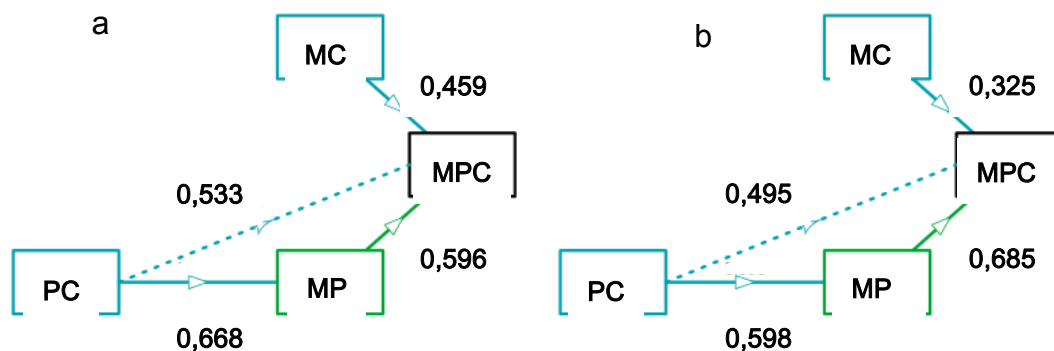


Figura 5. *Path analysis* descrevendo a magnitude do efeito do clima e distribuição potencial de *Crotalaria maypurensis* sobre a adequabilidade de *Utetheisa ornatrix* estimada a partir das projeções combinadas das estimativas de cada algoritmo de modelagem. As setas cheias indicam efeito direto e as setas pontilhadas indicam efeito indireto. MC representa a adequabilidade da mariposa em função do clima, MCP indica a adequabilidade da mariposa em função do clima e da planta, MP indica a adequabilidade da mariposa em função da planta e PC indica a adequabilidade da planta em função do clima.

Este padrão concordante de distribuição atual e em face de mudanças climáticas pode ser o resultado de um processo seletivo no qual as tolerâncias fisiológicas da mariposa foram selecionadas de forma a se aproximar das tolerâncias da planta hospedeira. Neste contexto, os locais que correspondem ao ótimo das condições ambientais de *C. maypurensis* devem corresponder ao ótimo das condições ambientais para *U. ornatix*, aumentando, desta forma, a disponibilidade do recurso alimentar e proteção tanto para os imaturos quanto para adultos (por meios dos APs sequestrados da planta). Ou seja, a interação entre as duas espécies pode ter sido mais importante para determinar a distribuição da mariposa em algum ponto na história evolutiva do inseto.

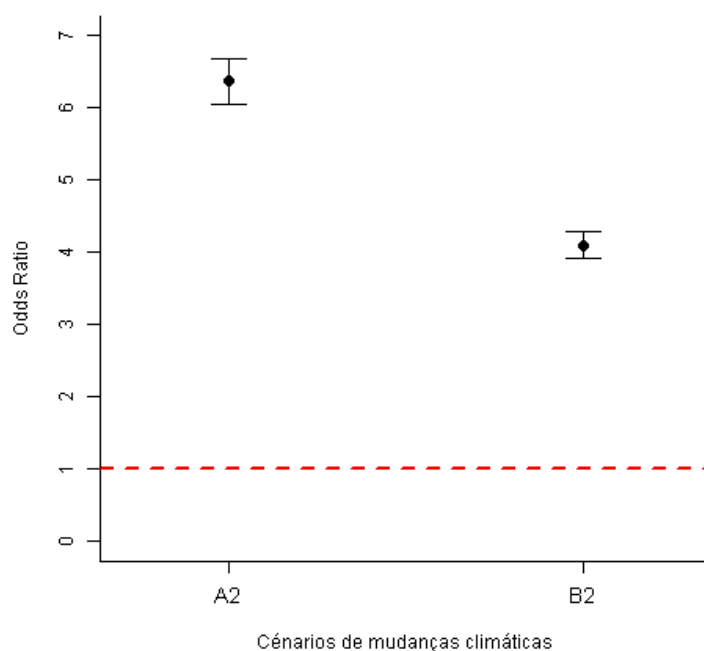


Figura 6. Avaliação da associação entre os padrões de resposta a mudanças climáticas globais, de *Crotalaria maypurensis* e *Utetheisa ornatix*. A linha vermelha indica o valor de odds ratio no qual a associação entre as mudanças é ao acaso.

4. Considerações finais

De modo geral, o clima parece ser o principal determinante da distribuição da mariposa, no entanto, muitos estudos mostraram a forte ligação entre o inseto e *Crotalaria spp.* Além disso, a resposta de ambas as espécies às mudanças climáticas globais é mais similar do que o esperado ao acaso indicando que um “fantasma” da interação sobre a resposta da borboleta às condições ambientais e conseqüentemente sobre sua distribuição. Portanto, fica evidente que estudos que visam quantificar o papel das interações bióticas sobre a distribuição e principalmente prever seus efeitos neste momento atual de crise de biodiversidade devem levar em consideração a história evolutiva das espécies.

5. Referências bibliográficas

- Aranda, M. and Sanchez-Cordero, V. 1996. Prey Spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in Tropical Forests of Mexico. - *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 65–67.
- Araújo, M. B. and New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. - *Trends in Ecology & Evolution* 22: 42–7.
- Arnell, N. W. *et al.* 2004. Climate e socio-economic scenarios for global-scale climate change impacts assessments: characterising the SRES storylines. - *Global Environmental Change* 14: 3–20.
- Astete, S. *et al.* 2008. Comparative Ecology of Jaguars in Brazil. - *Cat News*: 9–14.
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory e statistical modelling. - *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Azevedo, F. C. C. De and Murray, D. 2007. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. - *Biological Conservation* 137: 391–402.
- Bezzerides, A. *et al.* 2004. Plant-derived pyrrolizidine alkaloid protects eggs of a moth (*Utetheisa ornatrix*) against a parasitoid wasp (*Trichogramma ostrinia*). - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 9029–32.

- Braschler, B. and Hill, J. K. 2007. Role of larval host plants in the climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. - *The Journal of animal ecology* 76: 415–23.
- Caso, A. et al. 2008. *Panthera onca*. - IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species
- Diniz-Filho, J. A. F. *et al.* 2009. Partitioning e mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. - *Ecography* 32: 897–906.
- Diniz-Filho, J. *et al.* 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range e shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). - *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 339–349.
- Eisner, T. e Meinwald, J. 1995. The chemistry of sexual selection. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 50–5.
- Elith, J. e Leathwick, J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation e Prediction across Space e Time. - *Annual Review of Ecology, Evolution, e Systematics* 40: 677–697.
- Elith, J. *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. - *Ecography* 29: 129–151.
- Ferro, V. G. *et al.* 2006. *Utetheisa ornatrix* penetrate e feed in pods of *Crotalaria* species? Larval performance vs. chemical e physical constraints. - *Entomologia Experimentalis et Applicata* 121: 23–29.
- González, a *et al.* 1999. Sexually transmitted chemical defense in a moth (*Utetheisa ornatrix*). - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 5570–4.
- Guisan, A. *et al.* 2002. Generalized linear e generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. - *Ecological Modelling* 157: 89–100.
- Heikkinen, R. K. *et al.* 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. - *Global Ecology e Biogeography* 16: 754–763.
- Leathwick, J. R. e Austin, M. P. 2001. Competitive Interactions between Tree Species in New Zealand's Old-Growth Indigenous Forests. - *Ecology* 82: 2560–2573.
- Leathwick, J. R. *et al.* 2006. Comparative performance of generalized additive models e multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. - *Ecological Modelling* 199: 188–196.
- Maffei, L. et al. 2011. Abundance/Density Case Study: jaguars in the Americas. - In: O'Connell, A. F. et al. (eds), *Camera traps in animal ecology*. Springer, pp. 119–144.

- Pearson, R. G. e Dawson, T. E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful. - *Global Ecology e Biogeography* 12: 361–371.
- Peterson, A. T. e Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling e Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. 10: 102–107.
- Rabinowitz, A. R. 1999. The Present Status of Jaguars (*Panthera Onca*) in the Southwestern United States. - *The Southern Naturalist* 44: 96–100.
- R Development Core Team, R. 2011. R: A Language e Environment for Statistical Computing (RDC Team, Ed.). - *R Foundation for Statistical Computing* 1: 409.
- Rangel, T. e Loyola, R. 2012. Labeling Ecological Niche Models. - *Natureza & Conservação* 10: 119–126.
- Sanderson, E. W. et al. 2002. Planning to save a species: the jaguar as a model. - *Conservation Biology* 16: 59–72.
- Schiaffino, K. et al. 2002. Depredacion de cerdos domésticos por jaguar en un área rural vecina a un parque Nacional en el noreste de Argentina. - In: Medellin, R. A. et al. (eds), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica, pp. 647.
- Schweiger, O. *et al.* 2012. Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics. - *Global Ecology e Biogeography* 21: 88–99.
- Segurado, P. e Araújo, M. B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. - *Journal of Biogeography* 31: 1555–1568.
- Seymour, K. L. 1989. *Panthera onca*. - *Mammalian Species* 390: 1–9.
- Silveira, L. et al. 2009. Density of the Near Threatened jaguar *Panthera onca* in the caatinga of north-eastern Brazil. - *Oryx* 44: 104.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian e Eltonian niches e geographic distributions of species. - *Ecology letters* 10: 1115–23.
- Soberón, J. 2010. Niche e area of distribution modeling: a population ecology perspective. - *Ecography* 33: 159–167.
- Soisalo, M. and Cavalcanti, S. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture–recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. - *Biological Conservation* 129: 487–496.
- Thuiller, W. *et al.* 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. - *Journal of Vegetation Science* 14: 669–680.
- Thuiller, W. *et al.* 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. - *Ecography* 32: 1–5.

- Tôrres, N. M. et al. 2008. Jaguar Distribution in Brazil: Past, Present and Future. - *Cat News Special Is*: 1–5.
- Tôrres, N. M. et al. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. - *Diversity and Distributions* 18: 615–627.
- Van der Putten, W. H. *et al.* 2010. Predicting species distribution e abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. - *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365: 2025–34.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography e species interactions. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 366: 2336–2350.
- Wisz, M. S. *et al.* 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions e realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. - *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 15–30.

Capítulo 3

Interações tróficas, alometria e distribuição geográfica de *Panthera onca*

Resumo

A distribuição de qualquer organismo é determinada tanto pelo seu nicho quanto por fatores históricos. O primeiro pode ser subdividido em duas categorias, nicho Eltoniano, referente ao seu componente biótico (interações biológicas interespecíficas) e nicho Grinnelliano, referente ao seu componente abiótico. Por muito tempo o nicho Grinnelliano tem sido considerado o principal determinante dos limites potenciais das distribuições das espécies enquanto que as interações têm sido consideradas como determinantes de padrões em pequena escala. No entanto, um crescente número de publicações tem contestado essa generalização. Esses estudos, porém, em sua maioria, estimam a interação biótica por meio de um pequeno grupo de espécies, das quais àquela estudada depende fortemente, ignorando o fato de que outras interações, embora pouco importantes individualmente, devem constituir, em conjunto, uma importante porção do nicho Grinnelliano das espécies estudadas. O presente trabalho tem como objetivo avaliar a importância das interações tróficas na distribuição de *Panthera onca*, um predador de topo e maior felino das américas. Para isso, as interações foram modeladas usando-se um modelo alométrico de amplitude de dieta e um modelo alométrico de densidade populacional do predador; o efeito do clima sobre distribuição do predador foi estimado usando-se modelos de distribuição de espécies. A distribuição do predador estimada utilizando tanto as interações quanto o clima não apresentou melhor acurácia que a distribuição baseada apenas no clima, no entanto, a interação estimada por meio do modelo alométrico de amplitude de dieta explicou a maior parte da variação espacial na densidade do predador. Este resultado aponta para a importância das interações na descrição de padrões em grande escala e para a estrutura aninhada dos processos que geram estes padrões.

