



Universidade Federal de Goiás  
Instituto de Ciências Biológicas



Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução

# **MACROECOLOGIA EVOLUTIVA DE MORCEGOS DO NOVO MUNDO: UMA ABORDAGEM FILOGENÉTICA**

Danilo de Siqueira Fortunato

Goiânia – 2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES

### E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFMG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFMG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

#### 1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação     Tese

#### 2. Nome completo do autor

Danilo de Siqueira Fortunato

#### 3. Título do trabalho

Macroecologia evolutiva de morcegos do novo mundo: uma abordagem filogenética

#### 4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento

SIM     NÃO<sup>1</sup>

**[1]** Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

- a)** consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a);
- b)** novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

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

**Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.**



Documento assinado eletronicamente por **DANILO DE SIQUEIRA FORTUNATO, Discente**, em 30/03/2021, às 18:10, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

Documento assinado eletronicamente por **Crisoforo Fabricio Villalobos Camacho, Usuário Externo**, em 15/04/2021, às 14:02, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1975865** e o código CRC **79438528**.

Universidade Federal de Goiás

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução

Danilo de Siqueira Fortunato

**MACROECOLOGIA EVOLUTIVA DE MORCEGOS DO  
NOVO MUNDO: UMA ABORDAGEM FILOGENÉTICA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de doutor em Ecologia e Evolução. Área de Concentração: Ecologia e Evolução

Linha de pesquisa: Macroecologia e Ecologia de Comunidades

**Orientador: Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho**

**Co-orientador: José Alexandre Felizola Diniz Filho**

Goiânia – 2019

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

Fortunato, Danilo de Siqueira

Macroecologia evolutiva de morcegos do Novo Mundo: uma abordagem filogenética [manuscrito] / Danilo de Siqueira Fortunato. - 2019.

CLXI, 159 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho; co orientador Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2019.

Bibliografia. Anexos.

1. Diversidade Beta. 2. Conservatismo de nicho. 3. Endemismo filogenético. 4. Regra de Rapoport. 5. Efeito histórico. I. Camacho, Crisóforo Fabricio Villalobos, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**ATA DE DEFESA DE TESE**

Ata Nº **90** da sessão de Defesa de Tese de **Danilo de Siqueira Fortunato** que confere o título de **Doutor em Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **vinte e oito dias do mês de agosto de 2019 (28/08/2019)**, a partir das 13h, no Auditório do CERCOMP (UFG), realizou-se a sessão pública de Defesa de Tese intitulada "**Macroecologia evolutiva de morcegos do novo mundo: uma abordagem filogenética**". Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Professor Doutor Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho (ICB/UFG-via videoconferência)**; com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Professor Doutor André Felipe Barreto (IB/UnB)**, membro titular externo; **Professor Doutor Pablo Ariel Martínez (Depto Biologia/UFS-via videoconferência)**, membro titular externo, **Professor Doutor Renan Maestri (Depto Ecologia/UFRGS-via videoconferência)**, membro titular externo; e **Doutor Frederico Augusto Martins Valtuille Faleiro (ICB/UFG)**, membro titular interno. Durante a argüição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Tese tendo sido o candidato aprovado pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Professor Doutor Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e oito dias do mês de agosto de 2019 (28/08/2019)**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Crisoforo Fabricio Villalobos Camacho, Usuário Externo**, em 29/03/2021, às 15:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Pablo Ariel Martinez, Usuário Externo**, em 29/03/2021, às 16:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **ANDRE FELIPE BARRETO LIMA, Usuário Externo**, em 29/03/2021, às 16:19, conforme horário oficial de



Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Renan Maestri, Usuário Externo**, em 29/03/2021, às 16:27, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Frederico Augusto Martins Valtuille Faleiro, Usuário Externo**, em 29/03/2021, às 19:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1970817** e o código CRC **E2B015C8**.

---

Referência: Processo nº 23070.016297/2021-30

SEI nº 1970817

*“Eu quase que nada não sei. Mas desconfio de muita coisa.”*

*Guimarães Rosa*

## AGRADECIMENTOS

Ao longo destes quatro anos e meio de doutorado tenho muito a agradecer a todos que de algum modo fizeram parte da minha vida neste período, em especial a algumas pessoas presentes em momentos importantes dessa jornada.

Mas primeiramente quero agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução por toda estrutura e apoio oferecidos, em especial ao professor **Rafael Loyola** que foi coordenador durante parte do meu doutorado e também foi o revisor de meus relatórios anuais. Agradeço pela compreensão com os problemas que enfrentei e pela visão do componente humano. Agradeço também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado que possibilitou minha permanência aqui em Goiânia e minha dedicação total ao desenvolvimento da tese.

Agradeço ao meu orientador **Fabricio Villalobos** e ao meu co-orientador **José Alexandre** que sempre acreditaram na minha capacidade e me encorajaram em cada um dos desafios ao longo desses anos.

Agradeço a minha orientadora de mestrado **Ludmilla Moura de Souza Aguiar** e a meu co-orientador de mestrado **Mário Almeida Neto** que me apoiaram nos primeiros desafios da vida acadêmica. Agradeço também aos professores **Thiago Rangel** e **Matheus Lima Ribeiro** por participarem da banca de qualificação. Agradeço a todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução com os quais tive a oportunidade de expandir os horizontes do conhecimento nas disciplinas, em especial aos professores **Thiago Rangel** e **Adriano Melo** com os quais tive a oportunidade de fazer meus estágios em docência.

Agradeço a todos os estudantes de graduação em ecologia e análise ambiental com os quais tive a oportunidade de conviver nas disciplinas do estágio docente, e em especial a alguns que se tornaram verdadeiros amigos, **Gabriela Alves** e **Vini Caetano**, para os quais eu tento ser um conselheiro sobre a vida acadêmica e tenho uma grande satisfação de vê-los trilando o caminho da ciência.

Agradeço ao casal de amigos, **Willy Jess** e **Leonilia Jess**, que me acolheu quase como um filho/sobrinho nos momentos iniciais da minha adaptação em Goiânia.

Agradeço a todo pessoal do LETS (Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese) que se tornaram, ao longo destes quatro anos e meio, quase uma família para mim. Em especial aos parceiros **Luciano Fabris Sgarbi** e **Jesus Pinto-Ledezma**, que foram meus companheiros de casa e trabalho, me apoiando, criticando e incentivando nos momentos iniciais. Agradeço especialmente ao **Lucas Jardim** que se tornou um grande amigo nesse período, agradeço por toda compreensão, paciência, disponibilidade para discutir sobre os temas da tese e sobre temas gerais relacionados a área de macroecologia e métodos comparativos. Agradeço especialmente a **Kelly Souza** que se tornou uma grande amiga e incentivadora ao longo do trabalho. Agradeço especialmente também a **Lorena Simon**, ao **Davi Alves**, ao **Fabício Rodrigues**, ao **Renato Dalacorte**, ao **Marcelo Weber** e ao **Cristian Dambrós** pelos bons momentos de discussão no café e todo incentivo e apoio nos momentos iniciais desta caminhada. Agradeço também a **Larissa Pereira** e a **Elisa Barreto** que foram fundamentais nas discussões sobre processos macroevolutivos ao longo do período da minha qualificação, e pelas quais tenho grande respeito e admiração pelo incrível trabalho que fazem.

Agradeço ao pessoal do Laboratório de Biogeografia da Conservação, em especial a **Nayara Rezende** que ao longo desses três anos e meio de convívio se tornou uma grande amiga e incentivadora do trabalho. Agradeço também ao **Fernando Resende** que sempre estava de bom humor e disposto a conversar.

Agradeço a todo o pessoal a turma de ingressantes de 2015 do Programa de Pós-Graduação, em especial à **Leila Meyer** e ao **Vinícius Reis**, que foram companheiros nessa jornada e sempre me incentivaram, apoiaram e estavam dispostos a discutir os resultados da tese. Senti muita falta deles aqui em Goiânia quando estavam fazendo o estágio sanduíche, ainda sinto, desde que defenderam e foram embora de Goiânia.

Agradeço a toda minha família, em especial aos meus pais **Maurício Fortunato** e **Maria José de Siqueira**, pelos quais sempre tentei ser um bom filho que não desse nenhum trabalho. Mesmo com toda dificuldade eles sempre me incentivaram e acreditaram no meu potencial, eu não estaria aqui sem o apoio deles! Acho que só consegui chegar até o final dessa jornada como uma forma de retornar tudo o que eles fizeram por mim. Sinto muita falta deles em toda essa jornada, sinto muito não conseguir ter sido um melhor filho e estar mais próximos deles.

Agradeço especialmente a minha tia **Márcia Fortunato**, que nos deixou de repente no meio dessa jornada, e sempre foi uma pessoa muito amorosa comigo. Minha tia foi a pessoa que me despertou para as ciências naturais, e me ensinou a ver a beleza maravilhosa da natureza, das espécies, dos besouros... E também o grande respeito pela dádiva da vida de cada ser vivo desse planeta. Nós pegávamos os bichos admirávamos e soltávamos. Me ensinou a admirar a noite, quando catávamos vaga-lumes para soltar dentro do quarto a noite! Me estimulou para as artes, desenho, pintura, música, etc.

Agradeço à **Universidade Federal de Goiás** pela incrível estrutura disponibilizada! Em especial agradeço ao **Centro de Práticas Corporais**, um programa de extensão da **Faculdade de Educação Física e Dança**, onde tive a oportunidade de exercitar o corpo e tentar desligar a mente por alguns momentos durante esses quatro anos em meio, a piscina olímpica vai deixar saudades. Lá também pratiquei hatha yoga, dança de salão e musculação. As atividades físicas sempre foram para mim um alívio para todo estresse e ansiedade. Agradeço também ao **Saudavelmente**, um programa de saúde mental desenvolvido pela Pró-Reitoria de Assuntos Estudantis, onde tive apoio psicológico e acompanhamento psiquiátrico durante grande parte deste período do doutorado, e sem o qual com certeza eu não conseguiria terminar a tese. Agradeço pelo Restaurante Universitário e ao subsídio no valor da refeição mesmo para estudantes de Pós-Graduação, o que permitiu que me mantivesse aqui em Goiânia me dedicando 100% a conclusão, mesmo depois do fim do período de bolsa. UFG você é demais!

Agradeço ainda a todos os meus professores desde a pré-escola até ao fim do último nível da pós-graduação. Minha primeira professora foi minha **mãe**. Com certeza todos vocês foram fundamentais nessa jornada! Como professores, cada um de vocês encantou e despertou em mim a curiosidade e o amor pelo conhecimento! Vocês são incríveis! Gostaria muito de lembrar o nome de cada um de vocês e ter a oportunidade de agradecer.

Por hora, vou agradecer aos professores que marcaram minha trajetória final como estudante. Agradeço aos professores do curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Uberlândia, em especial ao professor **Ariovaldo Giaretta** que me abriu a mente para as relações históricas evolutivas; ao professor **Ivan Schiavini** que me despertou para a compreensão dos processos ecológicos a partir da história de vida de uma planta; à professora **Cecilia Lomônaco** que me incentivou e me deu base para a compreensão dos processos evolutivos; e ao professor **Adriano Santos** que me mostrou como podemos compreender os processos evolutivos estudando as marcas do passado.

Vocês foram fundamentais para o caminho que trilhei! Mesmo que eu não soubesse disso de forma clara, e que tenha chegado até aqui por um caminho tão tortuoso, hoje vejo que essas áreas do conhecimento estão na base de todo meu doutorado e nas questões que quero estudar pelo resto da minha vida.

Agradeço por fim a **Deus!** Por ter colocado tantas pessoas maravilhosas no meu caminho!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	15
ABSTRACT .....	17
APRESENTAÇÃO.....	19
INTRODUÇÃO GERAL .....	20
REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS.....	23
CAPÍTULO 1 .....	25
RESUMO.....	26
INTRODUÇÃO .....	27
MATERIAL E MÉTODOS .....	33
<i>Base de dados.....</i>	33
<i>Covariação da diversidade .....</i>	34
<i>Evolução de Atributos Funcionais .....</i>	38
RESULTADOS .....	39
<i>Diversidade Taxonômica - Riqueza de Espécies.....</i>	39
<i>Diversidade Filogenética .....</i>	46
<i>Evolução de Atributos Funcionais .....</i>	51
DISCUSSÃO .....	52
<i>Gradiente de diversidade de espécies .....</i>	52
<i>Diferenças entre diversidade e entre Escalas .....</i>	57
<i>Evolução de Atributos e similaridade entre diversidade filogenética e funcional .</i>	59
CONCLUSÃO .....	61
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	72
CAPÍTULO 2 .....	89
RESUMO.....	90
1 INTRODUÇÃO .....	91
2 MATERIAL E MÉTODOS .....	96
2.1 <i>Base de Dados.....</i>	96
2.2 <i>Métricas de Biodiversidade.....</i>	97
2.3 <i>Estimativa de Endemismo Filogenético .....</i>	97
2.4 <i>Endemismo Filogenético Relativo e definição de áreas de paleo-endemismo e neo-endemismo (CANAPE).....</i>	98
2.5 <i>Gradiente de idade das áreas de endemismo filogenético.....</i>	99
2.6 <i>Variáveis ambientais e estabilidade climática.....</i>	99
2.7 <i>Análises estatísticas.....</i>	100

3 RESULTADOS .....	101
4 DISCUSSÃO .....	111
5 CONCLUSÃO .....	117
AGRADECIMENTOS .....	118
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	119
CAPÍTULO 3 .....	128
RESUMO .....	129
1 INTRODUÇÃO .....	131
2 MATERIAL E MÉTODOS .....	136
2.1 Base de dados.....	136
2.2 Análises de dados.....	137
2.3 Modelo nulo.....	138
3 RESULTADOS .....	139
4 DISCUSSÃO .....	143
5 CONCLUSÃO .....	148
AGRADECIMENTOS .....	148
REFERÊNCIAS.....	149
CONCLUSÃO GERAL .....	158

## RESUMO

A macroecologia estuda padrões ecológicos em grandes escalas espaciais, nestas escalas a principal fonte de informação é a distribuição geográfica das espécies. A partir da distribuição das espécies surgem padrões espaciais de riqueza, de tamanho de distribuição geográfico e endemismo. Mais recentemente, a macroecologia evolutiva vem propondo uma nova abordagem sobre os padrões macroecológicos de biodiversidade ao usar métricas que combinam o efeito do acúmulo de tempo evolutivo em conjunto com elemento básico da macroecologia, a área de distribuição das espécies. Nesta tese, exploramos como outra perspectiva dos padrões de biodiversidade pode ser obtida usando a diversidade filogenética e o endemismo filogenético, e como a resposta de evolução dos tamanhos de distribuição mudam entre partes da filogenia. Primeiro testamos como os padrões de diversidade beta podem evidenciar que processos ecológicos e evolutivos atuam com intensidade diferente ao longo das escalas e são determinantes do padrão geográfico de diversidade. Nós encontramos que quando consideramos apenas a diversidade filogenética, em pequenas escalas, a diversidade beta é importante para o aumento de diversidade nos trópicos. Em maiores escalas, e para a riqueza de espécies, o gradiente de diversidade é determinado por um efeito de retirada de espécies em áreas com temperatura mais sazonal em direção a região subtropical. Em seguida, testamos o efeito da estabilidade climática no passado como um determinante do padrão de endemismo filogenético, que capta o acúmulo do tempo evolutivo em área de distribuição restrita, em regiões mais estáveis ao longo dos ciclos glaciais. Nós encontramos que áreas mais estáveis apresentaram endemismo filogenético mais profundo. Encontramos também que áreas de paleo-endemismo estão concentradas em áreas mais estáveis do que áreas de endemismo misto. Porém, áreas de neo-endemismo estão em locais estáveis em regiões intáveis e áreas de super-endemismo estão localizadas em áreas climaticamente estáveis que apresentam condições de isolamento por distâncias, as ilhas do Caribe. Por fim, testamos como a origem histórica dos grupos pode afetar a resposta de evolução do tamanho de distribuição em relação ao atributo climático de nicho das espécies. Encontramos que espécies de grupos de origem temperada tendem a ter maior tamanho de distribuição em áreas mais frias e sazonais, seguindo um efeito de Rapoport de acordo com a hipótese de variabilidade climática. Enquanto espécies de grupos de origem tropical tendem a ampliar sua distribuição em áreas menos sazonais, apresentando um padrão contrário ao efeito de Rapoport, indicando um efeito histórico determinado por uma tendência de conservatismo filogenético das preferências climáticas ancestrais.