Introdução

A compreensão dos fatores que limitam a distribuição espacial e a abundância das espécies tem sido um dos principais objetivos da ecologia (Jiménez-Valverde *et al.* 2009, Kearney e Porter 2009, Holt 2009). Vários determinantes foram propostos como, por exemplo, as restrições fisiológicas do organismo às condições ambientais (e.g. Kearney e Porter 2009, Feder 2010, Peterson e Soberón 2012), ausência de um mutualista ou hospedeiro (Araújo e Luoto 2007, Braschler e Hill 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Wisz *et al.* 2013) e capacidade de dispersão das espécies (Soberón 2010, Pinto e MacDougall 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012). Tais determinantes baseado no conceito de nicho ecológico (fundamental) proposto por Hutchinson (1957): espaço (ou hipervolume) ambiental N-dimensional no qual uma espécie sobrevive indefinidamente e no qual as dinâmicas populacionais estão estruturadas.

As N-dimensões que formam o nicho de uma espécie (Hutchinson 1957) podem ser divididas em dois grupos: dimensões ou variáveis bióticas (interações bióticas e dinâmica de utilização de recurso) parcela categorizada como nicho Eltoniano e as dimensões ou variáveis abióticas (condições climáticas e tipo de solo, por exemplo) classificado como nicho Grinnelliano (Soberón 2007, 2010). O segundo grupo, embora possa apresentar variáveis estruturadas em diferentes escalas de resolução espacial, geralmente afeta a distribuição das espécies nas maiores escalas (Pulliam 2000, Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012, Wisz *et al.* 2013). Já o nicho Eltoniano (variáveis bióticas) tende a ser mais importante em escala local (Pulliam 2000, Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012, Wisz *et al.* 2013).

Cada ponto no hipervolume do nicho de uma espécie, ou seja, cada combinação de condições ambientais nas quais uma população persiste, pode corresponder a um conjunto de pontos no espaço geográfico, chamados de biótopo (Hutchinson 1957; Colwel e Rangel 2009; Holt 2009). Portanto, uma vez que se conhece a relação entre os atributos populacionais da espécie em estudo, as condições que formam o seu nicho (pelo menos aquelas mais importantes) e a distribuição no espaço geográfico de tais condições, é possível estimar os limites da distribuição geográfica da espécie e a variação na adequabilidade das áreas inseridas nestes limites (Leathwick e Austin 2001, Austin 2002, Araújo e Guisan 2006, Soberón 2007, 2010, Elith e Leathwick 2009, Diniz-Filho *et al.* 2010, Peterson e Soberón 2012, Boulangeat *et al.* 2012, Wisz *et al.* 2013).

No entanto, apesar da caracterização da relação entre os atributos populacionais que definem sua persistência e as variáveis que formam o nicho de uma espécie sugerir trivialidade, nem todas são conhecidas e estas se associam entre si de forma complexa (Araújo e Guisan 2006, Austin 2007, Hortal *et al.* 2012, Peterson e Soberón 2012, Rangel e Loyola 2012). Para se conhecer estas variáveis e determinar como estão associadas, dois grupos de técnicas são geralmente empregadas (Kearney e Porter 2009, Elith e Leathwick 2009, Sillero 2011, Peterson e Soberón 2012, Wisz *et al.* 2013): modelos mecanísticos e modelos fenomenológicos. No primeiro, mecanismos baseados em propriedades biofísicas e ecofisiológicas das espécies são estabelecidos, seus parâmetros são estimados em função das condições ambientais relevantes e aos seus produtos são estabelecidas coordenadas geográficas (Kearney e Porter 2009, Elith e Leathwick 2009, Wisz *et al.* 2013).

No segundo, a distribuição de uma espécie é inferida a partir de ferramentas estatísticas (técnicas de regressão, técnicas de otimização e métricas de distâncias) aplicadas entre seus pontos de ocorrência e, preferencialmente, pontos de ausências e um conjunto relevante de dimensões ambientais (Elith e Leathwick 2009, Diniz-Filho *et al.* 2010, Lobo *et al.* 2010, Hortal *et al.* 2012, Peterson e Soberón 2012, Rangel e Loyola 2012, Tôrres *et al.* 2012). Neste caso, o resultado pode ser interpretado como sendo os limites potenciais da distribuição da espécie em questão e, sendo assim, retém alguma informação sobre a relação entre as tolerâncias fisiológicas e condições ambientais, embora, de uma forma geral, não se possa inferir processos ecológicos a partir destes resultados (Sillero 2011, Hortal *et al.* 2012).

Independente da forma com que o nicho é modelado, quando se trata da distribuição em grande escala dos organismos, os componentes Grinnellianos do nicho são tidos como os únicos fatores determinantes (Pearson e Dawson, 2003). Recentemente, porém, alguns autores mostraram que mesmo em escalas maiores, os processos baseados em fatores cenopoéticos não são necessariamente dominantes sobre os processos baseados em variáveis bióticas. Além disso, as técnicas de modelagem de distribuição de espécie podem apresentar resultados melhorados quando interações bióticas são incorporadas nas análises (Leathwick e Austin 2001, Araújo e Luoto 2007, Braschler e Hill 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Tylianakis *et al.* 2008, Abrahamczyk e Kessler 2010, Gilman *et al.* 2010, Meier *et al.* 2010, Schweiger *et al.* 2012, Boulangéat *et al.* 2012).

Os trabalhos mencionados que incorporaram interações interespecíficas nos modelos de distribuição, o fizeram através de algoritmos fenomenológicos e não incorporaram os processos teóricos referentes à formação e à força destas

interações. Além disso, no caso de Araújo e Luoto (2007) e Heikkinen *et al.* (2007), a interação foi incorporada como presença e ausência de algumas espécies das quais o organismo modelado dependia fortemente. Porém, de uma forma geral, as interações mais fortes representam apenas um subconjunto de todas aquelas observadas para uma população (Bascompte e Jordano 2007, Vázquez *et al.* 2007, 2009, Ings *et al.* 2009). Este fato permite levantar o seguinte questionamento sobre as formas de interação mais comuns e menos fortes: elas apresentam, em conjunto, o mesmo poder preditivo que aquelas mais fortes? Para responder tal questão é importante inicialmente entender os mecanismos que geram tais interações.

Vázquez *et al.* (2009) propuseram um modelo conceitual para explicar a formação de redes mutualísticas (planta-polinizador, no caso do trabalho) que pode ser estendido para outras formas de interação. Este modelo é composto por cinco fatores que determinam as interações: sobreposição espacial e temporal, densidade das espécies envolvidas, compatibilidade entre fenótipos e história evolutiva. De acordo com os autores, duas espécies poderão interagir entre si se ocorrerem no mesmo local e ao mesmo tempo, e as interações serão mais prováveis à medida em que as densidades populacionais de cada espécie envolvida, nas áreas e períodos de sobreposição, se tornem maiores (Vázquez *et al.* 2007, Morales e Vázquez 2008, Bastolla *et al.* 2009).

Além da sobreposição espacial e temporal, a interação é determinada pelo fenótipo de cada espécie (Rezende *et al.* 2007, Petchey *et al.* 2008, Owen-Smith e Mills 2008), por exemplo, no caso de interações tróficas, predadores irão se alimentar preferencialmente de presas que são pequenas o suficiente para serem capturadas e dominadas sem excessiva perda de energia ou risco de algum ferimento e grandes o suficiente para fornecerem ganho de energia (Petchey *et al.*,

2008). Para as assembleias de plantas e dispersores de sementes, o tamanho e forma do bico das aves e o tamanho dos frutos determinam a maioria das interações observadas (Galetti *et al.* 2011). Rezende *et al.* (2007) mostraram que, em redes mutualísticas, espécies filogeneticamente mais próximas tendem a apresentar atributos relacionados à interação, tais como tamanho da flor ou formato do aparelho bucal, por exemplo, mais similares. Já Barlow *et al.* (2009) encontraram forte sinal filogenético nas propriedades dos venenos de viperídeos do gênero *Echis*, que, por sua vez, determinavam a composição da dieta de cada grupo de serpentes.

No caso específico da relação predador-presa e da formação das redes tróficas, o modelo alométrico de amplitude de dieta (ADBM, do inglês *Allometric Diet Breadth Model*) proposto por Petchey *et al.* (2008) apresenta em sua base os mesmos determinantes teóricos propostos por Vázquez *et al.* (2009). No ADBM, a força da interação entre um predador e sua presa depende da razão entre a quantidade de energia adquirida ao consumir o recurso e o gasto energético do predador ao manipulá-lo, ou seja, do lucro energético obtido pelo consumidor. Esta fórmula deriva da teoria de forrageio ótimo de acordo com a qual os organismos se comportam de tal forma a encontrar, capturar e consumir recursos com o máximo de calorias dispendendo o mínimo de tempo e energia no processo (Pyke 1984). Por ser um modelo alométrico, cada parâmetro é escalonado pela massa corporal da presa e/ou massa corporal do predador.

Assim, as interações tróficas previstas pelo ADBM em uma determinada região de sobreposição das distribuições dos consumidores e recursos são uma função da densidade populacional e da relação custo-benefício mediada pelas massas corporais (fenótipo) de cada espécie, de acordo com o modelo conceitual descrito por Vázquez *et al.* (2009), embora nenhum mecanismo de interação

relacionado diretamente à história evolutiva de predadores e presas esteja presente (é importante ressaltar que Vázquez *et al.* (2009) discutem a dificuldade de se incorporar a história evolutiva das espécies nos modelos de formação de redes de interação e não a usam ao testar o poder preditivo do modelo conceitual).

Outro modelo, proposto por Carbone e Gittleman (2002) especificamente para mamíferos carnívoros, pode ser empregado para se estimar os efeitos das interações tróficas sobre as populações de predadores. Diferente do mecanismo discutido acima, que descreve a formação das ligações entre pares de espécies, este modelo estima a densidade máxima da população de um consumidor em uma determinada área como uma função da biomassa de suas presas (massa corporal multiplicada por densidade) e massa corporal do predado, portanto, é um modelo alométrico de densidade populacional do predador. Estes modelos podem ser “especializados”, ou seja, para cada ponto do espaço geográfico cuja fauna de presas da onça-pintada é conhecida, é possível estimar a densidade do predador e a amplitude da sua dieta. Esta espacialização dos modelos alométricos pode ser empregada para se explicar a variação geográfica na densidade do predador e para estimar os limites de sua distribuição.