Desta forma, nessa tese mostramos algumas alternativas de como integrar os principais padrões geográficos de biodiversidade por meio de uma abordagem de macroecologia evolutiva baseada em filogenias para uma melhor compreensão dos processos macroecológicos e macroevolutivos.

**Palavras-chave:** Relação diversidade local-regional, diversidade beta, conservatismo de nicho, endemismo filogenético, refúgios climáticos, CANAPE, hipótese de variabilidade climática, tamanho de distribuição geográfica, regra de Rapoport, efeito histórico.

## **ABSTRACT**

Macroecology studies ecological patterns on large spatial scales, at these scales the main source of information is the geographical distribution of species. From the distribution of species emerge spatial patterns of richness, geographic range size, and endemism. Recently, evolutionary macroecology has been proposing a new approach to macroecological patterns of biodiversity when using metrics that combine the effect of time accumulation with the basic element of macroecology, the area of distribution of the species. In this thesis, we explore how another perspective of the biodiversity patterns can be obtained using phylogenetic diversity, phylogenetic endemism and how the evolutionary response of distribution sizes changes between parts of the phylogeny. First, we tested how beta diversity can evince ecological and evolutionary processes that act with different intensity along spatial scales and are determinants of the geographical pattern of biodiversity. We find that when we consider only small-scale phylogenetic diversity, beta diversity is important for increasing diversity in the tropics. On larger scales, and for species richness on all scales, the diversity gradient is determined by an effect of species removal in areas with a more seasonal temperature towards the subtropical region. We tested the effect of climate stability in the past as a determinant of the phylogenetic endemism pattern, that captures the accumulation of evolutionary time in a restricted distribution area, in more stable regions throughout the glacial cycles. We find that more stable areas presented deeper phylogenetic endemism, and also that areas of paleo-endemism are concentrated in more stable areas than areas of mixed endemism. However, areas of neo-endemism are located in stable areas surrounded by unstable regions and areas of super endemism are located in climatically stable areas that present conditions of isolation by distances, as in the Caribbean islands. Lastly, we tested how the historical origin of groups can affect the range size evolution in relation to the climatic attribute of the species niches. We found that species of groups of temperate origin tend to have larger range sizes in colder and seasonal areas, following a Rapoport effect as a function of climate variability. Conversely, species of groups of tropical origin tend to broaden their range sizes in less seasonal areas, presenting a pattern contrary to the Rapoport effect, indicating a historical effect, determined by a trend of phylogenetic conservatism of ancestral climate preferences. Thus, in this thesis, we show some alternatives of how to integrate the main geographic patterns of biodiversity through an evolutionary macroecology approach based on phylogenies for a better understanding of macroecological and macroevolutionary processes.

**Keywords:** Local-regional diversity relationship, beta diversity, niche conservatism, phylogenetic endemism, climate refuges, CANAPE, climate variability hypothesis, species range size, Rapoport rule, historical effect.

## APRESENTAÇÃO

A tese inclui uma introdução geral, três capítulos e conclusão geral. Na introdução geral apresento as principais relações entre os padrões de diversidade de espécies, o padrão de endemismo e o padrão de evolução do tamanho das distribuições geográficas em resposta a evolução dos atributos climáticos de nicho. No primeiro capítulo “*Efeito dos gradientes ambientais no escalonamento da diversidade taxonômica, funcional e filogenética de morcegos neotropicais*” testamos a hipótese de covariação da diversidade ao longo de gradientes ambientais de produtividade/energia, de heterogeneidade espacial da produtividade/energia e da sazonalidade climática. Ao longo das escalas comparamos as respostas da diversidade beta como um determinante do gradiente de diversidade regional em morcegos. Procuramos encontrar mudança nos efeitos determinantes do padrão de beta diversidade em função da escala espacial, mais especificamente tentando encontrar efeitos relacionados a heterogeneidade sendo determinantes de processos mais locais observados em pequena escala, e efeitos relacionados ao macroclima ao longo da latitude sendo determinantes de processos mais regionais observados no padrão de escalas maiores. No segundo capítulo “*A estabilidade histórica do clima no passado determina o padrão de endemismo filogenético e o gradiente de idade das áreas de endemismo de morcegos Neotropicais (Noctilionoidea)?*” testamos a hipótese de estabilidade climática na determinação do padrão de profundidade de endemismo filogenético das áreas, esperando que áreas mais estáveis acumulem espécies mais antigas com distribuição restrita. Testamos também qual é a relação entre a estabilidade climática e a idade das áreas de endemismo (Neo-endemismo à Paleo-endemismo) esperando que as áreas de paleo-endemismo se concentrem na porção mais estável, mas também procurando entender o que determina a ocorrência de áreas de neo-endemismo e super-endemismo. No terceiro capítulo “*A história é importante nas regras ecogeográficas? A regra do Rapoport em morcegos do Novo Mundo*” testamos se existe um efeito histórico que explique a diferença de resposta de espécies de origem tropical e de origem temperada, buscando demonstrar que o conservatismo filogenético das preferências climáticas entre os clados afeta a resposta da evolução dos tamanhos de distribuição geográfica ao gradiente climático. Por fim, na conclusão geral buscamos relacionar os padrões encontrados e evidenciar a importância de se estudar os padrões de diversidade em diferentes perspectivas, e como essas perspectivas se complementam na compreensão dos processos históricos e ecológicos que determinam os diferentes padrões de biodiversidade.

## **INTRODUÇÃO GERAL**

O elemento básico dos estudos macroecológicos é a distribuição geográfica das espécies (Brown et al. 1996). Características básicas como o tamanho, a forma e a posição da distribuição geográfica são moldadas por processos de especiação, extinção e dispersão ao longo do tempo (Gaston 1998). Estes processos macroevolutivos acontecendo no espaço geográfico são resultados de fatores ecológicos e evolutivos atuando de forma heterogênea ao longo da latitude (e.g. Weir & Schluter 2007) e de gradientes ambientais (e.g. Quintero & Jetz 2018). Assim, os padrões de biodiversidade observados em escala biogeográfica, como a diversidade regional, a diversidade beta, o endemismo e o tamanho de distribuição, são um produto de processos ecológicos e evolutivos atuando ao longo do tempo evolutivo e do espaço (Willig et al. 2002). Desta forma, estudar biodiversidade em macroescala permite testar o efeito de fatores ambientais na estruturação dos padrões, e assim tentar compreender a importância dos processos macroevolutivos atuando no espaço.

Um dos padrões de biodiversidade mais básicos é o gradiente latitudinal de riqueza de espécies. O padrão geográfico de riqueza de espécies normalmente é determinado pela resposta das espécies mais amplamente distribuídas às condições ambientais atuais (Terribile et al. 2009). Assim, em grande parte, o padrão geral de diversidade corresponde ao padrão de diversidade das espécies com distribuição mais ampla (Rabehk & Jetz 2002). Estas espécies são as que estão mais adaptadas às condições ambientais atuais, ou que têm mais acessibilidade às áreas com condições favoráveis (Morueta-Holme et al. 2013). Porém, a riqueza de espécies de distribuição restrita não mostra relação com o clima (Rabehk & Jetz 2002), apresentando uma maior relação com a heterogeneidade (Tello & Stevens 2010). Como a maioria das espécies têm tamanho de distribuição pequena (Gaston 1996), o padrão de diversidade considerando todas as espécies grupo pode não ser um bom representante dos processos importantes para a maioria das espécies, por ser um padrão dominado pelas espécies ampla distribuição geográfica, enquanto a maioria das espécies tem distribuições mais restritas.

Outra questão importante é que as condições ambientais variam ao longo do tempo e assim, espécies que foram amplamente distribuídas no passado podem se tornar raras no presente devido a redução da adequabilidade do habitat, em grande parte de sua distribuição. Assim, não só o efeito do clima no presente (ou passado recente) permite que as espécies ampliem suas distribuições em tais áreas (Bennett et al. 1991), como

também a variação do clima no passado pode determinar a conservação das espécies ao longo do tempo em regiões mais estáveis. Desta maneira, a estabilidade no clima pode ser um determinante do padrão de acumulação de espécies de distribuição restrita em áreas de endemismo. Porém áreas de endemismo podem ser geradas também por um aumento de especiação (ou diversificação) em determinadas áreas. Tais áreas acumulariam espécies de distribuição restrita que surgiram localmente, mas ainda não tiveram tempo para se dispersar e expandir sua distribuição. No entanto, o aumento de especiação (ou diversificação) pode ocorrer em condições diferentes da região circundante e as espécies recém surgidas não estariam aptas a se dispersar mantendo assim sua distribuição restrita.

De qualquer forma, o tamanho da distribuição apresenta uma relação com a condição climática da região ocupada pela espécie. Assim, espécies amplamente distribuídas apresentam uma maior amplitude fisiológica de condições climáticas (Calosi et al. 2009). Fazendo com que, em um ambiente em mudança ao longo do tempo, a maior variabilidade climática em ambientes sazonais pode selecionar espécies que suportam maior amplitude térmica, levando a extinção de espécies com menor tamanho de distribuição (Davies et al. 2009), e a uma relação entre o tamanho de distribuição e a variabilidade climática, o que é conhecido como efeito de Rapoport. Assim, a evolução de nicho dos atributos de limite térmico e amplitude térmica podem determinar o padrão latitudinal de tamanho de distribuição (i.e. regra de Rapoport). Porém, a evolução do nicho climático pode ser influenciada pela história evolutiva do clado, o que é conhecido com conservatismo de nicho (Holt & Gaines 1992; Peterson et al. 1999; Wiens & Graham 2005). Considerando o conservatismo filogenético de nicho (Wiens 2004), a resposta evolutiva do tamanho de distribuição deve depender da origem histórica (e.g. Zacaï et al. 2017). Se tal efeito acontece, os padrões de biodiversidade devem ser explorados em grupos que apresentem uma origem histórica comum. A comparação entre cladogramas com origens históricas distintas pode contribuir para compreensão de como fatores ecológicos do clima, o fator histórico (i.e. a origem dos cladogramas) e o fator geográficos (i.e. a disponibilidade de condições climáticas adequadas no espaço) influenciam padrões de biodiversidade em macroecologia.

Assim buscamos entender os padrões de biodiversidade de morcegos no Novo Mundo a partir de uma perspectiva de macroecologia evolutiva utilizando dados filogenéticos (Diniz-Filho et al. 2013). Afim de integrar os padrões de diversidade com

gradientes ambientais para compreender a respostas das espécies de distribuição mais ampla em resposta às condições ambientais atuais, com os padrões de endemismo filogenético em resposta a variação das condições climáticas no passado, e com o padrão do tamanho de distribuição geográfica em resposta evolutiva à variabilidade climática e ao conservatismo das preferências climáticas de nicho ancestral.

## REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS

- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., Willis, K.J. (1991). Quaternary Refugia of North European Trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- Brown, J. H., Stevens, G. C., Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual review of ecology and systematics* 27: 597-623.
- Calosi, P., Bilton, D.T., Spicer, J.I., Votier, S.C., Atfield, A. (2009). What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationship in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology* 79: 194-200.
- Davies, T. J., Purvis, A., Gittleman, J. L. (2009). Quaternary Climate Change and the Geographic Ranges of Mammals. *The American Naturalist*, 174(3), 297–307.
- Diniz-filho, J.A.F., Gouveia, S.F., Lima-Ribeiro, M.S. (2013). Evolutionary macroecology. *Frontiers of Biogeography* 5: 195-203.
- Gaston, K.J. (1998). Species-range size distribution: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353: 219-230.
- Holt, R.D., Gaines, M.S. (1992). Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6: 433-447.
- Morueeta- Holme, N., Enquist, B. J., McGill, B. J., Boyle, B., Jørgensen, P. M., Ott, J. E., Peet, R.K., Simova, I., Sloat, L.L., Thiers, B., Violle, C., Wisser, S.K., Dolins, S., Donoghue, J.C., Kraft, N.J.B., Regetz, J., Schildhauer, M., Spencer, N., Svenning, J. (2013). Habitat area and climate stability determine geographical variation in plant species range sizes. *Ecology letters* 16: 1446-1454.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285: 1265-1267.
- Quintero, I., Jetz, W. (2018) Global elevation diversity and diversification of birds. *Nature* 555: 246-250.

- Rahbek, C., Jetz, W. (2002). Geographic range size and determinants of Avian Species Richness. *Science* 297: 1548-1551.
- Tello, J.S., Stevens, R.D. (2010). Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography* 33: 769-808.
- Terrible, L.C., Diniz-Filho, J.A.F., Rodríguez, M.A., Rangel, T.F.L.V.B. (2009). Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18: 123-136.
- Weir, J.T., Schluter, D. (2007) The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* 315: 1574-1576.
- Zacari, A., Fara, E., Brayard, A., Laffont, R., Dommergues J., Meister, C. (2017). Phylogenetic conservatism of species range size is the combined outcome of phylogeny and environmental stability. *Journal of Biogeography* 44: 2451-2462.
- Wiens, J.J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58: 193-197.
- Wiens, J.J., Graham, C.H. (2005). Niche Conservatism: Integration Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.