Um exemplo de predador de topo que apresenta um grande número de presas, portanto, um grande número de interações interespecíficas, é a onça-pintada (*Panthera onca*, Carnivora: Felidae). Esta espécie é semelhante em aparência ao leopardo africano (*Panthera pardus*), difere deste por ser maior (pesando entre 36 a 158 kg enquanto que o leopardo pesa entre 28 a 90 kg), apresentar cauda e caninos, especialmente os inferiores, relativamente curtos e crânio mais robusto (Seymor 1989). As fêmeas são 25% mais leves que os machos. São animais solitários embora haja encontros entre machos e fêmeas durante o período de

reprodução. O período de gestão varia entre 91 a 110 dias após os quais 1 a 4 filhotes nascem (mais frequentemente 2) em uma toca. Em cativeiro, a reprodução tem sido observada em qualquer mês do ano (Seymor 1989).

A espécie é o maior felino das Américas e única representante do gênero *Panthera* não extinto no continente (Aranda e Sanchez-Cordero 1996, Sanderson et al. 2002). Sua distribuição atual se estende desde o sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina embora os registros fósseis datados de até 850.000 anos apontam para a presença da espécie em latitudes equivalentes aos estados de Washington, Nebraska e Maryland nos Estados Unidos (Seymor 1989, Rabinowitz 1999, Sanderson et al. 2002). O Brasil ocupa aproximadamente 50% de toda a distribuição de *P. onca* e apresenta os locais onde foram registradas as maiores densidade populacionais (Tôrres et al. 2008, 2012, Silveira et al. 2009).

A área de vida da espécie pode variar muito ao longo de sua distribuição geográfica, sendo que no Brasil, pode variar entre 500 a 600 km² enquanto que na América Central pode variar de 100 a 180 Km² (Maffei et al. 2011). As áreas de vida das fêmeas são menores que as dos machos, o que é consistente com o sistema de reprodução poligínico (Seymor 1989, Azevedo e Murray 2007). A variação geográfica da área de vida da onça-pintada tem sido explicada como sendo uma função do tipo de hábitat e da disponibilidade de presas: em regiões nas quais o tipo de vegetação é mais aberto, os animais tendem a apresentar maior área de vida enquanto que em áreas onde as populações de presas estão mais homoganeamente distribuídas e/ou são mais abundantes as áreas de vida tendem a serem menores (Astete et al. 2008). Portanto, os objetivos do presente trabalho são: 1) modelar a variação espacial das interações tróficas entre onça-pintada e suas presas por meio de um modelo alométrico de amplitude de dieta (ADBM) e um

modelo alométrico de densidade populacional do predador; 2) estimar o quanto estas interações podem melhorar a acurácia dos modelos de distribuição e; 3) testar a hipótese de que a variação espacial nas interações é um descritor da variação na densidade do predador mais importante do que as variáveis bioclimáticas.

2. Metodologia

2.1. Pontos de ocorrência e registro de densidade de *Panthera onca*

Os dados de ocorrência e densidade são descritos por Tôrres et al.(2012) (Figura 1). A resolução espacial na qual os modelos foram estimados foi de 10 arc minutos resultando em 791 pontos de ocorrências espacialmente únicos. Os dados referentes à densidade foram divididos em dois grupos: i) completo contendo 37 pontos e; ii) conservador, contendo 17 pontos cuja metodologia de amostragem foi mais adequada para a espécie, pois, foram amostrados de forma a considerar a área de vida (*homerange* em inglês) média de *P. onca* (Tôrres et al. 2012).

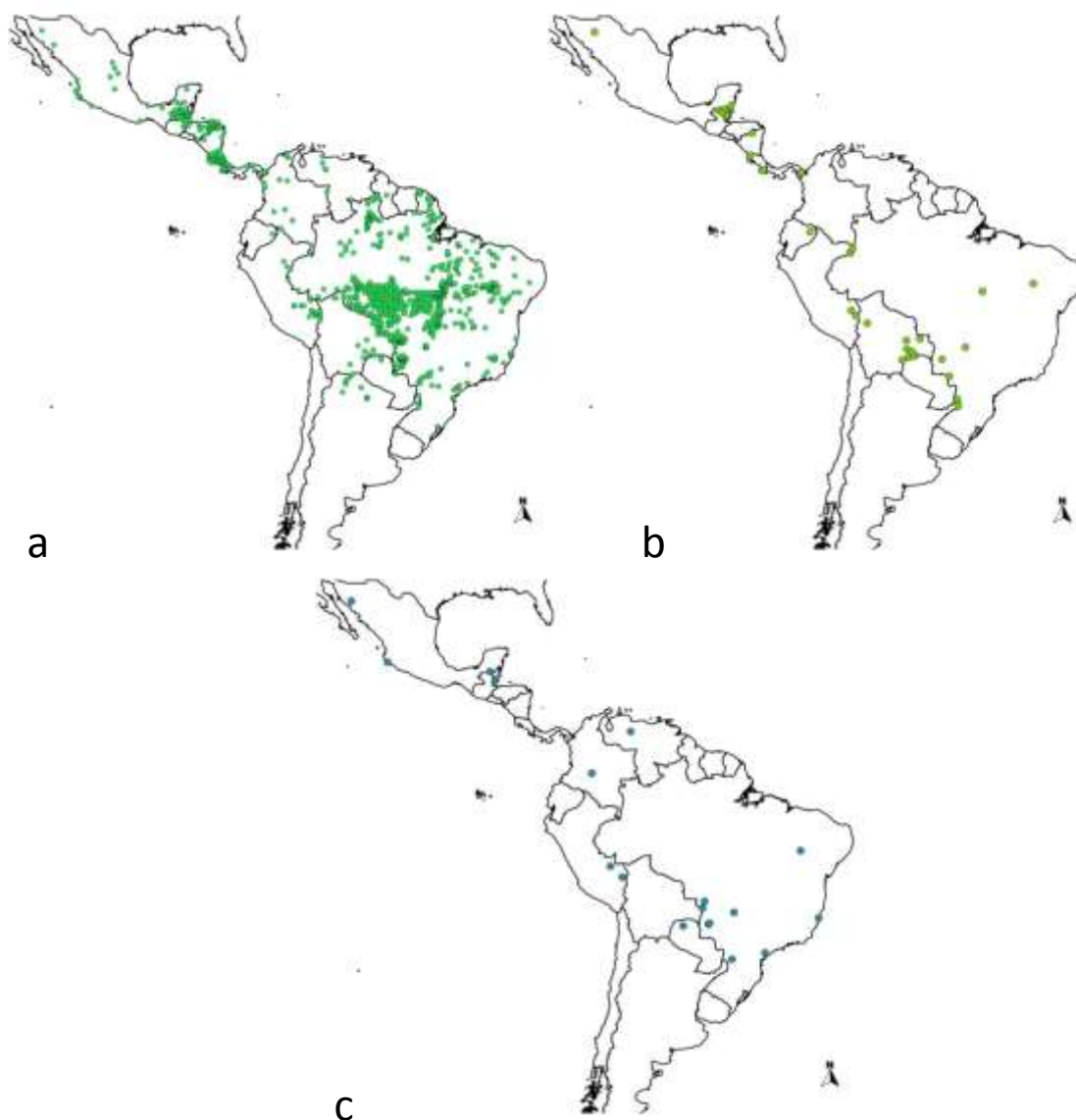


Figura 1. Pontos de ocorrência de *Panthera onca* (a), pontos onde a densidade populacional de *Panthera onca* foi estimada (b) e locais onde a dieta foi estimada (c).

2.2. Levantamento da dieta de *Panthera onca*

Os registros das espécies predadas por *P. onca* foram compilados de 19 estudos que descreveram dieta do predador de alguma forma (alguns estudos apresentaram resultados para mais de uma área de estudo e/ou mais de um período de observação), onde 17 basearam-se em análises de fezes e carcaças e dois descreveram ataques de onça a uma presa específica (Figura 1c e apêndice A2).

Foram excluídas das análises presas de outras classes que não Mammalia, pois os modelos de interações discutidos neste capítulo foram desenvolvidos e parametrizados para mamíferos pelos respectivos autores (Petchey *et al* 2008 e Carbone e Gittleman, 2001).

A distribuição espacial das presas foi determinada usando os polígonos presentes na base de dados *Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere Version 3.0* (Patterson *et al.* 2007). As discrepâncias taxonômica encontradas entre o conjunto de dados de distribuição e o conjunto de dados de dieta foram corrigidas usando-se como referência as informações contidas no sistema integrado de informação taxonômica (ITIS) entre janeiro e dezembro de 2010 (disponível em <http://www.itis.gov/>).

A massa corporal de cada espécie foi definida a partir da média de valores encontrada na literatura (Apêndice A3). Quando estavam disponíveis valores de massa corporal para fêmeas e machos, foi utilizada a média entre os dois gêneros, assumindo razão sexual de 1:1. A dieta principal de cada espécie de presa também foi verificada a partir de dados da literatura e atribuídas cinco categorias: carnívoros, insetívoros, herbívoros, onívoros e carniceiros (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de presas observadas de *Panthera onca* em 21 pontos ao longo de toda a distribuição do animal. A massa corporal é a média entre os dados encontrados na literatura.

Espécie	Massa Média (Kg)	Dieta
<i>Nectomys squamipes</i>	0.21	Onívoro
<i>Galea musteloides</i>	0.23	Herbívoro
<i>Oryzomys megacephalus</i>	0.26	Onívoro
<i>Spilogale putorius</i>	0.34	Carnívoro
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.39	Carniceiro
<i>Philander opossum</i>	0.44	Carniceiro
<i>Sciurus spadiceus</i>	0.62	Herbívoro
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	0.93	Herbívoro

Tabela 1 (Continuação). Lista de presas observadas de *Panthera onca* em 21 pontos ao longo de toda a distribuição do animal. A massa corporal é a média entre os dados encontrados na literatura.

Espécie	Massa Média (Kg)	Dieta
<i>Aotus trivirgatus</i>	1.01	Herbívoro
<i>Tolypeutes matacus</i>	1.10	Insetívoro
<i>Callicebus moloch</i>	1.13	Herbívoro
<i>Bassaricyon alleni</i>	1.14	Herbívoro
<i>Sylvilagus floridanus</i>	1.19	Herbívoro
<i>Chaetomys subspinosus</i>	1.30	Herbívoro
<i>Didelphis albiventris</i>	1.56	Onívoro
<i>Didelphis marsupialis</i>	1.60	Onívoro
<i>Dolichotis salinicola</i>	2.00	Herbívoro
<i>Bradypus variegatus</i>	2.10	Herbívoro
<i>Didelphis virginiana</i>	2.35	Onívoro
<i>Dasyprocta azarae</i>	2.70	Herbívoro
<i>Cebus apella</i>	2.73	Onívoro
<i>Potos flavus</i>	3.00	Herbívoro
<i>Leopardus wiedii</i>	3.20	Carnívoro
<i>Conepatus semistriatus</i>	3.40	Herbívoro
<i>Lycalopex vetulus</i>	3.50	Insetívoro
<i>Dasyprocta prymnolopha</i>	3.55	Herbívoro
<i>Dasyprocta punctata</i>	3.55	Herbívoro
<i>Myocastor coypus</i>	3.80	Herbívoro
<i>Nasua nasua</i>	4.05	Onívoro
<i>Tamandua mexicana</i>	4.30	Insetívoro
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	4.60	Herbívoro
<i>Euphractus sexcinctus</i>	4.68	Insetívoro
<i>Nasua narica</i>	4.70	Onívoro
<i>Coendou prehensilis</i>	4.90	Herbívoro
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	5.00	Carniceiro
<i>Procyon cancrivorus</i>	5.40	Onívoro
<i>Procyon lotor</i>	5.53	Onívoro
<i>Tamandua tetradactyla</i>	5.66	Insetívoro
<i>Dasypus novemcinctus</i>	5.70	Insetívoro
<i>Cerdocyon thous</i>	5.80	Carniceiro

Tabela 1 (Continuação). Lista de presas observadas de *Panthera onca* em 21 pontos ao longo de toda a distribuição do animal. A massa corporal é a média entre os dados encontrados na literatura.