## **CAPÍTULO 1**

Efeito dos gradientes ambientais no escalonamento da diversidade taxonômica, funcional e filogenética de morcegos neotropicais  
(Superfamília Noctilionoidea)

## RESUMO

O gradiente latitudinal de diversidade de espécies é um dos padrões ecológicos mais evidentes e intrigantes para macroecólogos e biogeógrafos. Os padrões de biodiversidade são dependentes de escala, de modo que um dos grandes desafios da macroecologia é exatamente compreender como o padrão observado em macroescala se relacionam com o padrão de diversidade observado em escala pequena. A relação entre os padrões de diversidade em diferentes escalas implica na existência de um padrão espacial de beta diversidade. No entanto, ainda não está claro como o gradiente ambiental atua sobre o processo de substituição de espécies, ou seja a beta diversidade, contribui para o padrão geográfico de diversidade observado em grande escala, que é a diversidade regional formada pelo conjunto de espécies que coexistem em uma determinada região. Isto é, se a alta diversidade regional observada nos trópicos é determinada predominantemente por um aumento da diversidade local, ou seja, uma maior diversidade nas comunidades locais da região tropical, ou por um aumento na diversidade beta, isto é, uma maior especialização e consequente diferenciação nas comunidades da região tropical. Para explorar tais componentes determinantes do gradiente latitudinal de diversidade testamos a hipótese de covariação da diversidade de morcegos neotropicais nas facetas taxonômica, filogenética e funcional da diversidade usando como preditores variáveis de produtividade/energia, heterogeneidade espacial da produtividade/energia e sazonalidade climática em três escalas (1°, 2° e 4°). Encontramos que para os morcegos neotropicais gradientes de diversidade beta para todas as facetas em todas as escalas rejeitando a hipótese de covariação da diversidade, de forma que a diversidade aumenta em direção da região subtropical, mas com taxas diferentes dependendo da escala. Além disso, para as diversidades filogenética e funcional encontramos que a diversidade beta aumenta com a altitude levando ao aumento diversidade gama nos trópicos. Esse padrão é observado apenas para as facetas filogenética e funcional nas menores escalas (1° e 2°). Já para a diversidade taxonômica encontramos efeitos negativos da temperatura e da sazonalidade da temperatura atuando em todas as escalas, se espelham na diversidade filogenética e funcional na escala mais ampla (4°). Além disso, encontramos uma concordância entre as respostas aos gradientes ambientais da diversidade filogenética e funcional em todas as escalas, e que isso se deve a conservação de atributos funcionais na filogenia de morcegos Noctilionoidea. Assim, podemos concluir que a diversidade beta é importante apenas para o aumento da diversidade regional nos trópicos apenas em quando focamos nas facetas filogenética e funcional da diversidade em escalas menores. Já para a diversidade

taxonômica em qualquer escala, e para a diversidade filogenética e funcional em grande escala, o gradiente de diversidade regional é resultante do aumento de diversidade local e o gradiente de beta diversidade não aumenta a diferença entre a diversidade local e regional nos trópicos.

## **INTRODUÇÃO**

O gradiente latitudinal de diversidade de espécies é um dos padrões ecológicos mais evidentes e intrigantes para ecólogos. Obviamente o gradiente latitudinal não é causado pela “latitude” (Hawkins & Diniz-Filho 2004), mas sim por fatores que covariam com a latitude, por exemplo área, temperatura, produtividade, precipitação (Willig et al. 2003). Várias são as hipóteses que relacionam diretamente algumas dessas variáveis à diversidade de espécies, por exemplo a hipótese de produtividade (Wright et al. 1993), a hipótese de dinâmica água-energia (O’Brien 1998) e a hipótese de temperatura ambiental da teoria metabólica (Allen et al. 2002). Porém, estabelecer quais as causas subjacentes aos gradientes de diversidade já geraram um longo debate (veja Rohde 1992) e múltiplas explicações ainda estão sendo exploradas (e.g. Pontarp et al. 2019).

Apesar de todo interesse, os padrões de diversidade de espécies têm sido analisados, de modo geral, apenas em uma única escala para um dado grupo de organismos ou conjuntos de dados (e.g. células de 1° ou 110 km), ou por outro lado variando a resolução (grão) da grade que delimita as unidades amostrais, mas obtendo dados a partir das mesmas fontes como os ranges das espécies (Rahbek et al. 2005). Porém, sabemos que estes padrões são dependentes da escala espacial, e um exemplo simples é que quanto maior a área da unidade de amostragem maior a diversidade de espécies (Field et al. 2009). A dependência de escala, que é a mudança na fórmula do modelo preditivo da diversidade, ou seja, quais variáveis são importantes (ou mais precisamente qual é o efeito de cada variável a partir dos parâmetros do modelo), existe devido ao fato de que os processos ecológicos e evolutivos atuam de forma diferente entre as escalas (Willig et al. 2003), uma ideia que muitos autores parecem aceitar facilmente. Nesse sentido, outros autores sugerem ainda que não existe apenas uma escala adequada para análise macroecológica (e.i. Rahbek & Graves 2000), pois encontramos respostas diferentes para o gradiente dependendo da escala. Desta forma, se encontramos tais mudanças de padrão com a escala deveríamos não apenas saber quais padrões esperar em

cada escala, mas qual é o real efeito da escala nos processos que determinam o gradiente latitudinal de diversidade de espécies? (Rahbek 2005).

Porém são raros os trabalhos que fazem análises em múltiplas escalas diretamente, e assim a maioria dos trabalhos normalmente testa várias hipóteses em apenas uma escala, o que pode levar a uma tendência de encontrar que algumas variáveis são pouco importantes (Bohning-Gaese 1997; Rahbek & Graves 2000; Rahbek & Graves 2001; van Rensburg et al. 2002; Belmarker & Jetz 2011). Além disso, diferentes variáveis podem estar atuando em escalas diferentes das analisadas por vários estudos (Field et al. 2009). Outro ponto importante é que o efeito de escala nos padrões de diversidade têm sido avaliados exclusivamente para a diversidade taxonômica, isto é, a riqueza de espécies (e.g. Rahbek & Graves 2000; Rahbek & Graves 2001). Porém, mais recentemente têm se começado a considerar outros aspectos que podem ser úteis para identificar processos ecológicos e históricos, tais como a diversidade funcional e filogenética, respectivamente (e.g. Devictor et al. 2010). A diversidade filogenética (PD) representa o acúmulo de tempo evolutivo entre as espécies que ocorrem em uma área, ou seja, se as espécies são muito distantemente aparentadas teremos uma diversidade filogenética maior do que se as espécies em uma dada área fossem recentemente aparentadas, como no caso de uma intensa diversificação em uma região que a linhagem invadiu em um período recente. A diversidade funcional (FD), por sua vez, representa a diferença na forma de explorar os recursos das espécies em uma área. Assim, se existe uma forte escassez de recursos em uma região que levasse a exclusão competitiva de espécies, a tendência seria a manutenção de uma alta diversidade funcional mesmo com a redução do número de espécies, enquanto que, por outro lado, se a filtragem ambiental só permitisse uma forma de exploração (e.g. insetivoria) a diversidade funcional seria baixa mesmo com o aumento do número de espécies.

Nesse sentido, um grande desafio tem sido compreender como a diversidade observada em análises macroecológicas (diversidade regional) emerge da combinação da diversidade das comunidades locais (diversidade local) e da substituição de espécies (diversidade beta) dentro da região. Assim, seria possível compreender como a diversidade local e regional se relacionam e quais processos são mais influentes para determinar o padrão geral do gradiente latitudinal de diversidade observado nas diferentes escalas e qual a relação entre elas (Ricklefs 1987; Loreau 2000), e entre quais escalas existem quebras na tendências entre escalas (Rodriguez & Arita 2004). Uma das maneiras

mais óbvias de evidenciar processos atuando em diferentes escalas é analisar a relação local-regional, para tentar distinguir entre processos ecológicos atuando na escala local, por exemplo exclusão competitiva e limite de similaridade, ou processos históricos e evolutivos na determinação da diversidade regional (Srivastava 1999), por exemplo aumento da diversificação. A existência de relação linear da diversidade local com a diversidade regional evidencia a importância de processos regionais na determinação da diversidade local (Cornell & Lawton 1992), um padrão de comunidades insaturadas. Já a não linearidade na relação indicam a existência de processos locais que limitam o número de espécies que podem coexistir (Cornell & Lawton 1992).

No entanto, as consequências dos processos que determinariam tais padrões mais regionais, o aumento da diversificação e/ou mais tempo (Ricklefs 2006), e seriam mais facilmente detectados explorando padrões de diversidade filogenética (Swenson 2011). Enquanto que as consequências dos processos que determinam padrões mais locais, como o limite de similaridade ou filtragem ambiental (Ricklefs 2006), seriam mais facilmente observáveis explorando a diversidade funcional (Swenson 2011). Além disso, se os padrões de diversidade são determinados por processos mais regionais da dinâmica de diversificação do clado do que por processos mais locais de competição ou filtragem ambiental, observaríamos alta similaridade entre padrões filogenético e funcionais. Já se processos locais fossem mais importantes não observaríamos uma relação linear entre a diversidade filogenética, ao mesmo tempo que a diversidade funcional estaria relacionada ao gradiente ambiental e também não observaríamos uma tendência evolutiva à conservação dos atributos funcionais (Pavoine et al. 2013). Assim, mesmo que as espécies fossem proximamente aparentadas condições fortemente competitivas levariam a uma aceleração inicial na taxa evolução dos atributos funcionais (Clarke et al. 2017).

Se processos locais, como por exemplo a competição, realmente limitam o número de espécies que podem co-ocorrer nas comunidades, então em regiões mais diversas devemos ter uma maior diferenciação entre comunidades locais, aumentando a beta dentro da região (Cornell & Lawton 1992), mas processos regionais, como barreiras a dispersão de cadeias de montanhas, também podem levar uma alta beta diversidade devido a especiação alopátrica (Badgley 2010). Quando apenas processos regionais, como a diversificação e a dispersão, determinam a diversidade local, a diversidade beta deve ser constante ao longo de todo gradiente latitudinal de diversidade de espécies na escala regional (Srivastava 1999, figura 1b). Contudo, as análises de relação local-

regional foram bastante criticadas por não conseguir distinguir processos locais dos regionais (Loreau 2000). Mais recentemente foi sugerida uma nova forma de analisar a relação local-regional usando o modelo de transformação por razão logarítmica da diversidade local e regional (Szava-Kovats et al. 2012), que é capaz de distinguir processos locais e regionais, permitindo demonstrar que processos ecológicos atuando em escala local são tão comuns quanto processos regionais atuando em escalas maiores (Szava-Kovats et al. 2013).

Se os efeitos locais que limitam o número de espécies que podem coexistir (i.e., competição) são mais fortes nos trópicos, que também são as regiões mais diversas, então existirá um gradiente de aumento de diversidade beta das regiões temperadas em direção aos trópicos. O gradiente de diversidade beta, por sua vez, pode ser resultante de efeito de Rapoport, que prevê que o tamanho das áreas de distribuição das espécies tropicais é menor do que das espécies de regiões temperadas (Stevens 1989) devido a sazonalidade de temperatura das regiões temperadas. Assim, espécies tropicais adaptadas a climas mais estáveis apresentariam uma menor área de distribuição, o que por sua vez levaria à uma maior diversidade beta nos trópicos. Desta forma, o aumento da diversidade beta também pode ser um fator importante na determinação do gradiente latitudinal de diversidade. Testando essas ideias com morcegos na região neotropical, Stevens & Willig (2002) encontraram evidências de que a diversidade beta é maior nos trópicos, uma vez que a relação da diversidade com a latitude é mais acentuada na escala regional do que na escala local. Porém, a relação entre a diversidade beta e gradiente de diversidade de espécies observada em macro escala ainda é um assunto pouco explorado (e.g. Rodriguez & Arita 2004). Assim, testar qual o efeito da diversidade beta para o gradiente latitudinal de diversidade regional é fundamental para a compreensão as causas da grande diversidade tropical (Rodriguez & Arita 2004).

Alguns trabalhos apresentam evidências de que a diversidade beta aumente em direção aos trópicos (e.g. Stevens & Willig 2002, Koleff et al. 2003). No entanto, ainda são raros os trabalhos que façam a ligação direta entre os padrões de beta-diversidade e o padrão latitudinal de diversidade de espécies de macroescala. Além disso, estudos mostram tendências controversas, com alguns grupos mostrando concordância com este padrão e outros não respondendo como esperado (e.g. Rodriguez & Arita 2004). Outros mostram até mesmo tendências contrárias, com a diversidade beta aumentando em direção aos polos (e.g. Koleff & Gaston 2002). Porém, generalizar os resultados pode ser

difícil devido à variedade de métricas de beta (veja Koleff et al. 2003), sendo assim pouco provável que vários estudos cheguem ao mesmo resultado.

Um entendimento mais completo do gradiente latitudinal de diversidade depende da análise simultânea dos gradientes nas diferentes perspectivas da diversidade. Precisamos de uma única estrutura pensada para relacionar padrões de diversidade observados nas três perspectivas, a escala local (alfa), a regional (gama) e inter-regional (beta) (Willig et al. 2003). Uma maneira de avaliar as relações entre todas essas perspectivas é a hipótese de covariação da diversidade de Rodriguez & Arita (2004), que afirma que a resposta dos gradientes de diversidade será homogênea entre as perspectivas de análise (local e regional) e que a relação espécies-área será uniforme ao longo do gradiente; e que a diversidade beta será constante ao longo do gradiente. Ou seja, a diversidade beta é acentua o gradiente latitudinal de diversidade observado em maiores escalas. Assim sendo, o gradiente latitudinal de diversidade não está relacionado à diferentes processos atuando em diferentes escalas, mas apenas um processo atuando uniformemente em todas as escalas. Essas previsões em conjunto formam um teste robusto de hipótese sobre o efeito da escala (local-regional) no gradiente de diversidade, da relação espécies-área (*slope-z*) e da diversidade beta no gradiente latitudinal de diversidade.

A hipótese de covariação da diversidade ainda não foi testada em relação aos gradientes ambientais, que em última instância são os fatores causais do gradiente latitudinal de diversidade. Outros aspectos do gradiente de diversidade, como a diversidade filogenética e funcional também não foram explorados em relação a hipótese de covariação. Mas atualmente já sabemos como a diversidade filogenética e funcional aumentam em função da área (Mazel et al. 2014) e que os padrões de diversidade taxonômica (TD), diversidade filogenética (PD) e diversidade funcional (FD) podem ser incongruentes (e.g. Devictor et al. 2010), principalmente em termos de diversidade beta. Mas é possível prever em que regiões devem apresentar maior diversidade beta em cada uma das facetas da diversidade e quais as causas das incongruências nos padrões. Assim, ao explorar diferentes facetas de diversidade podemos tentar integrar características funcionais e filogenética nos mecanismos ecológicos e evolutivos envolvidos nos gradientes de diversidade (Devictor et al. 2010).

Além disso, a diversidade funcional é considerada uma melhor preditora das funções ecossistêmicas do que a riqueza de espécies (Cadotte et al. 2011), já a diversidade

filogenética é útil para evidenciar processos históricos (Davies & Buckley 2011) e assim, as facetas funcional e filogenética da diversidade são úteis para contrastar hipóteses ecológicas e históricas (Pavoine et al. 2009). Devido às diferenças entre os processos evidenciados por TD, PD e FD é fundamental abordar a biodiversidade de uma forma multifacetada (Mazel et al. 2014), onde processos ecológicos e históricos poderiam atuar de forma distinta, e em escalas diferentes, sobre as distintas facetas da diversidade. Desta forma, testar a hipóteses de covariação da diversidade em suas diferentes facetas ao longo dos gradientes ambientais nos permitirá explorar quais fatores ambientais estão atuando em cada componente da diversidade, e em que escalas esses fatores são preponderantes. Sabendo tudo isso será mais fácil compreender o que gera o gradiente de diversidade de espécie em macroescala.