Espécie	Massa Média (Kg)	Dieta
<i>Alouatta caraya</i>	5.86	Herbívoro
<i>Alouatta seniculus</i>	6.40	Herbívoro
<i>Ateles geoffroyi</i>	7.98	Herbívoro
<i>Ateles belzebuth</i>	8.15	Herbívoro
<i>Mazama rufina</i>	8.20	Herbívoro
<i>Cuniculus paca</i>	8.50	Herbívoro
<i>Ateles paniscus</i>	8.78	Herbívoro
<i>Alouatta pigra</i>	8.88	Herbívoro
<i>Lagothrix lagotricha</i>	9.00	Herbívoro
<i>Brachyteles arachnoides</i>	13.50	Herbívoro
<i>Mazama gouazoubira</i>	16.30	Herbívoro
<i>Pecari tajacu</i>	22.00	Herbívoro
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	27.50	Herbívoro
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	30.65	Insetívoro
<i>Tayassu pecari</i>	33.17	Herbívoro
<i>Catagonus wagneri</i>	34.70	Herbívoro
<i>Mazama americana</i>	35.00	Herbívoro
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	63.00	Herbívoro
<i>Odocoileus virginianus</i>	86.25	Herbívoro
<i>Blastocerus dichotomus</i>	125.00	Herbívoro
<i>Tapirus bairdii</i>	225.00	Herbívoro
<i>Tapirus terrestris</i>	238.50	Herbívoro

2.3. Modelos de Interação

2.3.1. Densidade das presas

A densidade foi modelada de acordo com a relação alométrica descrita por Silva e Downing (1995) e Silva *et al.* (2001) (Tabela 2). De acordo com a regra de equivalência energética (Damuth 1981, Isaac *et al.* 2011), o gasto de energia de uma população de mamíferos não varia em função da massa corporal da espécie, ou seja, populações de elefantes africanos (*Loxodonta africana*) cuja massa individual pode ultrapassar 3t e populações de cutias (*Dasyprocta spp.*) cuja massa corporal por indivíduo geralmente é menor que 1kg, em locais de mesma área

consomem a mesma quantidade de energia. A diferença no consumo individual (um elefante consome mais energia que a cutia) é compensada por uma diminuição equivalente na densidade populacional. Damuth (1981) encontrou que o logaritmo da densidade de várias espécies de mamíferos diminui a uma taxa de 0.75 em função do logaritmo da massa corporal enquanto que o logaritmo da taxa metabólica de um indivíduo aumenta a uma taxa de 0.75 em função do logaritmo da massa corporal (Peters 1983, Peters e Wassenberg 1983), portanto, o aumento na taxa metabólica é igualado pela diminuição na densidade.

No entanto, Silva e Downing (1995) e Silva *et al.* (2001), ao avaliarem 827 populações de 330 espécies mamíferos no mundo, encontraram que a taxa de diminuição da densidade populacional em função da massa corporal depende da dieta da espécie. Os autores desenvolveram três modelos preditivos para a densidade em função da massa corporal e dieta (Tabela 2). Para as espécies de presas onívoras foi aplicado o modelo geral para todos os mamíferos e para as espécies carniceiras foi aplicado o modelo de carnívoros.

Tabela 2. Modelos preditivos encontrados por Silva e Downing (1995) e Silva *et al.* (2001) sobre a relação entre o logaritmo da massa corporal da espécie e o logaritmo de sua densidade, para os diferentes tipos de dieta.

Grupo	Modelo
Todos os mamíferos	$\log D = 1.36 - 0.83(\log M) - 0.05(\log M^2) + 0.04(\log M^3)$
Herbívoros	$\log D = 1.43 - 0.68(\log M)$
Insetívoros	$\log D = 0.9 - 0.93(\log M) - 0.14(\log M^2)$
Carnívoros	$\log D = 1.41 - 1.83(\log M) - 0.34(\log M^2) + 0.28(\log M^3)$

2.3.2. Modelo Alométrico de Amplitude de Dieta (ADBM, Petchey *et al* 2008)

2.3.2.1. Definição

O modelo alométrico de amplitude de dieta (ADBM), proposto por Petchey *et al.* (2008) é descrito pela razão entre a energia presente na presa e o tempo gasto para manipulá-la, de acordo com a seguinte fórmula $P_j = \frac{\sum_{i=1}^k \lambda_{ij} E_i}{1 + \sum_{i=1}^k \lambda_{ij} H_{ij}}$, na qual P_j é o lucro energético do predador j ao se alimentar de todas as presas disponíveis, E_i é a energia disponível na presa i (neste modelo foi definida como sendo sua massa corporal M_i). A taxa λ_{ij} resultado do produto $\lambda_{ij} = N_i A_{ij}$, e representa a taxa de encontro na área de sobreposição espacial e temporal do consumidor j e o recurso i , onde N_i é a densidade local do recurso e A_{ij} a taxa de ataque do predador. Como o ADBM é um modelo alométrico, tanto N_i quanto A_{ij} são escalonados em função da massa corporal dos animais. A densidade dos recursos foi definida usando-se os modelos de Silva e Downing (1995) e Silva *et al.* (2001) (Tabela 2), apresentados na seção anterior, e a taxa de ataque é descrita pela seguinte equação: $A_{ij} = a M_i^{a_i} M_j^{a_j}$, onde a , a_i e a_j são constantes e M são as massas do predador j e da presa i . Já o H_{ij} , é o tempo gasto pelo consumidor para manipular a presa em função da massa corporal de ambos e é descrito pela seguinte fórmula: $H_{ij} = \frac{h}{b - \frac{M_i}{M_j}}$ onde h e b são constantes. Outras formas de se modelar o tempo de manipulação foram apresentadas por Petchey *et al.* (2008), porém, a equação descrita acima apresentou, de acordo com os próprios autores, maior capacidade de prever corretamente as interações entre as espécies das redes tróficas usadas para validar os modelos.

2.3.2.2. Parametrização

O modelo foi parametrizado usando o algoritmo de otimização de Nelder-Mead (Olsson e Nelson 1975) de forma a maximizar a correlação entre a densidade do predador e o valor de P_j . O algoritmo de Nelder-Mead é susceptível a ótimos locais e por isso foram realizadas 1000 rodadas de otimização, com cada uma delas utilizando um conjunto de valores iniciais aleatórios, mas limitados em sua amplitude pelos valores encontrados empiricamente por Petchey *et al.* (2008). Depois de definido o conjunto de parâmetros, foi atribuído a cada célula espacial um valor de P_j de acordo com as presas presentes no local.

2.3.3. Máxima densidade do predador (MDP, Carbone e Gittleman, 2002)

Os autores deste modelo encontraram que para cada quilograma de predador são necessários aproximadamente 111kg de presas de acordo com a seguinte equação: $N_{max} = 89.127B^{-1.048}$ onde N_{max} equivale à abundância do predador para cada 10t de presas e B é a biomassa da presa (massa corporal multiplicada por densidade). Para cada célula espacial foi atribuído um valor de N_{max} em função das presas presentes no local.

2.4. Modelos de distribuição

Juntamente com os pontos de ocorrências, foi selecionado aleatoriamente um conjunto de pseudo-ausências equivalente ao número de presenças mais 50%. Este procedimento foi repetido 10 vezes, resultando em 10 conjuntos de dados de presença e pseudo-ausência (chamados PPAs). Cada PPA foi dividido aleatoriamente em 10 conjuntos de dados de treino (70% dos pontos do PPA

correspondente) e teste (30% dos pontos do PPA correspondente), gerando, no final, 100 conjuntos de dados para treino (PPATr) e 100 conjuntos de dados para teste (PPATe). Para cada PPATr foram ajustados três modelos de distribuição potencial: DOMAIN (Carpenter *et al.* 1993), BIOCLIM (Busby 1991) e Random Forest (Breiman 2001). Estes algoritmos foram escolhidos, pois de acordo com Tôrres *et al.* (2012), melhor descrevem a distribuição histórica de *P. onca*, a variação na densidade da espécie e o conjunto de dados de teste, respectivamente. Foram utilizados três grupos de variáveis preditoras para cada algoritmo: i) variáveis bioclimáticas (“Bc”); ii) variáveis bioclimáticas + o resultado do ADBM (“Bc+P”); iii) variáveis bioclimáticas + resultado do modelo MDP (“Bc+Nmax”), totalizando 900 mapas de adequabilidade (100 PPATr x 3 algoritmos x 3 conjuntos de variáveis preditoras) que posteriormente foram sumarizados, por meio de média aritmética, em 9 mapas (Bc, Bc+P e Bc+Nmax) (Figuras 3 e 4).

2.5. Importância das Interações

A importância das interações tróficas foi estimada de duas formas: i) comparação da acurácia em relação aos dados de testes entre as estimativas derivadas de Bc, de Bc+P e de Bc+Nmax; ii) comparação do poder explicativo das adequabilidades em relação à variação na densidade de *P. onca*, por meio de modelos OLS, nos quais as interações foram incorporadas tanto através das adequabilidades geradas por Bc+P e Bc+Nmax quanto como variáveis independentes. As medidas de acurácia dos modelos de distribuição foram aferidas por meio da AUC.

3. Resultados e Discussão

As distribuições espaciais das interações modeladas pelo ADBM e MDP apresentaram grandes diferenças quanto a resolução das estimativas, ou seja, enquanto que a primeira descreveu grandes áreas entre as quais a interação varia, a segunda apresentou variação em uma resolução mais fina, porém, os locais previstos como mais adequados pelos modelos foram semelhantes, em especial a região do Pantanal brasileiro onde a são previstas os locais mais adequados para o predador como consequência das interações tróficas (Figura 2).