As relações entre as facetas da diversidade filogenética e funcional podem estar relacionadas a como os atributos funcionais evoluem ao longo do tempo. Se os atributos funcionais forem conservados na filogenia dos Noctilionoidea, apresentando valores de  $K$  de Blomberg maiores do que um (Blomberg et al. 2003) devemos esperar uma grande congruência nos padrões de diversidade filogenética e funcional. Uma tendência de conservação de atributos é esperada devido à tendência de evolução dos atributos cranianos em paisagens adaptativas restrita com vários picos adaptativos relacionados à dieta (Nogueira et al. 2009; Monteiro & Nogueira 2011; Santana et al. 2012; Dumont et al. 2012; Dumont et al. 2014), e assim resultar na baixa dimensionalidade da diversidade observado em morcegos do novo mundo (Stevens & Tello 2014). Assim se os atributos funcionais forem conservados na filogenia ( $K$  de Blomberg  $> 1$ ) a diversidade funcional irá refletir o processo histórico de diversificação do clado, porém se processos ecológicos levarem a diferenciação de nicho entre espécies aparentadas devido, por exemplo, a deslocamento de carácter em condição competitiva, devemos esperar que uma forte incongruência entre padrões de diversidade funcional e filogenética (e.g. Devictor et al. 2010).

Os morcegos Phyllostomidae são o clado mais diversos da superfamília Noctilionoidea, um grupo conhecido por apresentar um forte conservantismo tropical de nicho, sendo assim restritos a região tropical e subtropical, e apresentarem um forte gradiente latitudinal de diversidade (Stevens 2006). Esse padrão de diversidade de Phyllostomidae/Noctilionoidea de certo modo “guia” o padrão geral de diversidade latitudinal morcegos, que por sua vez determina o padrão geral de diversidade mamíferos

(Buckley et al. 2010). Os morcegos noctilionoideos são também o grupo de morcegos mais bem estudado, possivelmente por causa da grande diversidade espécies, formas e funções, e são assim um grupo ideal para testar hipóteses macroecológicas e macroevolutivas. São um dos grupos de morcegos mais diversos e evoluíram na região neotropical nos últimos 32 milhões de anos, ocorrendo desde o sul dos Estados Unidos até o sul do Uruguai, explorando uma grande diversidade de recursos. Desta forma, o presente trabalho avaliou a resposta da diversidade taxonômica, funcional e filogenética ao longo dos gradientes ambientais da distribuição dos morcegos da superfamília noctilionoidea usando a hipótese de covariação para compreender quais fatores ambientais, e em quais escalas, determinam o gradiente de diversidade através de um efeito de diversidade beta.

Mais especificamente, testamos se as variáveis determinantes do gradiente de beta diversidade, que determinam parte da diversidade gama, mudam conforme mudamos de escala, onde esperamos que processos mais locais, relacionados à altitude, ao relevo e à heterogeneidade ambiental, sejam mais influentes em escalas menores, enquanto que os processos mais regionais, relacionados ao macroclima ao longo da latitude, sejam mais influentes na escala maior. Além disso, esperamos que a diversidade filogenética e funcional aumente rapidamente com pequenos aumentos de escala, e logo se estabilizem em escalas intermediárias até grandes escalas, e assim sejam mais determinadas por processos locais em menores escalas. Enquanto que a diversidade taxonômica aumente mais lentamente com o aumento de escala, e assim apresentem uma relação mais forte com os processos climáticos regionais. Além disso, esperamos que a diversidade funcional apresente um padrão similar ao padrão observado na diversidade filogenética, devido a uma tendência de conservação dos atributos funcionais na filogenia.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Base de dados***

Construímos uma base de dados de distribuição das espécies de morcegos da Superfamília Noctilionoidea do Novo Mundo, as espécies pertencentes às famílias Furipteridae, Momorpidae, Noctilionidae, Phyllostomidae e Thyropteridae (sensu Teeling et al. 2005), baseados nos mapas de distribuição da IUNC-RedList (2014) (acessados em 07 de maio de 2015). Dados de relação filogenética foram obtidos da filogenia temporalmente calibrada de Rojas et al. (2016), e dados funcionais a partir de informações da dieta

(porcentagem de invertebrados, vertebrados ectotérmicos, vertebrados endotérmicos, vertebrados peixes, frutas, néctar e plantas) e tamanho de corpo (Wilman et al. 2014), com a substituição de dados imputados (por regressão filogenética e média do gênero/família) por dados de cada espécie disponíveis na literatura. Espécies com dados faltantes em qualquer um dos conjuntos (distribuição, filogenia ou funcional) foram excluídas da análise.

#### *Variáveis Ambientais*

Os dados climáticos atuais e de altitude foram obtidos na base de dados do World-Clim versão 1 (Hijmans et al. 2005) ([www.worldclim.org/current](http://www.worldclim.org/current)), a produtividade primária líquida (NPP) foi obtida da NASA no projeto “Moderate Resolution Imaging Spectroradiometre” (MODIS) (<http://modis.gsfc.nasa.gov/data/dataproduct/mod17.php>). As variáveis ambientais obtidas na escala de 1 km foram então projetadas para uma grade correspondente a escala local (0.5°, 1° e 2°) então calculamos a média e o desvio para cada uma das escalas de análise (1°, 2° e 4°), escala regional. Assim obtivemos a média da temperatura, da NPP, da precipitação como descritores da disponibilidade de energia em cada célula regional para representar a hipótese da energia/produtividade; o desvio padrão da temperatura, da NPP, da precipitação e da altitude para representar a heterogeneidade ambiental de cada célula para representar a hipótese da heterogeneidade espacial. A sazonalidade da temperatura média e a sazonalidade da precipitação média foram utilizadas como descritores da sazonalidade climática em cada célula, representando a hipótese da sazonalidade climática.

Assim, as variáveis ambientais selecionadas para representar o gradiente de energia/produtividade foram a temperatura média anual, a precipitação anual, a produtividade primária líquida (NPP) e a altitude. Para representar a heterogeneidade espacial foram utilizados os desvios padrão (SD) entre as subcélulas da região das variáveis de energia (SD temperatura média anual, SD precipitação, SD NPP e SD altitude) e para representar o gradiente de sazonalidade foram utilizadas a sazonalidade de temperatura e a sazonalidade da precipitação.

#### *Covariação da diversidade*

Os dados de presença e ausência das espécies foram coletados a partir de uma projeção de área equivalente de Behrmann usando a função *lets.presab()* do pacote *letsR* (Vilela & Vilalobos 2015), com qualquer proporção maior do que 0% de ocupação da espécie na área da célula sendo considerada presença da espécie. As matrizes de presença e ausência

foram coletadas usando um desenho amostral totalmente aninhado para testar escalonamento de diversidade (Arita & Rodriguez 2002). Como o tamanho da área influencia a diversidade da região (Srivastava 1999), usaremos células de tamanho equivalentes a 0,5°, 1°, 2° e 4° no Equador, correspondendo a 55, 110, 220 e 440 km.

A partir da matriz de presença e ausência foram então calculadas para cada uma das células de cada grade a riqueza sendo o somatório das presenças de espécies na célula, a diversidade filogenética (PD) de Faith (1992) e a diversidade funcional de (FD) Petchey & Gaston (2002) sendo o somatório dos comprimentos de ramos das espécies nas células usando a função  $PD()$  do pacote **picante** (Kembel et al. 2010). Os comprimentos de ramos das árvores funcionais e filogenéticas foram padronizados para que a distância da extremidade ao nó da raiz seja igual a um, assim valores PD e FD obtidos sejam em diversidade verdadeira (Chao et al. 2014), refletindo assim o conceito da abstração teórica de espécies/linhagens filogenéticas independentes e espécies funcionalmente distintas.

A partir da combinação dos valores das medidas de diversidade em escala local e regional, em cada uma das escalas (1°, 2° e 4°) foram calculados valores de diversidade beta de Whittaker, sempre considerando quatro subcélula com um quarto da área da célula regional, como a razão entre diversidade regional e a diversidade local média, o inverso da proporção de diversidade regional encontrada em escala local. O “*slope*” de Z da relação diversidade-área usando a função de potência,  $S=cA^z$  (Arrhenius 1921), para as diversidades taxonômica, filogenética e funcional usando a formulação demonstrada por Arita & Rodriguez (2002). Para o cálculo do “*slope*” de Z na escala de 1° foram utilizados dos dados de diversidade na escala de 0,25° devido a necessidade dois valores de beta para o cálculo do “*slope*” Z segundo a formulação de Arita e Rodriguez (2002), em todas as demais análises na escala de 1° consideramos o menor grão como 0,5°.

Analizamos os padrões de diversidade local e regional usando modelos espaciais autoregressivos em função das variáveis ambientais que melhor representem as hipóteses macroecológicas de produtividade, heterogeneidade e sazonalidade, as mais comumente testadas para morcegos (e.g. Steves & Tello 2010; Alves et al. 2018). Para cada uma dessas variáveis, testamos a relação com diversidade na escala local, a relação com diversidade na escala regional nas três escalas de análise (1°, 2° e 3°). Testamos a relação entre as variáveis ambientais com a diversidade beta de Whittaker, a relação entre variáveis ambientais com a relação diversidade-área (*slope-Z*) e também testamos a

relação entre as variáveis ambientais e a proporção da diversidade regional encontrada na escala local (para mais detalher veja Rodriguez & Arita 2005).

O teste da covariação de diversidade, interação entre variável ambiental e a escala (local e regional) na relação com diversidade não pode ser testada usando modelos espaciais autoregressivos, devido a existência de duas células (regional e média local) na mesma posição espacial. Desse modo, consideramos a existência de efeitos significativos da variável na perspectiva local e na perspectiva regional combinada com efeito significativo da variável na diversidade beta, que representa a diferença de coeficientes angulares entre as escalas, das regressões local e regional, e assim testando a covariação indiretamente usando três passos. A existência de todas estas relações rejeita a hipótese de covariação (Rodrigues & Arita 2004), sendo um teste robusto de hipótese. Fizemos essa mesma análise partindo de uma escala fina para uma mais grosseira variando o grão do local (0.5° à 2°) e a extensão da região (1° à 4°), usando assim um modelo do tipo “*sliding window*” (Barton et al. 2013) que varia o tamanho do local (grão) e o tamanho da região (extensão) simultaneamente.

Observando a existência de um padrão de beta ao longo do gradiente ambiental que determina parte do padrão geográfico (gradiente latitudinal) de diversidade regional, nas suas diferentes facetas, construímos um modelo preditivo para as diferentes facetas da diversidade beta para cada uma das escalas (1°, 2° e 4°), com todas as variáveis que tiveram uma relação significativa no teste robusto da hipótese, rejeitando a covariação. Este modelo foi construído para entender o efeito dos gradientes ambientais no padrão de diversidade beta que compõem o padrão de diversidade regional explorado em macroecologia. Assim, podemos entender quais fatores ambientais determinam gradientes de beta diversidade e como estes padrões acentuam ou suavizam o padrão de diversidade regional. Este modelo preditivo da diversidade beta foi então avaliado usando razão de verossimilhança para simplificação de modelos a fim de obter o modelo mais parcimonioso para explicar o gradiente de beta diversidade, com esse modelo mais parcimonioso avaliamos a importância e o efeito de cada uma das variáveis ambientais.

Essas variáveis foram utilizadas como preditoras em análise da razão de verossimilhança, permitindo definir qual destas variáveis determina o padrão de diversidade beta, uma vez que elas podem apresentar sobreposição na variância explicada e não contribuir para aumentar a qualidade da predição do modelo. Assim se pode considerar a redundância entre as de variáveis explanatórias bem como a capacidade

explicação exclusiva de cada uma das variáveis. Assim, caso duas ou mais hipóteses tenham grande redundância foi retida no modelo apenas aquela que tenha uma fração individual maior que esperada ao acaso.

#### *Análises Estatísticas Utilizando Modelos Autoregressivos Simultâneos*

Para testar relação entre o gradiente de diversidade e as variáveis ambientais do teste robusto de hipótese de covariação da diversidade foram utilizados modelos autoregressivos com uma matriz de pesos onde o somatório de todos os pesos é igual a um. A matriz de pesos foi construída a partir de uma matriz de vizinhança imediata das células. Fizemos as análises utilizando sempre a mesma matriz de pesos para testar todos as variáveis independentes, bem como todos os passos de simplificação de modelos por teste de razão de verossimilhança. Em cada teste independente de variável, e de razão de verossimilhança na seleção de modelos, usando a função *anova* ( ) do pacote **base** do **programa R** (R Core Time 2013), ajustamos o parâmetro lambda para adequar a matriz de pesos à estrutura espacial dos resíduos usando a função *spautolm* ( ) do pacote **spdep** (Bivand & Wong 2018) do **programa R** (R Core Time 2013).

Fizemos testes independentes de cada uma das variáveis ambientais contra todas as variáveis resposta do teste robusto de covariação a fim de identificar quais as variáveis ambientais não apresentam covariação de diversidade entre escalas, ou seja, que variáveis predizem gradiente de diversidade beta, sendo por isso importantes na determinação do gradiente de diversidade em escala regional. Então, usando apenas as variáveis ambientais que não apresentaram covariação nos testes individuais fizemos um modelo completo para prever a diversidade beta de Whittaker ao longo do gradiente ambiental. Os modelos candidatos, compostos pelas variáveis que não seguem a covariação da diversidade, tiveram seus valores de fator de inflação de variância (VIF) checados usando a função *VIF*( ) do pacote **nlme** (Pinheiro et al. 2019) do **programa R** (R Core Time 2013), caso os valores de VIF fossem maiores do que 2 alguma variável seria removida para o início do processo de seleção/simplificação de modelos. Fizemos o processo de seleção/simplificação de modelos usando razão de verossimilhança, onde em cada passo tentamos retirar apenas a variável ambiental, sempre começando por aquela com maior valor de p. Ou seja, aquela variável com maior a probabilidade de apresentar um valor de inclinação tão alto quanto observado caso a hipótese nula seja verdadeira. Quando não foi mais possível retirar variáveis por simplificação de modelos usando testes razão de verossimilhança, obtivemos o modelo preditivo final, sendo o valor de *p* deste modelo

final calculado pela sua comparação com um modelo nulo contendo somente o intercepto, a média da diversidade beta. Os valores de  $p$  das variáveis foi obtido pelo teste de razão de verossimilhança contra um modelo com ausência desta variável em questão, isso testa a propabilidade da variável ter importância na capacidade preditiva do modelo. Assim, obtivemos o modelo mais simples e significativo, contendo apenas variáveis significativas, que usamos para interpretar a resposta da diversidade beta ao gradiente ambiental. Ao final todos os modelos foram checados quanto a estrutura espacial dos resíduos usando correlograma de  $I$  de Moran usando a função *lets.correl()* do pacote *letsR* (Vilela & Villalobos 2015) do **programa R** (R Core Time 2013) e também inspeção visual de padrão espacial no mapa de resíduos usando a função *raster()* do pacote **raster** (Hijmans & van Etten 2012) do **programa R** (R Core Time 2013).

### ***Evolução de Atributos Funcionais***

Usamos a métrica de sinal filogenético  $K$  de Blomberg (Blomberg et al. 2003) para testar se cada um dos atributos funcionais apresentava evolução rápida  $K$  menores que um, evolução neutra  $K$  não diferentes de 1, e atributos conservados com  $K$  maiores do que 1. Para isso, simulamos 10.000 vezes a evolução dos atributos por movimento browniano com média e desvio padrão dos dados observados, **usando a função *fast.BM()*** do pacote **phytools** (Revell 2012) do **programa R** (R Core Time 2013), sobre a árvore filogenética de máxima credibilidade dos morcegos Noctilionoidea de Rojas et al. (2016). Em seguida calculamos os valores de  $K$  esperados por evolução neutra e definimos o intervalo de confiança de 95% dos valores de  $K$  usando os valores observados na simulação. Por fim, comparamos os valores de  $K$  observados para os atributos funcionais utilizados para construir os índices de diversidade funcional.