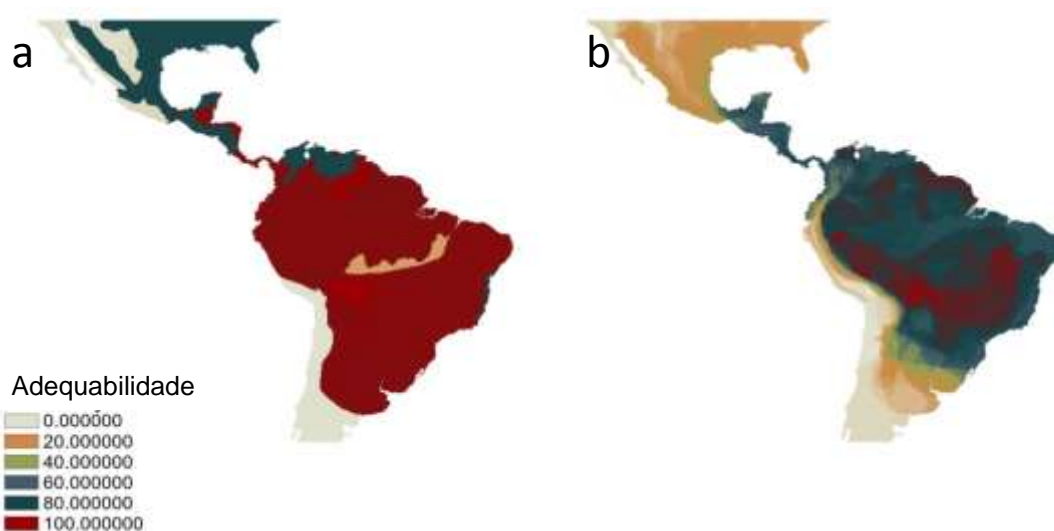


Figura 2. Variação espacial na interação estimada pelo modelo alométrico de amplitude de dieta (a, ADBM, Petchey *et al.* 2008) e pelo modelo de densidade máxima do predador (b, MDP, Carbone e Gittleman 2002).

Os mapas de adequabilidade estimados usando-se as interações como variáveis predictoras são pouco diferentes dos mapas estimados, pelos mesmos algoritmos, sem as interações, indicando que estas são pouco relevantes para se estimar a adequabilidade do predador (Figura 3).

O algoritmo *Random Forest* apresentou a maior acurácia entre as três técnicas utilizadas, independente do uso das interações tróficas, assim como observado por Tôrres *et al.* (2012). Mas, de qualquer forma, as interações tróficas não aumentaram a acurácia de nenhum algoritmo (Tabela 3) ao serem adicionadas ao conjunto de variáveis ambientais. Porém, a adequabilidade estimada pelo *Random Forest* em conjunto com a dieta ótima estimada pelo *ADBM* apresentou o maior ajuste às densidades populacionais (Tabela 4) usando o critério de Akaike (Diniz-Filho *et al.* 2008). De acordo com o mesmo critério, *ADBM* sozinho apresentou o segundo melhor ajuste (Tabela 4). Considerando o conjunto conservador de dados sobre a densidade do predador, a adequabilidade estimada pelo Bioclim do modelo Bc+P apresentou o melhor ajuste aos dados embora a adequabilidade estimada pelo Bioclim do modelo Bc+Nmax apresentou um ajuste muito parecido (Tabela 5).

Tabela 3. Acurácia dos modelos de distribuição potencial de *Panthera onca*

Algoritmo	Modelo	AUC			
		Média	Desvio Padrão	Intervalo de Confiança	
				Limite inferior	Limite Superior
Bioclim	Bc	0.755	0.010	0.7488	0.7610
	Bc+Nmax	0.750	0.009	0.7445	0.7559
	Bc+P	0.756	0.010	0.7493	0.7621
Domain	Bc	0.814	0.006	0.8099	0.8178
	Bc+Nmax	0.817	0.006	0.8128	0.8202
	Bc+P	0.814	0.006	0.8103	0.8183
Random Forest	Bc	0.956	0.008	0.954	0.957
	Bc+Nmax	0.956	0.007	0.954	0.957
	Bc+P	0.950	0.008	0.949	0.952

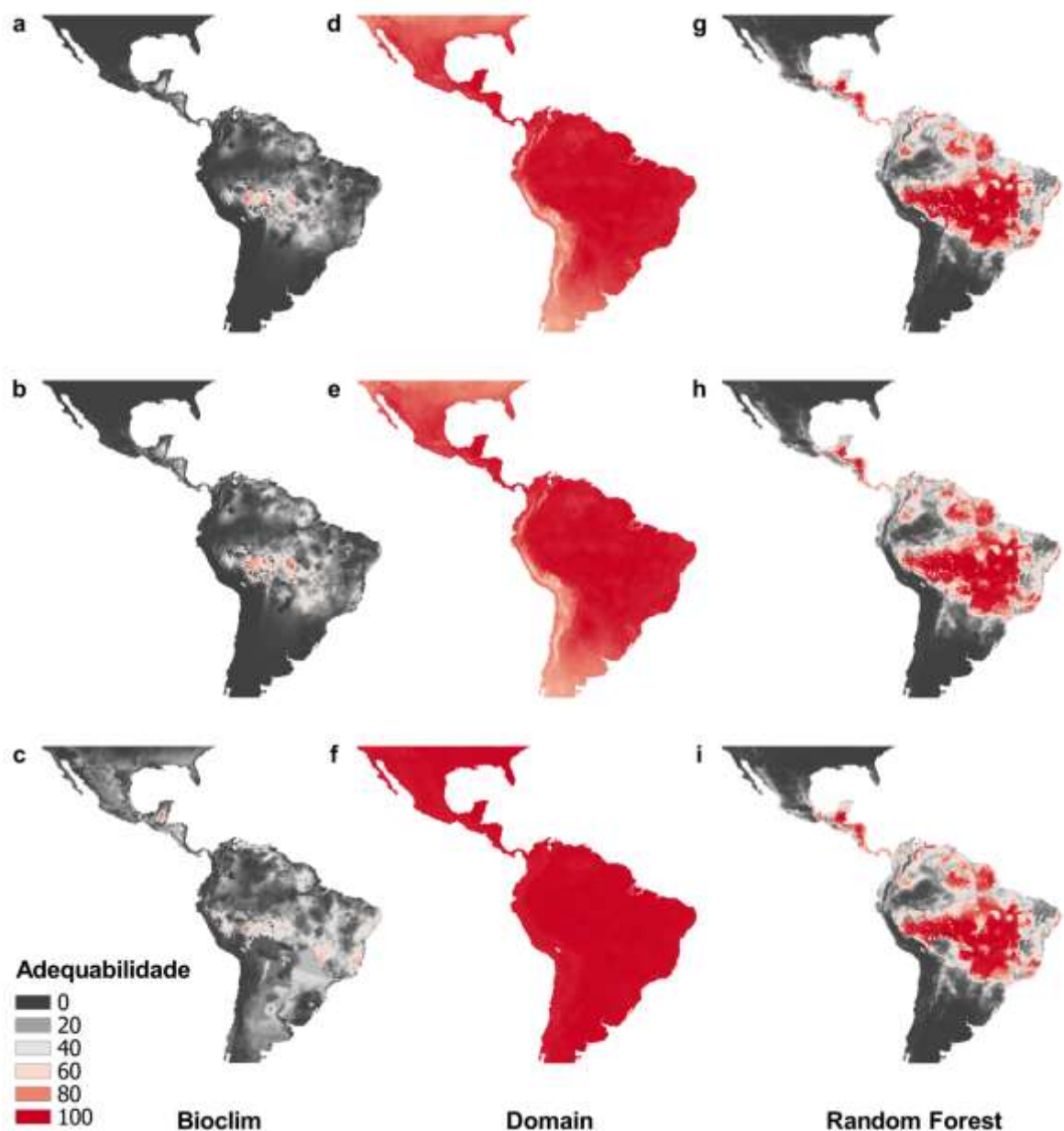


Figura 2. Mapas de adequabilidades de *Panthera onca* estimados pelos algoritmos Bioclim (Busby 1991), Domain (Carpenter et al. 1993) e *Random Forest*. A primeira linha (a, d e g) representam os modelos baseado apenas em variáveis bioclimáticas, a segunda linha (b, e e h) representam as estimativas baseadas em variáveis bioclimáticas e no modelo alométrico de densidade do predador (MDP, Carbone e Gittleman 2002) e a terceira linha (c, f e i) representam as estimativas baseadas em variáveis bioclimáticas e no modelo alométrico de amplitude de dieta (ADBM, Petchey et al. 2008).

A variação na dieta ótima prevista pelo ADBM explicou cerca de 30% da variação espacial na densidade de *P. onca* considerando o conjunto completo dos dados de densidade (Tabela 4) e cerca de 48% considerando o conjunto

conservador de dados de densidade (Tabela 5). As interações em conjunto explicaram 50% de toda a variação na densidade enquanto que a dieta ótima mais a adequabilidade estimada pelo Bioclim responderam por 56% da variação na dieta. Nenhuma adequabilidade estimada usando-se apenas variáveis bioclimáticas explicou mais que 35% da variação da densidade do predador.

Estes resultados indicam que as interações bióticas podem explicar parte dos padrões em grandes extensões geográficas (Braschler e Hill 2007, Van der Putten *et al.* 2010, Boulangeat *et al.* 2012, Van der Putten 2012), mas dependem de um “cenário” definido pelas variáveis climáticas (Soberón 2007, 2010). No presente trabalho, a presença da espécie em um determinado local é uma função do clima (e, teoricamente, de sua história). Uma vez que a espécie esteja presente, sua abundância será determinada pelas interações com outras espécies. Assim, entre dois pontos com adequabilidade climática equivalente, porém distantes entre si, a variação nas interações interespecíficas (variação na massa corporal média das presas, por exemplo) irá resultar em variação na abundância.

Boulangeat *et al.* (2012) encontraram padrão semelhante ao modelar a distribuição de 21 espécies de árvores nos Alpes. Os autores usaram um arcabouço teórico aninhado no qual as presenças são determinadas através de mecanismos pertinentes (e.g. clima no nível mais elevado e dispersão em um segundo nível) e o padrão da abundância é determinado, em seguida, como uma função, principalmente das interações interespecíficas.

Ao contrário das interações descritas pelo ADBM, aquelas descritas pelo MDP não explicaram satisfatoriamente a variação na densidade. Isto se deve ao fato de que este modelo prevê, assim como as adequabilidades (Austin 2007, Jiménez-

Valverde *et al.* 2009, VanDerWal *et al.* 2009, Tôrres *et al.* 2012), o máximo de densidade do predador, porém este máximo pode não ser realizado em função de inúmeros fatores como competição com outro predador (ou com o ser humano) ou a variação nas densidades reais das presas nos locais.

Embora ADBM também dependa das densidades reais das presas, não prevê diretamente o resultado biológico esperado pela realização do nicho, como em MDP, e isto pode variar muito em função da complexidade das relações de suas N-dimensões. Ao contrário, estima uma dimensão (ou um conjunto de dimensões, o ganho energético de cada presa, sumarizada pela dieta ótima, para ser mais preciso) e não assume a priori, qualquer tipo de realização. Portanto a correlação entre a densidade e ADBM é uma medida do quanto à variação espacial nas interações tróficas é importante para determinar a variação na densidade enquanto que a correlação entre MDP e a densidade é uma medida do quanto a realização do nicho prevista pelo modelo é congruente com aquela observada.