Também calculamos o sinal filogenético para múltiplos atributos utilizando o  $K_{mult}$  (Adams 2014) da matriz de atributos funcionais, utilizando a função *Test.Kmult* disponibilizada no material suplementar de Adams (2014), e calculamos o valor de probabilidade utilizando 10.000 simulações de evolução de atributos por movimento Browniano da matriz de atributos sobre a filogenia de noctionoidea, considerando a correlação evolução entre os de atributos usando as funções *sim.corr()* do pacote **phytools** (Revell 2012) do programa R (R Core Time 2013).

## RESULTADOS

### *Diversidade Taxonômica - Riqueza de Espécies*

Nós observamos um gradiente latitudinal de riqueza de espécies para as três escalas 1°, 2° e 4°, tanto para a perspectiva da diversidade local quanto da diversidade regional (figura 1), com a riqueza de espécies na perspectiva regional sendo máxima próxima da linha do Equador na região da cordilheira dos Andes e Guianas, com diversidade menores em direção às regiões subtropicais do Norte e do Sul (Figuras 1-a, 1-c e 1-e). A riqueza de espécies na perspectiva local também apresenta um pico próximo da linha do Equador na região da cordilheira dos Andes e nas Guianas e diminui em direção às regiões subtropicais (Figura 1-b, 1d e 1-f). A diversidade diminui ao leste para as regiões baixas próximas às cordilheiras dos Andes, ao Sul em direção ao sul da Bolívia, Paraguai, Argentina e sul do Brasil; em direção ao norte do centro do México, a oeste a diversidade diminui em direção a diagonal seca, Chaco, Cerrado e Caatinga (Figura 1). O padrão do gradiente de riqueza de espécies é muito similar entre as perspectivas regional (figura 1, coluna à esquerda) e local (figura 1 coluna, à direita) para todas as escalas. A perspectiva local apresenta um gradiente de diversidade mais suavizado e detalhado do que o padrão de diversidade na perspectiva regional, porém o padrão geral do gradiente de diversidade de espécies nas duas perspectivas, local e regional, é bastante similar (figura 1).

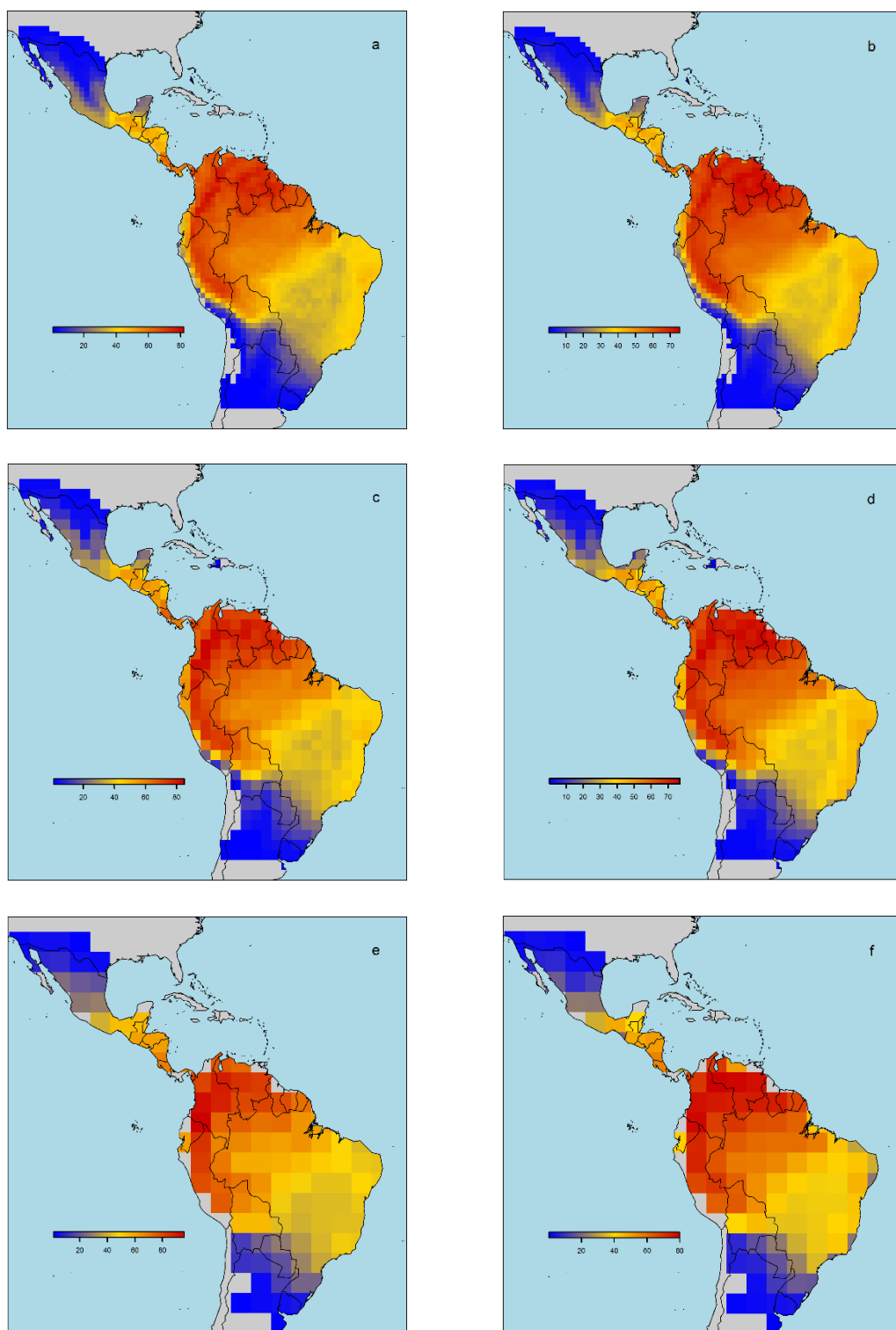


Figura 1. Riqueza de espécies em perspectiva local (coluna à esquerda) e regional (coluna à direita) nas escalas de 1° (a - b), 2° (c - d) e e 4° (e - f).

Encontramos um claro gradiente de beta diversidade (Figura 2), apesar da similaridade entre os padrões de diversidade observados na perspectiva local e regional (Figura 1). A diversidade beta de Whittaker foi maior em áreas com menor diversidade, localizadas nas extremidades norte e sul da distribuição dos morcegos Noctilionoidea, e na região a oeste da cordilheira dos Andes, principalmente ao sul do Equador. No Norte, a diversidade Beta foi maior na porção mais central do continente ao longo da Sierra Madre Occidental (Figura 2 a-c).

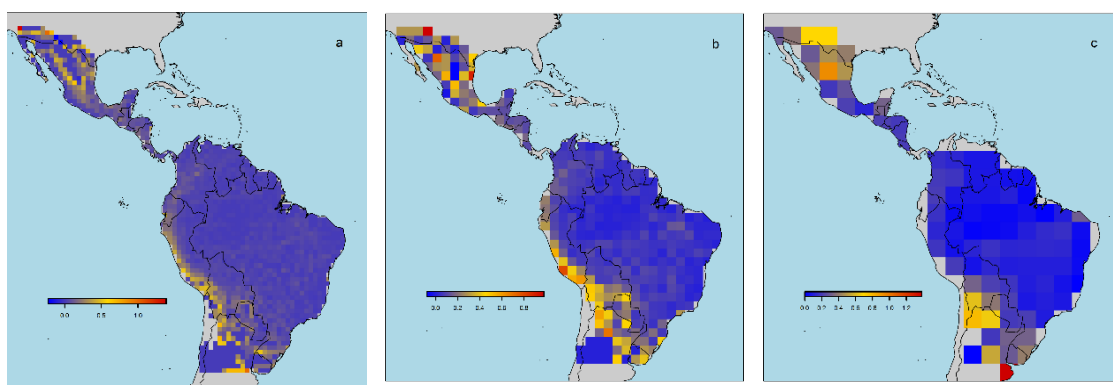


Figura 2. Beta diversidade de Whittaker em 1 ° (a), 2 ° (b) e 4° (c).

#### *Covariação de diversidade taxonômica*

Na escala de 1° do teste robusto de hipótese da covariação de diversidade (TRHCD) para a diversidade taxonômica (riqueza de espécies), as variáveis que não apresentaram covariação foram a temperatura média anual (Temp), precipitação anual (Ppt), produtividade primária líquida (NPP) e sazonalidade da temperatura (TempSazo) (tabela 1- Material Suplementar). As variáveis de energia apresentaram um efeito positivo na diversidade regional (RD) e diversidade local média (RPD), com maior diversidade em áreas com maior energia. As variáveis de heterogeneidade espacial não tiveram efeitos congruentes entre si no padrão de diversidade local e regional. A heterogeneidade da temperatura (Temp SD) e a heterogeneidade da altitude (Alt SD) apresentando um efeito negativo na RD e RPD, ou seja, menor diversidade taxonômica em áreas mais heterogêneas. Já as variáveis de heterogeneidade da precipitação (Ppt SD) e heterogeneidade produtividade primária líquida (NPP SD) apresentaram um efeito positivo na RD e RPD, e assim maior diversidade taxonômica em áreas mais heterogêneas. As variáveis de sazonalidade apresentaram um efeito negativo na RD e

RPD, ou seja, menor diversidade em áreas mais sazonais (tabela 1 - Material Suplementar).

Na escala de 1° as variáveis de energia apresentaram um efeito negativo na diversidade beta, e assim áreas com menos energia apresentam uma diversidade beta maior, ou seja, os valores de diversidade são mais diferentes entre RD e RPD em áreas com menos energia. Assim, o gradiente de energia é um fator que atua diminuindo a diferença da diversidade entre perspectivas local e regional nos trópicos, áreas mais quentes, úmidas, produtivas e mais baixas (Tabela 1 - Material Suplementar). A heterogeneidade espacial apresentou efeitos distintos na diversidade beta, com heterogeneidade da temperatura e da altitude apresentando efeitos positivos na beta diversidade. Já as variáveis de heterogeneidade de precipitação e de produtividade apresentaram um efeito negativo na diversidade beta. A sazonalidade climática apresentou um efeito positivo na beta diversidade na região subtropicais, áreas mais sazonais apresentando maior diversidade beta. Assim, o gradiente de beta diversidade é relacionado a menor disponibilidade de energia e a maior sazonalidade de temperatura das regiões subtropicais, não sendo um fator determinante da acentuação do gradiente de diversidade regional em direção às regiões tropicais, mas sim um fator que suaviza o gradiente de diversidade regional nestas regiões. E apenas a heterogeneidade da temperatura e da altitude apresentam um efeito de aumentar a diferença de diversidade entre a perspectiva local e regional, e assim acentuando o gradiente de diversidade regional em áreas mais heterogêneas quanto a altitude e a temperatura, que estão localizadas principalmente na região tropical dos Andes.

Na escala de 2° do TRHCD para a diversidade taxonômica apenas a variável temperatura média anual (Temp) não apresentou covariação entre as perspectivas da diversidade local e regional (tabela 2 - Material Suplementar). Nesta escala novamente as variáveis de energia apresentaram um efeito positivo na RD e RPD, com maior diversidade em áreas com maior disponibilidade energética. Todas as variáveis de heterogeneidade espacial tiveram efeito positivo no RD e RPD, ou seja, maior riqueza de espécies em áreas mais heterogêneas. Já as variáveis de sazonalidade do clima apresentaram um efeito negativo na RD e RPD, ou seja, menor diversidade taxonômica em áreas mais sazonais.

Na escala de 2° as variáveis de energia apresentaram um efeito negativo na diversidade beta. Áreas com menos energia apresentam uma maior diversidade beta, ou

seja, os valores de RD e RPD são mais diferentes entre áreas com menos energia. As variáveis de heterogeneidade apresentaram um efeito distinto, com heterogeneidade da temperatura, da NPP e da altitude apresentando um efeito positivo, com áreas mais heterogêneas apresentando maior diversidade beta. A heterogeneidade da precipitação apresentando um efeito negativo, com maior diversidade beta em áreas menos heterogêneas. A sazonalidade climática apresentou um efeito positivo na diversidade beta, com áreas mais sazonais apresentando maior diversidade beta. Assim, o gradiente de energia e sazonalidade são fatores que atuam diminuindo a diferença da diversidade entre perspectivas local e regional (RD e RPD) em áreas mais quentes, úmidas, produtivas, mais baixas e menos sazonais (Tabela 2 - Material Suplementar). Já a heterogeneidade espacial atuaria aumentando a diferença entre a diversidade local e regional, mas apresenta efeitos não significativos (Tabela 2 - Material Suplementar).

Já na escala de 4° do teste robusto de hipótese da covariação (TRHC) de diversidade taxonômica (riqueza de espécies) as variáveis que não apresentaram covariação foram a temperatura média anual (Temp), precipitação anual (Ppt) e sazonalidade da temperatura (Temp\_Sazo) (tabela 3 - Material Suplementar). Nesta escala, a mais ampla utilizada, as variáveis de energia apresentaram um efeito positivo na RD e na RPD, com uma tendência de maior diversidade em áreas mais energia (Tabela 3 - Material Suplementar). As variáveis de heterogeneidade espacial também apresentaram um efeito positivo na RD e RPD, com maior diversidade em áreas mais heterogêneas (Tabela 3 - Material Suplementar). As variáveis de sazonalidade apresentaram efeito distintos com a sazonalidade da temperatura apresentando efeito negativo na RD e RPD, com maior diversidade em áreas menos sazonais, enquanto que a sazonalidade de precipitação apresentou um efeito positivo, mas não significativo, com maior diversidade em áreas mais sazonais.

Na escala mais ampla de análise, 4° como grão, as variáveis de energia apresentaram um efeito negativo na diversidade beta, com menor beta em áreas com maior energia (Tabela 3 - Material Suplementar). As variáveis de heterogeneidade apresentaram um efeito divergente, com a heterogeneidade da temperatura e a heterogeneidade da altitude apresentando efeito positivo, mas não significativo, com maior beta em áreas mais heterogêneas (Tabela 3 - Material Suplementar). Já a heterogeneidade da precipitação e a heterogeneidade da produtividade primária líquida apresentou um efeito negativo, mas não significativo, com áreas mais heterogêneas

quanto a precipitação e produtividade apresentando menor beta diversidade (Tabela 3 - Material Suplementar). As variáveis de sazonalidade também apresentaram um efeito positivo com a sazonalidade da temperatura e da precipitação apresentando um efeito positivo na diversidade beta, com áreas com temperatura mais sazonal apresentando maior diversidade beta, porém o efeito da sazonalidade da precipitação não foi significativo (Tabela 3 - Material Suplementar).