Os modelos de interações usados neste trabalho, no entanto, lançam mão de alguns pressupostos que, se relaxados têm potencial para alterar os resultados observados: 1) Os modelos assumem que as densidades das presas não mudam ao longo de espaço. No caso de relaxamento desse pressuposto, haveria uma maior variabilidade espacial das interações e uma maior taxa de substituição na importância das presas ao longo do espaço. Isto poderia permitir uma maior acurácia do modelo ao prever as presenças e ausências do predador, pois as restrições alimentares estariam mais evidentes no espaço; 2) as massas corporais dos animais envolvidos são iguais para todos os locais onde são encontrados.

Tabela 4. OLS das densidades (**conjunto completo**) em função das adequabilidades e modelos de interação. ADBM é a dieta ótima modelada por Petchey *et al.* (2008) e MDP é a densidade máxima do predador modelada por Carbone e Gittleman (2002). O símbolo ":" indica que o algoritmo (nome depois de ":") usou como variável preditora a interação (nome antes de ":").

Preditores	r ²	p	AICc	ΔAICc
Random Forest + ADBM	0.37	0.0004	185.48	0.00
ADBM	0.31	0.0003	186.30	0.83
Bioclim + ADBM	0.34	0.0008	187.05	1.57
Random Forest + ADBM + MDP	0.38	0.0011	187.53	2.05
ADBM + MDP	0.33	0.0010	187.63	2.16
Random Forest + ADBM + Random Forest * ADBM	0.37	0.0014	188.01	2.54
Domain + ADBM	0.32	0.0015	188.42	2.95
Bioclim + ADBM + MDP	0.36	0.0019	188.75	3.27
ADBM:Bioclim	0.25	0.0017	189.53	4.05
Bioclim + ADBM + Bioclim * ADBM	0.34	0.0028	189.73	4.25
Domain + ADBM + MDP	0.34	0.0033	190.10	4.62
ADBM:Random Forest	0.24	0.0023	190.11	4.63
MDP:Bioclim	0.23	0.0024	190.18	4.70
ADBM * MDP	0.33	0.0035	190.24	4.76
Random Forest	0.23	0.0027	190.38	4.90
MDP:Random Forest	0.23	0.0027	190.43	4.95
Domain + ADBM + Domain * ADBM	0.33	0.0042	190.64	5.16
Random Forest + ADBM + MDP + Random Forest * ADBM + Random Forest * MDP	0.41	0.0046	191.82	6.35
Bioclim	0.19	0.0067	192.16	6.69
Random Forest + MDP	0.24	0.0096	192.47	6.99
Bioclim + ADBM + MDP + Bioclim * ADBM + Bioclim * MDP	0.38	0.0083	193.45	7.97
Bioclim + MDP	0.21	0.0177	193.80	8.33
Domain + ADBM + MDP + Domain * ADBM + Domain * MDP	0.37	0.0096	193.85	8.37
Random Forest + MDP + Random Forest * MDP	0.26	0.0181	194.16	8.68
Bioclim + MDP + Bioclim * MDP	0.21	0.0448	196.36	10.89
ADBM:Domain	0.07	0.1077	197.28	11.81
MDP:Domain	0.07	0.1190	197.45	11.97
Domain	0.06	0.1308	197.61	12.13
MDP	0.04	0.2616	198.71	13.23
Domain + MDP	0.09	0.2189	199.27	13.80
Domain + MDP + Domain * MDP	0.12	0.2255	200.45	14.98

Tabela 5. OLS das densidades (**conjunto conservador**) em função das adequabilidades e modelos de interação. ADBM é a dieta ótima modelada por Petchey *et al.* (2008) e MDP é a densidade máxima do predador modelada por Carbone e Gittleman (2002). O símbolo ":" indica que o algoritmo (nome depois de ":") usou como variável preditora a interação (nome antes de ":").

Preditores	r2	p	AICc	Δ AICc
ADBM:Bioclim	0.502	0.0014	84.084	0.000
MDP:Bioclim	0.500	0.0015	84.153	0.069
ADBM	0.483	0.0020	84.739	0.654
Bioclim + ADBM	0.559	0.0032	85.512	1.427
Random Forest + ADBM	0.513	0.0065	87.201	3.116
ADBM + MDP	0.501	0.0077	87.625	3.541
Domain + ADBM	0.483	0.0099	88.226	4.141
Bioclim	0.349	0.0125	88.646	4.562
Bioclim + ADBM + MDP	0.562	0.0111	89.513	5.429
Bioclim + ADBM + Bioclim * ADBM	0.560	0.0116	89.614	5.529
Random Forest + ADBM + MDP	0.538	0.0156	90.440	6.356
Random Forest	0.245	0.0435	91.174	7.090
ADBM:Random Forest	0.243	0.0446	91.225	7.140
Random Forest + ADBM + Random Forest * ADBM	0.514	0.0213	91.299	7.214
ADBM * MDP	0.503	0.0244	91.673	7.588
Domain + ADBM + MDP	0.502	0.0246	91.705	7.620
Bioclim + MDP	0.359	0.0447	91.886	7.801
MDP:Random Forest	0.204	0.0688	92.071	7.986
Domain + ADBM + Domain * ADBM	0.486	0.0297	92.227	8.142
Random Forest + MDP	0.253	0.1293	94.468	10.384
ADBM:Domain	0.076	0.2855	94.612	10.527
Domain	0.065	0.3229	94.803	10.719
MDP:Domain	0.060	0.3435	94.897	10.812
MDP	0.000	0.9616	95.945	11.861
Bioclim + MDP + Bioclim * MDP	0.360	0.1115	95.979	11.894
Domain + MDP	0.071	0.5984	98.188	14.104
Random Forest + MDP + Random Forest * MDP	0.262	0.2514	98.389	14.305
Domain + ADBM + MDP + Domain * ADBM + Domain * MDP	0.571	0.0639	100.159	16.074
Bioclim + ADBM + MDP + Bioclim * ADBM + Bioclim * MDP	0.566	0.0677	100.369	16.285
Random Forest + ADBM + MDP + Random Forest * ADBM + Random Forest * MDP	0.542	0.0863	101.269	17.185
Domain + MDP + Domain * MDP	0.099	0.7030	101.777	17.693

Se a variação espacial das massas corporais de presas e predadores fossem admitidas, poderíamos esperar tanto um aumento na variabilidade e poder discriminatório das interações, quanto uma diminuição se a variação no tamanho apresentar efeito inverso ao da variação da densidade (e.g. se ambas seguirem a regra de equivalência energética). Apesar dos pressupostos restritivos, os resultados apresentados corroboram a ideia de que padrões em grande escala podem ser, parcialmente, explicados pelas interações interespecíficas. Em especial, por interações cuja importância só é medida em conjunto, como é o caso da relação predador-presa. Além disso, os resultados estão de acordo com o arcabouço teórico mais recente a cerca do efeito das interações sobre a distribuição (VanDerWal *et al.* 2009, Boulangeat *et al.* 2012).

4. Considerações finais

O principal resultado do trabalho é mostrar que as interações interespecíficas descritas através de mecanismos causais teóricos e que representam a maior parte das interações possíveis para uma espécie (um predador de topo, neste caso), da mesma forma que aquelas interações entre par de espécies mutuamente e fortemente dependentes, são componentes essenciais da distribuição em grande escala de um organismo. Este resultado é reforçado pela ideia de contribuições aninhadas na qual o padrão em grande escala das densidades populacionais depende das interações interespecíficas e das limitações à distribuição das espécies impostas pelo clima e capacidade de dispersão.

Um estudo futuro deve aumentar ainda mais o leque de interações investigadas como, por exemplo, a variação espacial na competição (potencial) entre dois

predadores de topo e como esta competição, em conjunto com as interações tróficas pode moldar o padrão de densidade de ambos predadores. Além disso, modelar as interações tróficas considerando que as presas também apresentam variação em suas densidades e que estas variações podem também ser explicadas pela relação com o predador pode aumentar a precisão dos modelos e avança ainda mais na incorporação da complexidade inerente às interações nos modelos de distribuição.

Por fim, os resultados deste trabalho têm potencial prático na conservação dos grandes predadores, como, por exemplo, na seleção de áreas prioritárias para a conservação, as áreas mais importantes seriam aquelas que fossem capazes de manter a maior densidade da espécie em questão e para isso, as interações são mais importantes que a adequabilidade climática.

5. Referências bibliográficas

- Abrahamczyk, S. and Kessler, M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. - *Journal of Ornithology* 151: 615–625.
- Araújo, M. B. and Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. - *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Araújo, M. B. and Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. - *Global Ecology and Biogeography* 16: 743–753.
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. - *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. - *Ecological Modelling* 200: 1–19.
- Barlow, A. et al. 2009. Coevolution of diet and prey-specific venom activity supports the role of selection in snake venom evolution. - *Proceedings of The Royal Society - Biological sciences* 276: 2443–9.
- Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567–593.

- Bastolla, U. et al. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. - *Nature* 458: 1018–1021.
- Boulangeat, I. et al. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. - *Ecology letters* 15: 584–93.
- Braschler, B. and Hill, J. K. 2007. Role of larval host plants in the climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. - *The Journal of animal ecology* 76: 415–23.
- Breiman, L. 2001. Random Forests (RE Schapire, Ed.). - *Machine Learning* 45: 5–32.
- Busby, J. R. 1991. BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. - In: Margules, C. R. and Austin, M. P. (eds), *Nature Conservation Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. CSIRO, pp. 64–68.
- Carbone, C. and Gittleman, J. L. 2002. A Common Rule for the Scaling of Carnivore Density. - *Science* 295: 2273–2276.
- Carpenter, G. et al. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. - *Biodiversity & Conservation* 2: 667–680.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. - *Nature* 290: 699–700.
- Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. - *Global Ecology and Biogeography* 17: 479–488.
- Diniz-Filho, J. et al. 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). - *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 339–349.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. 2009a. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction across Space and Time. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677–697.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. 2009b. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677–697.
- Feder, M. E. 2010. Physiology and global climate change. - *Annual review of physiology* 72: 123–5.
- Galetti, M. et al. 2011. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. - *Biota Neotropica* 11: 0–13.
- Gilman, S. E. et al. 2010. A framework for community interactions under climate change. - *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*: 1–7.
- Heikkinen, R. K. et al. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. - *Global Ecology and Biogeography* 16: 754–763.
- Holt, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 Suppl: 19659–65.

- Hortal, J. et al. 2012. Basic questions in biogeography and the (lack of) simplicity of species distributions: Putting species distribution models in the right place. - *Natureza & Conservação* 10: 106–116.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. (LA Real and JH Brown, Eds.). - *Amino Acids* 42: 1077–82.
- Ings, T. C. et al. 2009. Ecological networks--beyond food webs. - *The Journal of animal ecology* 78: 253–69.
- Isaac, N. J. B. et al. 2011. Taxonomic variation in size-density relationships challenges the notion of energy equivalence. - *Biology Letters* 7: 615–618.
- Jiménez-Valverde, A. et al. 2009. Species distribution models do not account for abundance: the case of arthropods on Terceira Island. - *Annales Zoologici Fennici* 46: 451–464.
- Kearney, M. and Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. - *Ecology letters* 12: 334–50.
- Leathwick, J. R. and Austin, M. P. 2001. Competitive Interactions between Tree Species in New Zealand's Old-Growth Indigenous Forests. - *Ecology* 82: 2560–2573.
- Lobo, J. M. et al. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. - *Ecography* 33: 103–114.
- Meier, E. S. et al. 2010. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. - *Ecography* 33: 1038–1048.
- Morales, J. M. and Vázquez, D. P. 2008. The effect of space in plant animal mutualistic networks: insights from a simulation study. - *Oikos* 117: 1362–1370.
- Olsson, D. M. and Nelson, L. S. 1975. The Nelder-Mead Simplex Procedure for Function Minimization. - *Technometrics* 17: 45–51.
- Owen-Smith, N. and Mills, M. G. L. 2008. Shifting prey selection generates contrasting herbivore dynamics within a large-mammal predator-prey web. - *Ecology* 89: 1120–33.
- Pearson, R. G. and Dawson, T. E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful. - *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.
- Petchey, O. L. et al. 2008. Size, foraging, and food web structure. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 4191–6.
- Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size (E Beck, HJB Birks, and EF Connor, Eds.). - Cambridge University Press.
- Peters, R. H. and Wassenberg, K. 1983. The effect of body size on animal abundance. - *Oecologia* 60: 89–96.
- Peterson, A. T. and Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. 10: 102–107.
- Pinto, S. M. and MacDougall, A. S. 2010. Dispersal limitation and environmental structure interact to restrict the occupation of optimal habitat. - *The American naturalist* 175: 675–86.

- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. - *Ecology Letters* 3: 349–361.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523–575.
- Rangel, T. and Loyola, R. 2012. Labeling Ecological Niche Models. - *Natureza & Conservação* 10: 119–126.
- Rezende, E. L. et al. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. - *Oikos* 116: 1919–1929.
- Schweiger, O. et al. 2012. Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics. - *Global Ecology and Biogeography* 21: 88–99.
- Sillero, N. 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. - *Ecological Modelling* 222: 1343–1346.
- Silva, M. and Downing, J. A. 1995. The allometric scaling of density and body mass: A nonlinear relationship for terrestrial mammals. - *The American Naturalist* 145: 704–727.
- Silva, M. et al. 2001. Effects of body mass, climate, geography, and census area on population density of terrestrial mammals. - *Global Ecology and Biogeography* 10: 469–485.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. - *Ecology letters* 10: 1115–23.
- Soberón, J. M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. - *Ecography* 33: 159–167.
- Tôrres, N. M. et al. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. - *Diversity and Distributions* 18: 615–627.
- Tylianakis, J. M. et al. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. - *Ecology Letters* 11: 1351–1363.
- Van der Putten, W. H. 2012. Climate Change, Aboveground-Belowground Interactions, and Species' Range Shifts. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 365–383.
- Van der Putten, W. H. et al. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. - *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365: 2025–34.
- VanDerWal, J. et al. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. - *The American naturalist* 174: 282–91.
- Vázquez, D. P. et al. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. - *Oikos* 116: 1120–1127.

- Vázquez, D. P. et al. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecology* 90: 2039–46.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 366: 2336–2350.
- Wisz, M. S. et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. - *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 15–30.

Considerações Finais

Como vários outros trabalhos têm mostrado recentemente (esta tese inclusa), os limites das distribuições em grande escala das espécies é definido, principalmente, por variáveis ambientais abióticas (Leathwick e Austin 2001, Araújo e Luoto 2007, Braschler e Hill 2007, Heikkinen et al. 2007, Tylianakis et al. 2008, Abrahamczyk e Kessler 2010, Gilman et al. 2010, Meier et al. 2010, Schweiger et al. 2012, Boulangeat et al. 2012), ou seja, é a realização espacial do nicho Grinnelliano. Além disso, estes trabalhos também concluem que a variação espacial em grande escala de atributos populacionais, como a densidade, por exemplo, são determinados primariamente pelas interações bióticas.

Portanto, o paradigma dicotômico no qual a distribuição em grande escala é determinada por fatores abióticos enquanto que as variáveis bióticas determinariam apenas variações em grande escala (Pulliam 2000, Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, 2010, Wiens 2011, Peterson e Soberón 2012, Wisz et al. 2013) deve ser visto como um paradigma aninhado no qual ambas as categorias de variáveis são responsáveis pela distribuição das espécies em grande escala, no entanto, enquanto as variáveis abióticas determinam os limites da distribuição as variáveis bióticas determinam os padrões populacionais dentro dos limites da distribuição (Abrahamczyk e Kessler 2010, Gilman et al. 2010, Meier et al. 2010, Schweiger et al. 2012, Boulangeat et al. 2012).

No entanto, o capítulo 1 aponta pra um papel central da competição na determinação de parte dos limites da distribuição de duas espécies de cupins do gênero *Cornitermes*. Isso se deve a duas razões: i) para as análises deste capítulo foi empregada uma técnica estatística ainda não usada no contexto de modelagem

de distribuição das espécies (Wisz et al. 2013), indicando que os efeitos das interações biológicas interespecíficas devem ser estudados por meio de técnicas mais sensíveis a seus efeitos e, portanto, parte dos trabalhos que não encontraram nenhum papel das interações biológicas sobre os limites das distribuições pode ser uma função da utilização de técnicas analíticas inadequada; ii) o fato de que as espécies estudadas apresentam características biológicas e ecológicas muito semelhantes, o que resulta em forte competição entre as espécies (as semelhanças biológicas e ecológicas implicam em utilização dos mesmos recursos, da mesma forma e durante ao mesmo tempo) (Begon et al. 2009).

Isto fica evidente quando se compara os resultados deste capítulo aos resultados do terceiro capítulo no qual as interações, modeladas como os efeitos alométricos de várias espécies de presas sobre a população de um predador, não aumentaram o poder preditivo dos modelos de distribuição potencial, em relação aos limites da distribuição do predador, mas aumentaram o poder preditivo de tais modelos em relação à variação espacial das densidades populacionais da espécie estudada. Portanto, quando se trata de interações menos específicas (como no caso de um predador e suas presas, ou seja, de uma espécie com várias outras das quais não depende individualmente) estas apresentam pouco ou nenhum efeito sobre os limites das distribuições das espécies envolvidas. No outro caso, quando as interações investigadas são aquelas entre pares de espécies nos quais ambas dependem fortemente uma das outras (*e.g.* competidores cogenéricos, casos extremos de especialização em relações mutualísticas ou tróficas) estas definem, em conjunto com variáveis abióticas, os limites da distribuição.

Além da contribuição teórica, este trabalho é relevante também para fins aplicados. Iniciativas conservacionistas que visam estabelecer redes de áreas

prioritárias para a conservação empregando-se técnicas de modelagem de distribuição potencial se beneficiariam da utilização de variáveis bióticas nos modelos, pois, tais variáveis ajudam a produzir estimativas mais acuradas sobre os limites da distribuição das espécies e sobre atributos populacionais dentro destes limites, ou seja, uma região com alta qualidade ambiental atribuída pelos modelos de distribuição potencial pode apresentar tanto grande populações da espécie que se planeja conservar quanto nenhum indivíduo (Tôrres et al. 2012), no entanto, ao se inserir as interações, a densidade populacional da espécie nessa região será estimada com menor incerteza, maximizando assim, a eficiência do programa de conservação.

Referências Bibliográficas

- Abrahamczyk, S. e Kessler, M. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, e assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. - *Journal of Ornithology* 151: 615–625.
- Araújo, M. B. e Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. - *Global Ecology e Biogeography* 16: 743–753.
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory e statistical modelling. - *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Austin, M. 2007. Species distribution models e ecological theory: A critical assessment e some possible new approaches. - *Ecological Modelling* 200: 1–19.
- Begon, M. *et al.* 2009. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. - John Wiley & Sons.
- Boulangéat, I. et al. 2012. Accounting for dispersal e biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions e their abundances. - *Ecology letters* 15: 584–93.
- Braschler, B. e Hill, J. K. 2007. Role of larval host plants in the climate-driven range expansion of the butterfly *Polygonia c-album*. - *The Journal of animal ecology* 76: 415–23.
- Gilman, S. E. et al. 2010. A framework for community interactions under climate change. - *Trends in ecology & evolution* : 1–7.

- Heikkinen, R. K. et al. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. - *Global Ecology e Biogeography* 16: 754–763.
- Leathwick, J. R. e Austin, M. P. 2001. Competitive Interactions between Tree Species in New Zealand's Old-Growth Indigenous Forests. - *Ecology* 82: 2560–2573.
- Meier, E. S. et al. 2010. Biotic e abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. - *Ecography* 33: 1038–1048.
- Pearson, R. G. e Dawson, T. E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful. - *Global Ecology e Biogeography* 12: 361–371.
- Peterson, A. T. e Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling e Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. 10: 102–107.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche e distribution. - *Ecology Letters* 3: 349–361.
- Schweiger, O. et al. 2012. Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics. - *Global Ecology e Biogeography* 21: 88–99.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian e Eltonian niches e geographic distributions of species. - *Ecology letters* 10: 1115–23.
- Soberón, J. 2010. Niche e area of distribution modeling: a population ecology perspective. - *Ecography* 33: 159–167.
- Tôrres, N. M. et al. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. - *Diversity e Distributions* 18: 615–627.
- Tylianakis, J. M. et al. 2008. Global change e species interactions in terrestrial ecosystems. - *Ecology Letters* 11: 1351–1363.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography e species interactions. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* 366: 2336–2350.
- Wisz, M. S. et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions e realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. - *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 15–30.

Apêndice

A1: Lista de referências contendo informações sobre a distribuição de *Cornitermes cumulans* e *Cornitermes silvestrii*

- Almeida, J. E. M. et al. 2000. Controle De Heterotermes Tenuis (Hagen) (Isoptera : Rhinotermitidae) E Cornitermes Cumulans (Kollar) (Isoptera : Termitidae) Com Inseticida Fipronil Associado Ao Fungo Entomopatogênico. - Arquivos do Instituto Biologico 67: 235–241.
- Bordereau, C. et al. 2002. Sex pheromone identified after Solid Phase Microextraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera, Nasutitermitinae). - Insectes Sociaux 49: 209–215.
- Buschini, M. 2006. Spatial Distribution Of Nests Of *Cornitermes Cumulans* (Isoptera : Termitidae) In A Pasture In The Municipality of Rio Claro (SP) , Brazil. - *Ambiência* 2: 65–72.
- Calderon, R. a and Constantino, R. 2007. A Survey of the Termite Fauna (Isoptera) of an Eucalypt Plantation in Central Brazil. - *Neotropical entomology* 36: 391–395.
- Canesin, A. et al. 2012. Eficiência de Formulações Granuladas e Líquidas de Inseticidas para Cupim de Montículo *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera : Termitidae). - *Bioassy* 7: 1–5.
- Carrijo, T. F. et al. 2008. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). - *Journal of Insect Conservation* 13: 575–581.
- Constantino, R. 2005. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. - In: Scariot, A. and Felfili, J. (eds), *Ecologia e Conservação do Cerrado*. Brasília. pp. 319–333.
- Cosarinsky, M. I. 2011. The nest growth of the neotropical mound-building termite, *Cornitermes cumulans*: a micromorphological analysis. - *Journal of insect science* 11: 122.
- Costa, P. S. 2011. Diversidade molecular de procariotos em solo de cupinzeiro e seu agente *Cornitermes cumulans* Diversidade molecular de procariotos em solo de cupinzeiro e seu agente *Cornitermes cumulans*. 70.
- Costa, D. A. et al. 2009. Inquilines and Invertebrate Fauna Associated With Termite Nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera , Termitidae) in the Study Area Sampling. - *Sociobiology* 53: 443–454.
- Costa-Leonardo, A. M. and Hafig, I. 2010. A novel tegumental gland in female imagoes of the neotropical termite *Cornitermes cumulans* (Isoptera, termitidae, syntermitinae). - *Microscopy research and technique* 73: 1005–8.
- Cunha, H. F. and Orlando, T. Y. da S. 2011. Functional composition of termite species in areas of abandoned pasture and in secondary succession of the Parque Estadual Altamiro de Moura Pacheco , Goiás , Brazil abandonada e em sucessão secundária do parque estadual. - *Bioscience Journal* 27: 986–992.