*Modelos preditivos da diversidade beta de Whittaker da diversidade taxonômica não estando de acordo com a covariação*

No processo de seleção de modelos preditivos da diversidade beta de Whittaker na escala de 1º apenas a temperatura média anual e a sazonalidade da temperatura tiveram um efeito exclusivo significativo, sendo mantidas no modelo preditivo final (Tabela 1). O intercepto teve um efeito positivo e significativo, indicando um valor diferente de zero para a diversidade beta em condições ambientais médias na área de estudo. Assim, locais com temperatura e sazonalidade média apresentam um valor da diversidade beta de 1.08 (Tabela 1). A temperatura média anual apresentou um efeito negativo na beta diversidade com menor beta diversidade em áreas mais quentes, e cada unidade de desvio padrão na temperatura média anual diminui em 1.04 a diversidade beta (tabela 1). Já sazonalidade da temperatura apresentou um efeito positivo na diversidade beta com áreas mais sazonais apresentando maior beta diversidade, e cada unidade de desvio padrão da média de sazonalidade da temperatura anual aumenta em 1.03 a diversidade beta (tabela 1).

Na escala de 2º a única variável capaz de predizer o gradiente de beta diversidade de acordo com a covariação da diversidade foi a temperatura média anual, não sendo necessária a seleção de modelos. No modelo preditivo da diversidade beta na escala de 2º os locais com temperatura média anual iguais à média da região temos uma beta diversidade de 1.30, a temperatura média anual teve um efeito negativo na diversidade beta com áreas mais frias apresentando maior diversidade beta, e cada unidade de desvio padrão da média de temperatura diminui em 1.04 a diversidade beta (tabela 1).

Tabela 1. Estimativa dos parâmetros em escala logarítmica para as variáveis preditiva da diversidade beta de Whittaker da diversidade taxonômica de acordo com a não covariação da diversidade.

Escala	Variáveis	Estimativa		p-valor
		Estimado	Inferior Superior	
1°	Intercepto	0.0749	0.0650 0.0849	< 0.0001
	Temp	-0.0373	-0.0457 -0.0288	< 0.0001
	Temp_Sazo	0.0300	0.0197 0.0403	< 0.0001
2°	Intercepto	0.2610	0.2121 0.30990	0.0001
	Temp	-0.0398	-0.0693 -0.01039	0.0080
4°	Intercepto	0.2056	0.1665 0.2446	< 0.0001
	Temp	-0.0827	-0.1265 -0.0390	0.0002
	Temp_Sazo	0.0832	0.0363 0.1302	0.0005

Já na escala de 4° as variáveis temperatura média, precipitação e sazonalidade de temperatura foram capazes de predizer o gradiente de diversidade de acordo com a TRHCD. Na seleção de modelos a precipitação não foi necessária para predizer a diversidade beta na presença das outras duas variáveis, não tendo um componente exclusivo e significativo. Em locais com temperatura e sazonalidade da temperatura iguais a média da região a beta diversidade estimada foi de 1.23. A temperatura teve um efeito negativo na diversidade beta com uma redução de 1.08 na diversidade beta para cada unidade de desvio padrão de aumento na temperatura média anual. Já sazonalidade de temperatura teve um efeito positivo na diversidade beta com o aumento de 1.08 na diversidade beta para cada unidade de desvio padrão da sazonalidade da temperatura (tabela 1).

### *Diversidade Filogenética*

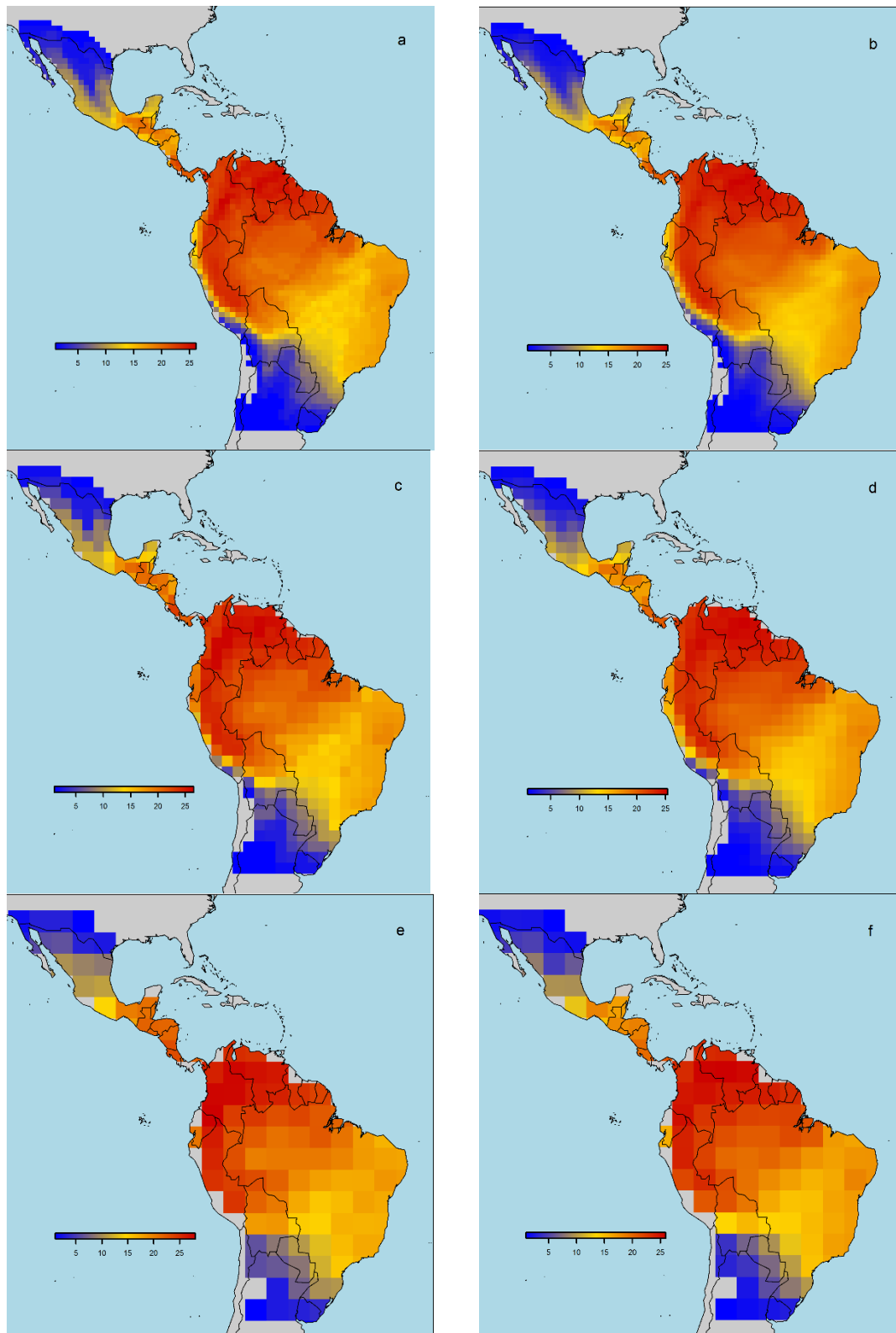


Figura 3. Diversidade Filogenética (PD) em perspectiva local (coluna à esquerda) e regional (coluna à direita) nas escalas de 1° (a - b), 2° (c - d) e 4° (e - f).

Nós observamos um gradiente latitudinal de diversidade filogenética (PD) nas três escalas espaciais de análise 1°, 2° e 4° na perspectiva regional e local da diversidade (figura 3). A PD na perspectiva regional é mais alta na região equatorial com picos na região da cordilheira dos Andes na Colômbia e nas Guianas (Figura 3-a, 3-c e 3-e), um padrão muito similar ao observado na perspectiva local (Figura 3-b, 3-d e 3-f). A diversidade beta de Whittaker da diversidade filogenética apresentou um padrão de aumento da beta em direção a região a oeste da cordilheira dos Andes. E também em regiões com menor diversidade regional e local nos extremos norte e sul da distribuição do clado (Figura 4).

No teste robusto de hipótese de covariação da diversidade filogenética na escala de 1° as variáveis que não apresentaram covariação de diversidade filogenética entre escalas foram a temperatura média, precipitação anual, com a altitude média, a heterogeneidade da altitude e a sazonalidade da temperatura (tabela 4 – Material Suplementar). As variáveis de energia apresentaram um efeito positivo tanto na diversidade filogenética local e quanto na diversidade regional (tabela 4 – Material Suplementar). As variáveis de heterogeneidade espacial apresentaram um efeito distinto com a heterogeneidade da temperatura e da altitude apresentando efeito negativo na diversidade filogenética local e regional, e a heterogeneidade da precipitação e da produtividade primária líquida apresentando um efeito positivo na diversidade filogenética local e regional (tabela 4 – Material Suplementar). As variáveis de sazonalidade apresentaram um efeito negativo na diversidade filogenética local e regional (tabela 4 – Material Suplementar). As variáveis de energia apresentaram um efeito negativo na beta diversidade filogenética, as variáveis da heterogeneidade apresentaram um efeito positivo na beta diversidade filogenética, já as variáveis de sazonalidade apresentaram um efeito distinto, com a sazonalidade da temperatura apresentando um efeito positivo e a sazonalidade da precipitação apresentou um efeito negativo (tabela 4 – Material Suplementar).

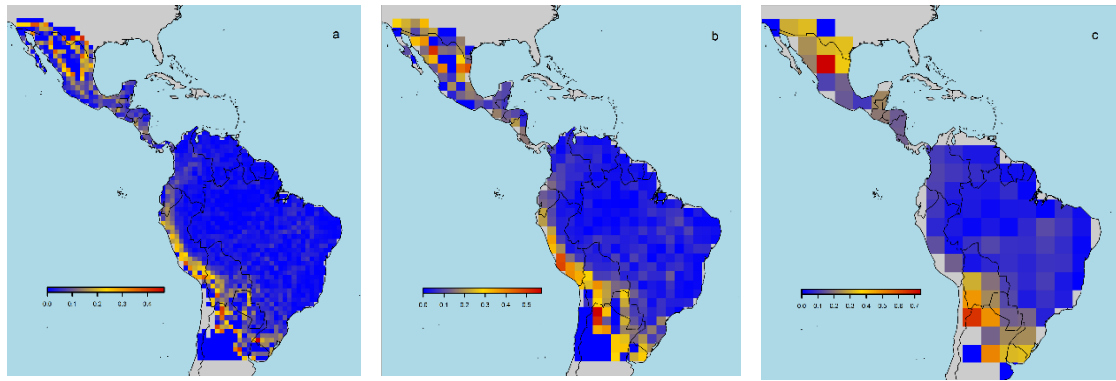


Figura 4. Beta de Whittaker da diversidade filogenética (PD) nas escalas de 1° (a), 2° (b) e 4° (c).

Na escala de 2° as variáveis que não apresentaram covariação de diversidade filogenética entre escalas foram a temperatura média, precipitação anual, produtividade primária líquida, a altitude média e a sazonalidade da temperatura (tabela 5 – Material Suplementar). As variáveis de energia apresentaram efeito positivo na diversidade filogenética local e regional, as variáveis de heterogeneidade apresentaram um efeito distinto com heterogeneidade da temperatura e da altitude apresentando efeitos negativos, mas não significativos, na diversidade local e regional, enquanto a heterogeneidade da precipitação e da produtividade primária líquida apresentaram efeitos positivos (tabela 5 – Material Suplementar). As variáveis de sazonalidade apresentaram efeitos negativos da diversidade filogenética local e regional (tabela 5 – Material Suplementar).

A beta diversidade filogenética sofreu um efeito negativo das variáveis de energia, com maior diversidade beta em locais mais frios, menos chuvosos, menos produtivos e mais altos (tabela 5 – Material Suplementar). As variáveis de heterogeneidade apresentaram um efeito positivo na beta diversidade filogenética, com maior diversidade beta em áreas mais heterogêneas (tabela 5 – Material Suplementar). A sazonalidade da temperatura apresentou um efeito positivo na beta diversidade filogenética com maior diversidade beta em áreas mais sazonais, já a sazonalidade da precipitação apresentou um efeito negativo, mas não significativo, na beta diversidade (tabela 5 – Material Suplementar).

Na escala de 4° apenas a temperatura média anual e a sazonalidade da temperatura não apresentaram covariação entre as perspectivas locais e regionais da diversidade filogenética (tabela 6 – Material Suplementar). As Variáveis de energia apresentaram um

efeito positivo sobre a diversidade filogenética local e regional; as variáveis de heterogeneidade apresentaram efeitos positivos na diversidade filogenética local e regional; e as variáveis sazonalidade apresentaram efeitos distintos na diversidade local e regional, com a sazonalidade da temperatura apresentando um efeito negativos em ambas as perspectivas da diversidade filogenética e a sazonalidade da precipitação apresentado efeito positiva, mas não significativo (tabela 6 – Material Suplementar).

A diversidade beta filogenética sofreu um efeito negativo das variáveis de energia, com maior beta diversidade filogenética nas regiões menos quentes, menos chuvosas, menos produtivas (porém não significativo) e mais altas (6 – Material Suplementar). As variáveis de heterogeneidade espacial apresentaram efeitos distintos, mas não significativos na beta diversidade filogenética. A heterogeneidade da temperatura e da altitude apresentando efeitos positivos, enquanto as variáveis de heterogeneidade da precipitação e da produtividade primária líquida apresentando efeito negativos na beta diversidade filogenética (6 – Material Suplementar). As variáveis de sazonalidade apresentaram efeitos positivos na beta diversidade filogenética, mas apenas a sazonalidade da temperatura apresentando efeito significativo (6 – Material Suplementar).

#### *4.2.3. Modelos preditivos da diversidade beta de Whittaker da diversidade filogenética de acordo com a não-covariação*

O padrão de diversidade regional, local e de beta diversidade de Whittaker foram bastante similares entre as facetas taxonômica de filogenética da diversidade. Porém as variáveis preditivas da diversidade beta segunda não covariação foram distintas entre a diversidade taxonômica e filogenética. Na seleção de variáveis para os modelos preditivos da diversidade beta de Whittaker do PD na escala de 1º apenas altitude e a sazonalidade da temperatura tiveram uma importância na capacidade preditiva do modelo (tabela 2). O intercepto apresentou um efeito positivo indicando uma diversidade beta de Whittaker de 1.04 na condição média da área de estudo (tabela 2). A altitude teve um efeito positivo na beta diversidade filogenética com áreas mais altas tendo maior beta (tabela 2). A sazonalidade da temperatura também teve um efeito positivo na beta diversidade filogenética com áreas maior sazonalidade térmica tendo maior beta (tabela 2).

Assim, locais com condições médias de altitude e sazonalidade da temperatura média (intercepto) apresentam um valor da diversidade beta de 1.04 (tabela 2). A altitude apresentou um efeito positivo na beta diversidade filogenética com menor beta em regiões

mais altas, e cada unidade de desvio da altitude aumenta em 1.02 a diversidade beta filogenética (tabela 2). A sazonalidade da temperatura também apresentou um efeito positivo na diversidade beta com áreas com temperatura mais sazonais apresentando maior beta diversidade filogenética, e cada unidade de desvio padrão da média de sazonalidade da temperatura anual aumenta em 1.02 a diversidade beta (tabela 2). O efeito da altitude sobre a beta diversidade filogenética foi duas vezes maior do que o efeito da sazonalidade indicando que a altitude é o fator mais importante na determinação de diversidade filogenética na menor escalas (1°).

**Tabela 2.** Estimativa dos parâmetros em escala logarítmica para as variáveis preditiva da diversidade beta de Whittaker da diversidade filogenética de acordo com a não covariação da diversidade.

Escala	Variáveis	Estimado	Estimativa Inferior	Estimativa Superior	p-valor
1°	Intercepto	0.04188	0.03716	0.04660	<0.00001
	Alt	0.02176	0.01625	0.02727	<0.00001
	Temp_Sazo	0.01128	0.01128	0.01128	0.00006
2°	Intercepto	0.07267	0.05690	0.08844	<0.00001
	Alt	0.04491	0.03401	0.05581	<0.00001
	Temp_Sazo	0.02227	0.00785	0.03669	0.00247
4°	Intercepto	0.12110	0.08199	0.16021	<0.00001
	Temp	-0.05941	-0.08650	-0.03232	0.00002

Na escala de 2° as variáveis preditivas de beta diversidade filogenética forma novamente a altitude e a sazonalidade de temperatura (tabela 2). A diversidade beta na condição média, o intercepto, na escala de 2° foi de 1.07, maior do que na escala de 1° (beta igual 1.04), indicando maior beta diversidade filogenética na escala maior. A altitude e a sazonalidade de temperatura tiveram um efeito positivo na beta diversidade filogenética em 2° , como observado na escala de 1° (tabela 2). Novamente o efeito da altitude foi duas vezes maior do que o efeito da sazonalidade de temperatura (tabela 2), indicando que altitude é o fator mais importante na determinação do padrão de beta diversidade filogenética nas escalas menores (1° e 2°).

Já na escala de 4° apenas a temperatura média anual teve um efeito importante no padrão da diversidade beta. A diversidade beta na condição média, o intercepto, na escala

de 4° foi de 1.13 (tabela 2), sendo maior valor de beta diversidade nas escalas menores (tabela 2). A temperatura média anual teve um efeito negativo na diversidade beta filogenética com uma diminuição de 1.06 na diversidade beta filogenética para cada aumento de um desvio padrão na temperatura (tabela 2).

### ***Evolução de Atributos Funcionais***

Os atributos funcionais utilizados para calcular os indicadores de diversidade derivados da diversidade funcional (FD de Petchey & Gaston 2002) de uma maneira geral apresentaram uma tendência a serem conservados ou acompanharem a evolução por movimento browniano (figura 3 - material suplementar). Quatro atributos (dieta de invertebrados, dieta de frutas e dieta de plantas) funcionais foram mais conservados do que esperado ao acaso por evolução neutra (figura 3 - material suplementar). Dois atributos (dieta de vertebrados ectotérmicos e tamanho de corpo) apresentaram evolução mais rápida do que o movimento browniano, com valores de  $K$  menores do que 1, mas que não diferem do esperado (figura 3 - material suplementar). Os atributos de dieta de vertebrados endotérmicos e peixe apresentaram uma evolução mais lenta, com valores de  $K$  de maiores do que 1, mas também não diferiram do esperado por movimento browniano (figura 3 - material suplementar).

Como os valores de  $K$  de todos os atributos funcionais utilizados tende a serem conservados e assim apresentarem valores de  $K$  maiores do que esperados por evolução neutra de atributos, ou apresentar uma evolução neutra do atributo, e assim não diferirem dos valores de  $K$  esperados por evolução de atributos por movimento browniano, os índices derivados da faceta funcional da diversidade tendem a espelhar o padrão observado nos índices da faceta filogenética da diversidade. Isso se mostrou verdadeiro nas análises do TRHCD, onde as variáveis que determinam não-covariação de diversidade filogenética (veja tabelas 4 a 6 – Material Suplementar) também determinam a não-covariação de diversidade funcional (veja tabelas 7 a 9 – Material Suplementar). Além das medidas de diversidade funcional responderem às mesmas preditivas do TRHCD nas mesmas escalas, os efeitos das variáveis ambientais das relações apresentam o mesmo sinal. Além disso, os slopes das variáveis ambientais para os índices de diversidade funcional apresentaram sempre um valor menor do que os slopes para os índices de diversidade filogenética das mesmas variáveis ambientais, mostrando que o gradiente de diversidade funcional é sempre mais suave do que o de diversidade filogenética, pois as espécies diferem menos funcionalmente do que o esperado pelo

tempo em evolução independente. Fazendo o teste de sinal filogenético para múltiplo traits simultaneamente encontramos um valor de  $K_{\text{mult}} = 2.034$  com  $p = 0.0008$  em 10.000 simulações, indicando que a matriz de atributos funcionais analisados tende a ser mais conservada do que o esperado ao acaso por evolução na filogenia dos morcegos noctilionoidea (figura 4). Uma vez que as respostas de diversidade funcional espelham fortemente as respostas filogenéticas, não apresentaremos os resultados específicos para a diversidade funcional (veja material suplementar).

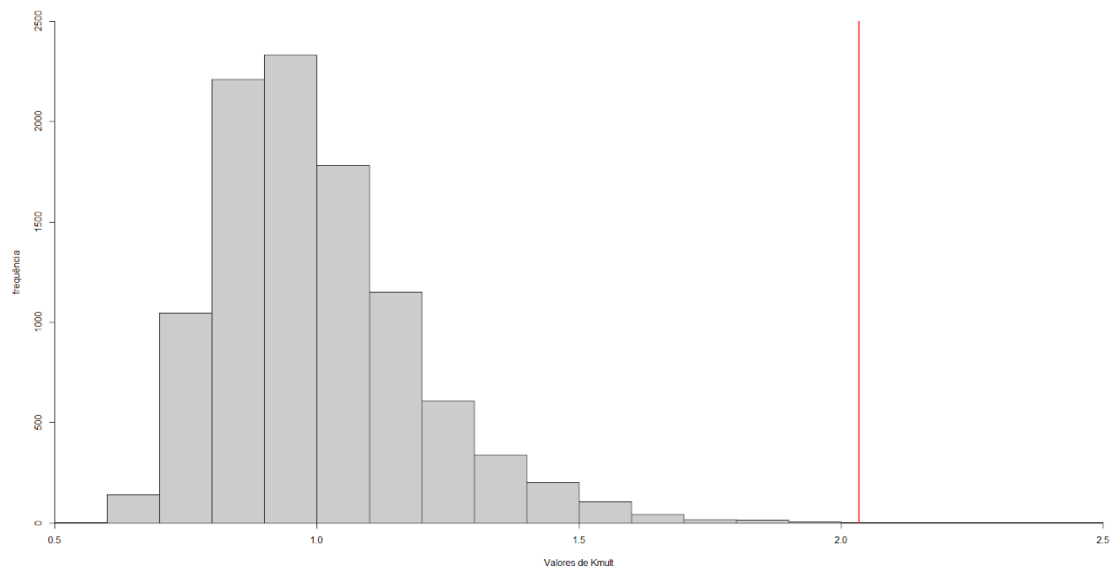


Figura 4. Distribuição dos valores de  $K$  de Blomberg para múltiplos atributos ( $K_{\text{mult}}$ ) esperados por evolução neutra do conjunto de atributos funcionais simulados usando movimento browniano considerando a correlação evolutiva dos atributos sobre a filogenia dos morcegos Noctilionoidea para acessar os valores de  $K_{\text{mult}}$  esperados e para comparar com o valor de  $K_{\text{mult}}$  de sinal filogenéticos observados (barra horizontal vermelha) dos atributos funcionais usados para calcular índices de diversidade funcional.

## DISCUSSÃO

### *Gradiente de diversidade de espécies*

Nossos resultados mostram que os morcegos Noctilionoidea apresentam um claro gradiente de diversidade de espécies que é influenciado pelas condições ambientais. Este

gradiente se mantém em diferentes perspectivas da diversidade, local e regional, (RD e RPD) e escalas (1°, 2° e 4°). Apesar do padrão geral observado se manter entre a perspectiva local (alfa médio) e regional (gama), e entre escalas menores (1° e 2°) e maior (4°), existe um gradiente diferente entre RD e RPD. Assim, existe um gradiente de beta diversidade, que permite rejeitar a hipótese de covariação da diversidade, indicando que a intensidade dos processos que moldam o padrão de diversidade muda entre a perspectiva local e regional da diversidade. Isso contrasta com a covariação da diversidade entre diversidade local e regional observada por Rodriguez & Arita (2004) para morcegos da América do Norte. Além disso, os fatores ambientais que determinam os padrões de diversidade mudam conforme com a mudança de escala.

Além disso, nossos resultados mostram um padrão de aumento da diversidade beta em direção às regiões subtropical (veja figura 1-c de Rodriguez & Arita 2004), o que é o contrário do padrão de aumento de diversidade beta em direção ao trópico observado por Stevens & Willig (2002), usando dados de listas de espécies para comunidades locais e dados de distribuição para diversidade regional. Assim, ao menos de um ponto de vista macroecológico, a diversidade beta em regiões tropicais é menor do que em regiões subtropicais, assim o padrão observado por Stevens & Willig (2002) pode ser um efeito de maior diversidade beta em escala de comunidades (pontos amostrais), mas que não se espelha no padrão local de diversidade macroecológica (diversidade de espécies nas células). Isso demonstra uma quebra da tendência de escalonamento da diversidade entre escalas de comunidade locais (pontos de amostragem) e diversidade regional (“pool” regional de espécies), como já mencionado por Rodriguez & Arita (2004).

No entanto, os padrões de aumento de diversidade beta em direção às regiões subtropicais dos limites da distribuição do clado que encontramos são congruentes com o padrão de encontrado por Lyons & Willig (2002) usando a relação espécie área em quadrantes aninhados ao longo novo mundo, com um desenho amostral bastante similar ao proposto por (Rodriguez & Arita 2004) que aplicamos. Estes autores demonstraram que existe um claro gradiente latitudinal de diversidade com pico na região equatorial, mas com a existência de um gradiente reverso de diversidade beta que é maior nas regiões temperadas. Esses padrões são congruentes também com o padrão de aumento de beta diversidade com a diminuição da diversidade regional encontrado por Willig & Sandlin (1991), usando tanto método de células e bandas latitudinais. Esse padrão de relação negativa entre a beta diversidade e a latitude pode ser resultado da existência de espécies

com ranges mais restritos em regiões subtropicais. No entanto, não deveríamos esperar gradientes latitudinais de tamanhos de ranges na ausência de processos ecológicos ou biogeográficos (Arita 2004), mas apenas um aumento da variância nos tamanhos de range para a borda do domínio (Arita 2004). O aumento da variância do tamanho de range pode levar a uma acentuação dos padrões, tornando a beta mais evidentes em regiões subtropicais/temperadas caso fatores ambientais sejam capazes de mudar a média de tamanho de range nessas regiões.

Assim, esse gradiente reverso de beta diversidade pode ser ocasionado por um reflexo do gradiente latitudinal de diversidade de um grupo com forte conservantismo tropical de nicho e assim várias espécies tenham seus limites de distribuição nas regiões subtropicais devido a efeitos diretos ou indiretos das condições climáticas. Neste caso de um acúmulo acentuado de limites de distribuição na região subtropical a métrica de tamanho de range regional do TRHCD iria captar uma redução do tamanho de range regional nestes locais, mas que pode ser devido a ocorrência de acúmulos de limites de distribuição de espécies amplamente distribuídas.

A temperatura e a sazonalidade da temperatura que foram capazes de prever a beta diversidade taxonômica segundo não covariação. O efeito da temperatura média anual foi negativo indicando uma diminuição na beta diversidade com o aumento de temperatura em todas as escalas analisadas, isso indicaria um gradiente reverso de beta diversidade, com maior beta em locais mais frios e também menos diversos, uma vez que a temperatura também determina a diversidade regional. Um padrão similar ao encontrado por McKnight et al. (2007) com maior beta diversidade em regiões com maiores latitudes provavelmente devido a efeito maiores das glaciações do Pleistoceno e nas regiões a oeste da Cordilheira dos Andes devido ao relevo complexo que possibilita um maior isolamento das linhagens que habitam as regiões montanhosas.

Assim, o padrão de aumento da diversidade beta em direção às regiões subtropicais pode ser uma simples consequência do gradiente latitudinal de diversidade sendo espelhada no padrão de diversidade beta. Desta forma, um gradiente de diversidade qualquer (e.g. uma espécie de diferença entre duas células vizinhas) causa um aumento proporcionalmente maior na diversidade beta a medida que a diversidade regional diminui e não necessariamente da existência de diversidade beta de resultante de gradiente de riqueza mais fortes em regiões mais pobres em áreas com menor disponibilidade de energia e mais homogêneas (Svenning et al. 2011). Assim resultarem

em maior beta diversidade, possivelmente derivada de gradiente de perda de espécies, em regiões menos diversas do que em regiões mais diversas, como levantado por Lyons & Willig (2002).

Este padrão de aumento de diversidade beta em regiões com fortes gradientes de diversidade regional tem sido explorado usando abordagens de partição de beta diversidade em seus componentes resultantes de riqueza (Brich – Carvalho et al. 2011) ou de aninhamento (Bnes - Baselga 2009). Com o uso de métricas de decomposição de beta diversidade não seríamos capazes de determinar se o gradiente de diversidade mais acentuado na região subtropical é a causa do padrão de aumento de beta diversidade com aumento da latitude, mas apenas saber se o padrão geral de beta diversidade ao longo da latitude é dominado pelo turnover ou pelo “aninhamento” (e.g. Baselga et al. 2012), ou relacionar a importância do “aninhamento” para o padrão de beta diversidade com algum fator ambiental (e.g. Dobrovolski et al. 2012).

No entanto, não saberíamos dizer se o padrão de beta aqui observado é puramente reflexo dos gradientes de diversidade que estão determinando um padrão de aumento de diversidade beta em direção a região subtropical. Assim, somente o uso de modelos nulos de simulações de alocação aleatória dos ranges das espécies afim de observar qual o padrão esperado no gradiente de beta diversidade dado o padrão geográfico de diversidade, as restrições geométricas do domínio biogeográfico e os tamanho de range do grupo em questão (e.g. Willig & Lyons 1998), ou algum gradiente ambiental (e.g. Rahbeck et al. 2006) seria capaz de solucionar esta questão, que é secundária ao presente trabalho. Se apenas o gradiente de diversidade determinar um gradiente de aumento da diversidade beta nas regiões subtropicais/temperadas e se o padrão de diversidade nessas áreas for determinado quase que exclusivamente por beta resultante de tal gradiente de riqueza deveríamos abandonar a discussão sobre as causas dos gradientes aninhados de diversidade beta e tentar compreender quais os fatores ecológicos e históricos que determinam os limites de distribuição dos clados, em vez de focar em questões derivadas do processo de evolução do padrão de diversidade dos clados.

Apesar de uma clara relação entre as métricas de diversidade beta e suas relações com a diversidade local ou regional (e.g. Jost 2007; Jost 2010; Veech & Crist 2010). Até o momento nenhum estudo macroecológico de beta diversidade (e.g. Rodriguez & Arita 2004) explorou quais seriam os padrões de beta que devem ser esperados puramente como resultado dos gradientes de diversidade regionais. Estes padrões já são bastante

conhecidos dentro de um domínio biogeográfico do Novo mundo (e.g. Willig & Selcer 1989; Willig & Lyons 1998; Willig et al. 2003), e um assunto bastante explorado em relação às causas do gradiente latitudinal de diversidade (Stevens 2006, Pereira & Palmerim 2013). Aqui encontramos uma relação de aumento de beta diversidade com a diminuição disponibilidade de energia e com a sazonalidade de temperatura em todas as escalas, este padrão pode ser observado em todas as facetas da diversidade. No entanto, este padrão de aumento de beta com a latitude pode ser resultado de um reflexo do gradiente latitudinal de diversidade. Assim, uma análise usando modelos nulos poderia determinar se o gradiente de beta observado é uma consequência do padrão latitudinal de diversidade regional apresentado pelos morcegos Noctilionoidea.