- Cunha, H. F. et al. 2006. Termite (Isoptera) Assemblages in Some Regions of the Goiás State, Brazil. - *Sociobiology* 47: 1–14.
- Cunha, H. F. et al. 2010. Relação Espécie-Área em Cupinzeiros de Pastagem, Goiânia-GO, Brasil. - *EntomoBrasilis* 3: 60–63.
- Davies, R. G. et al. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. - *Journal of Tropical Ecology* 19: 509–524.
- Diehl, E. et al. 2005. Riqueza e composição das comunidades de formigas e de térmitas na floresta nacional de São Francisco de paula (Flona-SFP), RS. - *Acta Biologica Leopoldensia* 27: 99–106.
- Florencio, D. F. and Diehl, E. 2006. Termitofauna (Insecta, Isoptera) em Remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual em São Leopoldo , Rio Grande do Sul , Brasil. - *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 505–511.
- Galbiati, C. and DeSouza, O. 2005. Diversity Patterns in Termite Communities : Species-Area Relationship , Alpha and Beta Diversity (Isoptera : Termitidae). - *Sociobiology* 45: 1–12.
- Gallego-Ropero, M. C. et al. 2013. Formigas (Hymenoptera, Formicidae) Associadas a Ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera, Termitidae) no Cerrado do Planalto Central do Brasil. - *EntomoBrasilis* 6: 97–101.
- Gontijo, T. A. and Domingos, D. J. 1991. Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in south-east Brazil. - *Journal of Tropical* 7: 523–529.
- Grieco, M. A. B. et al. 2013. Microbial community diversity in the gut of the South American termite *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae). - *Microbial ecology* 65: 197–204.
- Lima, S. S. De et al. 2011. Relação entre a presença de cupinzeiros e a degradação de pastagens. - *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 46: 1699–1706.
- Mariconi, F. A. M. et al. 1996. CONTROLE DO CUPIM-DE-MONTE *Cornitermes cumulans* (KOLLAR, 1832) COM FORMULAÇÕES LÍQUIDAS DE CLORPIRIFÓS E ENDOSSULFAN. - *Scientia Agricola* in press.
- Marins, A. and Desouza, O. 2008. Nestmate Recognition in *Cornitermes cumulans* Termites (Insecta : Isoptera) MATERIAL & METHODS. - *Sociobiology* 51: 1–10.
- Mathews, A. G. A. 1977. Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil. - *Academia Brasileira de Ciências*.
- Neves, P. J. and Alves, S. B. 1999. CONTROLE ASSOCIADO DE *Cornitermes cumulans* (KOLLAR, 1832) (ISOPTERA: TERMITIDAE) COM *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* E IMIDACLOPRID. - *Scientia Agricola* 56: 1–7.

- Nuñez, B. 2010. Diversidade e Distribuição da Termitofauna no Ecótono Cerrado / Caatinga no Sul do Piauí Frente à Expansão Agrícola. 71.
- Oliveira, D. E. de 2009. Estrutura espacial da assembléia de cupins (Isoptera) em cerrado sensu stricto do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. 52.
- Peres Filho, O. et al. 2012. Distribuição espacial de cupinzeiros de *Cornitermes snyderi* (Isoptera: Termitidae) e sua associação com teca. - *Pesquisa Florestal Brasileira* 32: 59–66.
- Prestes, A. C. and Cunha, H. F. 2012. Interações entre cupins (Isoptera) e formigas (Hymenoptera) co-habitantes em cupinzeiros epígeos. - *Revista de Biotecnologia Ciência* 1: 50–60.
- Puker, A. et al. 2012. New Records of Termite Hosts for Two Species of *Hoplopyga*, With Notes on the Life Cycle of *Hoplopyga brasiliensis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). - *Annals of the Entomological Society of America* 105: 872–878.
- Rosa, C. S. et al. 2008. Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera ; Isoptera , Nasutitermitinae) by. - *Sociobiology* 51: 191–198.
- Rückamp, D. et al. 2012. Soil genesis and heterogeneity of phosphorus forms and carbon below mounds inhabited by primary and secondary termites. - *Geoderma* 170: 239–250.
- Zerbini, A. de S. 2011. Padrões de diversidade de macrofauna associada a cupinzeiros em pastagens. 43.

A2: Lista de referências contendo dados de dieta de *Panthera onca*

- Aranda, M. and Sanchez-Cordero, V. 1996. Prey Spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in Tropical Forests of Mexico. - *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 65–67.
- Astete, S. et al. 2008. Comparative Ecology of Jaguars in Brazil. - *Cat News*: 9–14.
- Azevedo, F. C. C. 2008. Food Habits and Livestock Depredation of Sympatric Jaguars and Pumas in the Iguaçu National Park Area, South Brazil. - *Biotropica* 40: 494–500.
- Azevedo, F. C. C. De and Murray, D. 2007. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. - *Biological Conservation* 137: 391–402.
- Crawshaw, P. G. and Quigley, H. B. 2002. Jaguar and puma feeding habits in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, with implications for their management and conservation. - In: Medellín, R. A. et al. (eds), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica, pp. 223–227.
- Dalponete, J. C. 2002. Dieta del jaguar y depredación de ganado en el norte del Pantanal, Brasil. - In: Medellín, R. A. et al. (eds), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica, pp. 647.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 271–283.
- Foster, R. J. et al. 2010. Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. - *Journal of Zoology* 280: 309–318.
- Garla, R. C. and Setz, E. Z. F. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) Food Habits in Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. - *Biotropica* 33: 691–696.
- Kuroiwa, A. and Ascorra, C. 2002. Dieta y densidad de posibles presas de jaguar en las inmediaciones de la zona de reserva Tambopata-Candamo, Peru. - In: Medellín, R. A. et al. (eds), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica, pp. 647.
- Matsuda, I. and Izawa, K. 2008. Predation of wild spider monkeys at La Macarena, Colombia. - *Primates; journal of primatology* 49: 65–8.
- Núñez, R. et al. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. - *Journal of Zoology* 252: 373–379.
- Olmos, F. 1994. Jaguar predation on muriqui *Brachyteles arachnoides*. - *Neotropical Primates* 2: 16.
- Ortega-Huerta, M. a. and Medley, K. E. 1999. Landscape analysis of jaguar (*Panthera onca*) habitat using sighting records in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. - *Environmental Conservation* 26: 257–269.

- Ramalho, E. E. 2006. Uso Do Habitat E Dieta Da Onça-Pintada (*Panthera Onca*) Em Uma Área De Várzea, Reserva De Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazônia Central, Brasil. 47.
- Rosas-rosas, O. C. et al. 2008. Jaguar and Puma Predation on Cattle Calves in Northeastern Sonora , Mexico. - *Rangeland Ecology & Management* 61: 554–560.
- Schiaffino, K. et al. 2002. Depredacion de cerdos domésticos por jaguar en un área rural vecina a un parque Nacional en el noreste de Argentina. - In: Medellín, R. A. et al. (eds), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica, pp. 647.
- Silveira, L. 2004. Ecologia comparada e conseração da Onça-pintada (*Panthera onca*) e Onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal.
- Taber, A. B. et al. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. - *Biotropica* 29: 204–213.
- Weckel, M. and Giuliano, W. 2006. Cockscomb Revisited: Jaguar Diet in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary , Belize. - *National Wildlife* 38: 687–690.

A3: Lista de referências contendo dados sobre massa corporal das presas de *Panthera onca*

- Castro-Arellano, I. et al. 2000. Philander opossum. - Mammalian Species 638: 1–8.
- Chapman, J. A. et al. 1980. Sylvilagus floridanus. - Mammalian Species 136: 1–8.
- Dalponete, J. C. 2009. Lycalopex vetulus (Carnivora: Canidae). - Mammalian Species 847: 1–7.
- Davis, S. M. F. A. L. C. 1992. Systematics and Body Size: Implications for Feeding Adaptations in New World Monkeys. - American Journal of Physical Anthropology 88: 415–468.
- Duarte, J. M. B. 1997. Biologia e conservação de cervídeos Sul-Americanos: Blastocerus, Ozotoceros e Mazama. - FUNEP.
- Eisenberg, J. F. and Redford, K. H. 1992. Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. - University of Chicago Press.
- Eisenberg, J. F. and Redford, K. H. 2000. Mammals of the Neotropics, Volume 3: Ecuador, Bolívia, Brazil. - University of Chicago Press.
- Emmons, L. and Feer, F. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. - University of Chicago Press.
- Fritzell, E. K. and Haroldson, K. J. 1982. Urocyon cinereoargenteus. - Mammalian Species 189: 1–8.
- Gompper, M. E. 1995. Nasua narica. - Mammalian Species 487: 1–10.
- Jack, K. 2010. The cebines: toward an explanation of variable social structure. - In: Campbell, C. J. et al. (eds), Primates in perspective. 2nd ed.n. Oxford University Press, in press.
- Kinlaw, A. 1995. Spilogale putorius. - Mammalian Species 511: 1–7.
- Lotze, J. H. and Anderson, S. 1979. Procyon lotor. - Mammalian Species 119: 1–8.
- MacManus, J. J. 1974. Didelphis virginiana. - Mammalian Species 40: 1–6.
- McBee, K. and Baker, R. 1982. Dasypus novemcintus. - Mammalian Species 162: 1–9.
- Nowak, R. M. 2005. Walker's Carnivores of the World. - Johns Hopkins University Press.
- Prange, S. and Prange, T. J. 2009. Bassaricyon gabbii (Carnivora: Procyonidae). - Mammalian Species 826: 1–7.
- Smith, W. P. 1991. Odocoileus virginianus. - Mammalian Species 388: 1–13.

- Sowls, L. K. 1997. Javelinas and Other Peccaries: Their Biology, Management, and Use. - Texas A&M University Press.
- Ungerfeld, R. et al. 2008. Reproductive biology of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): a review. - *Acta veterinaria Scandinavica* 50: 16.
- Vieira, M. V. and De Almeida Cunha, A. 2008. Scaling body mass and use of space in three species of marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. - *Austral Ecology* 33: 872–879.