Desta forma, poderíamos comparar o gradiente de beta diversidade observado e esperado em macroescala considerando ranges coesos, como sugerido por Zapata e colaboradores (2005). Com essa estratégia seria possível saber se o gradiente de beta resultante do gradiente de diversidade intrínseco de macroescala é um fator que acentua a diferença de entre a diversidade regional na região subtropical/temperada e a tropical, ou se a beta diversidade é um fator que diminui a essa diferença, suaviza o gradiente latitudinal em escala regional, sem precisar recorrer às nuances da decomposição da beta resultante de riqueza (e.g. Carvalho et al. 2011) ou de gradiente de diversidade aninhado (e.g. Baselga 2009). Porém, explorar os padrões de beta resultando do gradiente de diversidade intrínsecos em um modelo de simulação de ranges coesos dentro do domínio geográfico (e.g. Rabehk et al. 2007) vai além do escopo do presente trabalho. Aqui buscamos explorar os efeitos de dependência de escalas na percepção da resposta do padrão de diversidade aos principais gradientes ambientais, e como as diferentes facetas respondem em termos de gradientes ambientais determinantes e diferenças entre escalas.

Um trabalho que explora essa questão, mas usando dados de pequena escala (comunidade locais) indicou que o padrão latitudinal e altitudinal de beta diversidade é um resultado da diferença de tamanho (riqueza) dos pools regionais, e assim uma maior beta diversidade em locais com uma maior diversidade gama é simplesmente um processo estocástico de amostragem dos pools regionais (Kraft et al. 2011), e assim não necessitaria de um mecanismos distintos moldando a diversidade em diferentes regiões. No entanto, Kraft e colaboradores indicam que deveríamos esperar uma relação positiva entre a diversidade beta e a diversidade regional, mas em nosso trabalho encontramos um padrão contrário, com maior beta em regiões com menor diversidade gama, o que claramente não

poderia ser um resultado da dependência entre beta e gama levantada por este estudo. No entanto, o modelo nulo usado por Kraft e colaboradores (2011) sofre de “efeito Narciso” (sensu Colweell & Winkler 1984), consequentemente alta taxa de erro tipo 2, e assim não sendo adequados a responder se o padrão observado de beta diversidade é causado por processos ecológicos ou meramente por processos estocásticos (Ulrich et al. 2017).

### ***Diferenças entre diversidade e entre Escalas***

A semelhança entre os padrões de diversidade beta taxonômica e beta filogenética ao longo do espaço pode ser devido a uma beta diversidade filogenética proporcional à beta diversidade taxonômica, como observado por Peixoto et al. (2017). Esses autores mostraram que a região com maior beta diversidade taxonômica e filogenética fica localizada a oeste dos Andes, outra região com alta beta diversidade fica localizada ao norte do México. Essas duas regiões apresentam uma diferença muito pequena entre a diversidade beta filogenética e a diversidade beta taxonômica, indicando que a troca de espécies ocorre entre espécies de linhagens distantemente aparentadas. O relevo acidentado da Cordilheira dos Andes pode agir como barreira climática à dispersão de espécies tropicais entre o leste e o oeste da cordilheira, corroborando a ideia de que grande beta diversidade filogenética em morcegos entre áreas próximas só ocorra na presença de fortes barreiras climáticas (Peixoto et al. 2014), no caso o gradiente altitudinal de temperatura entre a cordilheira e as planícies a leste e oeste.

Nas regiões mais altas, como os Andes, as espécies tendem a ter um tamanho de distribuição menor, ou seja, distribuições mais “recortadas”, indicando que as espécies respondam fortemente ao gradiente altitudinal de temperatura de forma mais fina e assim as montanhas pareçam mais altas para as espécies tropicais (McCain et al. 2009), uma vez que este efeito só acontece na porção tropical dos Andes. Isso demonstra que os padrões de beta diversidade são mediados pelos tamanhos de range que refletem o efeito das condições ambientais sobre a distribuição das espécies (Buckley & Jetz 2008), onde espécies de range amplos respondem a condições climáticas regionais (e.g. temperatura e produtividade primária líquida), enquanto que as espécies de ranges restritos respondem a condições ambientais mais locais com a heterogeneidade de hábitat (Jetz & Rahbek 2002).

Um menor tamanho de distribuição regional pode ser causado tanto por um menor tamanho dessa distribuição quanto por um tamanho de distribuição amplo que termina (i.e., tem limites) na região em questão. Assim, um padrão de beta diversidade congruente

com tamanho de range regional pequena pode ser tanto observado em áreas com espécies de distribuição restritas, e assim um alto turnover, quanto em áreas com forte gradiente de diversidade de espécies de distribuição ampla, representando assim uma alta perda espécies. O padrão de maior beta diversidade observado na região tropical a oeste dos Andes, uma área com alta diversidade regional, provavelmente é resultado de turnover de espécies com distribuição que caracteriza as comunidades desta região, e este padrão mostra que o efeito positivo do relevo das montanhas ser mais influente na região tropical (Jazen 1967), uma vez que a mesma cordilheira se estende por todo oeste da América do Sul e não tem o mesmo efeito em regiões subtropicais, mais frias e sazonais, indicando que a heterogeneidade do relevo pode ser um fator fundamental na geração de espécies na região tropical da cordilheiras dos Andes (Rangel et al. 2018).

Por outro lado, o padrão de aumento da beta diversidade taxonômica e filogenética observado em regiões subtropicais, mais frias e ou mais sazonais quanto a temperatura, tanto da porção norte quanto do sul da distribuição do noctilionoidea pode ser devido a diversidade beta resultante de gradiente de diversidade filogenética associados a extinções no passado e recolonizações como observado em mamíferos (e.g. Dobrovolski et al. 2012). E assim, uma alta beta diversidade pode ocorrer tanto em locais de baixa riqueza, devido a diferenças de diversidade entre locais próximos aos limites de distribuição do clado, quanto em locais com alta riqueza em regiões mais heterogêneas que determinam tamanho de ranges menores e mudanças de composição mais rápidas (Gaston et al. 2007).

O padrão geral mostra que existe um efeito de processos climáticos mais regionais, observado em escalas maiores (e.g. Hortal et al. 2008), principalmente determinados por temperatura e/ou sazonalidade da temperatura que atuam de todas as escalas e facetas da diversidade. O efeito deste componente de sazonalidade e temperatura é um bom preditor do gradiente latitudinal de diversidade de espécies em vários grupos de vertebrados na região tropical das Américas (Gaucherel et al. 2018). Este efeito climático regional foi observado independentemente da escala de análise e da faceta da diversidade de espécies considerada, sempre apresenta um mesmo tipo de relação. Porém a diversidade filogenética seguiu um padrão diferente, com relação mais forte com fatores locais com a altitude nas menores escalas (1° e 2°) e que se perde à medida que aumentamos a escala, sendo o padrão de diversidade filogenética determinado em grande escala pelo efeito climático regional. Esse efeito de escala no padrão de diversidade

filogenética mostra que efeitos mais locais da altitude das montanhas podem determinar o isolamento de linhagens, levando à evento de especiação e assim gerar um aumento de diversidade regional, porém este efeito só pode ser observado em escalas pequenas. Além disso, a similaridade entre os padrões de diversidade beta filogenética e funcional são esperados quando a diversidade seja moldada por processos mais regionais como diversificação e evolução de atributos (Graham & Fine 2008) do que por processo locais de montagem de comunidades.

A similaridade dos padrões de diversidade entre as facetas taxonômica, funcional e filogenética mostra que ao menos em escalas espaciais mais amplas dos padrões macroecológicos, devemos esperar uma grande congruência entre as diferentes facetas, ao contrário da divergência observada usando dados de comunidades locais (Devictor et al. 2010). A relação entre o padrão de beta diversidade e a diversidade regional observado na faceta filogenética, e também na funcional, mostra que existem regiões onde uma maior diversidade beta está associada a uma alta diversidade regional, como observado na região tropical dos Andes e na planície tropical do Pacífico a oeste dos Andes. E duas regiões onde uma alta beta diversidade está associada a uma baixa diversidade regional, com nas bordas subtropicais do Norte e do Sul da distribuição dos noctilionoidea que é observado em todas as facetas da diversidade. Assim, mapear tanto diversidade gama quanto a diversidade beta podem realmente ajudar a esclarecer os processos estruturadores da diversidade em macroescala (McKnight et al. 2007), que não seriam compreendidos analisando somente uma das perspectivas (Devictor et al. 2010).

### ***Evolução de Atributos e similaridade entre diversidade filogenética e funcional***

Um padrão observado em escala regional é o de conservatismo de nicho, como observado nos atributos considerados nas análises de diversidade funcional. Esse padrão encontrado na evolução dos atributos funcionais leva a uma forte similaridade entre o padrão de diversidade filogenética e funcional como sugerido por Fergnani & Ruggiero (2015). Assim, essas duas facetas da diversidade apresentam respostas também congruentes aos gradientes ambientais. Em concordância com os resultados de Stevens et al. (2006), onde a diversidade funcional não difere expectativa nula considerado o pool de espécies regional indicando conservatismo das linhagens determina a diversidade funcional. Além disso, a tendência de conservatismo de nicho observada nos atributos funcionais também é responsável pela baixa dimensionalidade da diversidade de morcegos do novo mundo

(Stevens & Tello 2014), visto que com atributos conservados a diversidade funcional sempre é menor do que a diversidade filogenética, e ainda essa baixa diversidade funcional é correlacionada à diversidade filogenética. Indicando que o conservatismo de nicho observado em morcegos (Peixoto et al. 2017), especialmente em grupos tropicais muitos diversos como noctilionoidea, deve ser sim uma das principais causas do forte gradiente latitudinal de morcegos (Stevens 2006). Phyllostomidae, a família mais diversa dos noctilionoidea, é considerada um dos principais grupos na determinação do gradiente latitudinal de diversidade de morcegos (Stevens 2004), devido ao forte conservatismo de nicho tropical (Buckley et al. 2010). Contrariando a conclusão de Fergnani & Ruggiero (2015) de que o conservantismo de nicho não é um fator fundamental para determinação do gradiente de diversidade de mamíferos da América do Sul analisando outros grupos de mamíferos.

Os dois atributos (dieta de vertebrado ectotérmico e massa corpórea) apresentaram  $K$  de Blomberg menores do que um, ou seja, evoluíram de forma mais lábil do que esperado por deriva em movimento browniano ( $k = 1$ ). Esses atributos são dois que podem estar evoluindo de forma correlacionada, uma vez que as espécies que apresenta dieta carnívora, contendo vertebrados ectotérmicos como principal fonte, são normalmente espécies de maior porte da subfamília que apresentam uma dieta predominantemente constituída de invertebrados, e a predação de pequenos vertebrados ectotérmicos pode surgir de forma oportunista. Já a dieta de vertebrados endotérmicos é mais restrita a poucos gêneros por depender de uma maior especialização para predação, e por isso tende a ser mais conservada apresentado  $K$  de Blomberg maiores do que um. Resultados congruentes com o efeito do tamanho corporal na especialização da dieta carnívora em morcegos (Santana & Cheung 2016). A tendência à conservação de atributos funcionais analisados, principalmente os relacionados à dieta, pode ser resultado de evolução da forma do crânio relacionada a especialização das dietas que são melhor explicadas por modelos de com vários picos adaptativos um para cada dieta; insetívora, carnívora, sanguívora, nectarívora e frugívora; (Monteiro & Nogueira 2011) observada em Phyllostomidae o principal grupo da superfamília Noctilionoidea. Essa especialização, por sua vez, é explicada principalmente pelo “trade-off” entre a força de mordida e o alongamento do crânio em uma dieta especializada em néctar (Nogueira et al. 2009), determinada por características craniais que se relacionam a diferentes níveis de dureza nos alimentos na dieta (Santana et al. 2012).

## CONCLUSÃO

A partir dos resultados aqui apresentados podemos concluir que os efeitos ambientais sobre o padrão latitudinal de diversidade são dependentes da escala. Assim, o padrão de diversidade taxonômica é sempre determinado por processos climáticos regionais relacionados à temperatura média e à sazonalidade de temperatura que atua em todas as escalas, mas com intensidades diferentes. Também podemos concluir que quando os efeitos dependentes de escalas são relacionados a efeitos ambientais locais, como a altitude, tais efeitos locais afetam apenas sobre as facetas da diversidade filogenética e funcional, e também podemos concluir que estes efeitos ambientais mais locais se perdem a medida que subimos de escala, e assim o padrão geral de macroescala da diversidade filogenética e funcional também é determinado pelo processo climático regional, como observado para diversidade taxonômica. Este processo resultante de efeitos climáticos de macroescala são provavelmente responsáveis pela extinção local de espécies tropicais em condições climáticas menos favoráveis do subtropical, em um padrão fonte (regiões tropicais) e sumidoro (regiões subtropicais), onde a diversidade das comunidades subtropicais é suplementada por migrantes durante a primavera e o verão quente e produtivo e ao longo do as comunidades subtropicais vão perdendo espécies devido a baixa disponibilidade de recurso e ao alto custo de manutenção de temperatura corporal dos morcegos durante o outono/inverno. Assim, teriam menor oferta de recursos com maior gasto energético basal, além maior gasto energético com perda de calor durante o voo em noites frias, o que pode limitar o tempo de forrageio. Por isso, em regiões subtropicais deveriam observar extinções de populações locais de espécies adaptadas à condições mais quentes e que são mantidas por migrantes. Se esse processo acontecer em várias espécies a sazonalidade da temperatura pode explicar o gradiente acentuado de diversidade do morcegos Noctilionoidea, sendo a sazonalidade um fator que causa a extinção de populações locais em ambiente subtropical.

Assim, ao explorar o efeito de escala nos padrões geográficos de diversidade devemos enfatizar os efeitos nos padrões de diversidade filogenética que guardam parte do processo histórico de diversificação do clado que podem ser afetados por fatores ambientais mais locais em ocorrem em apenas alguns pontos específicos, como as regiões de cordilheiras de montanhas, que podem propiciar tanto um refúgio climático das mudanças cíclicas do clima que propicia a manutenção de linhagens, quanto um ambiente

com maior isolamento entre locais com condições similares que facilita a especiação. Assim, o padrão de diversidade de morcegos Noctilionoidea é determinado pelos efeitos regionais do clima determinados principalmente por gradientes de temperatura e de sazonalidade da temperatura, mas este padrão de diversidade é acentuado nas facetadas filogenética e funcional da diversidade por efeito de processos mais locais determinados principalmente pela altitude. Esses efeitos podem ser captados pelo gradiente de diversidade beta onde os efeitos locais tem um efeito positivo, aumento a diversidade filogenética e funcional regional nos trópicos, enquanto os efeitos regionais do clima têm um efeito negativo em todas as facetadas, diminuindo diversidade regional fora dos trópicos.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Adams, D.C. 2014. A generalized K statistic estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Systematic Biology* 63: 685-697.
- Allen, A. P., Brown, J. H., Gillooly, J. F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Arita, H.T. 2005. Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology* 232: 119-126;
- Arrhenius, L. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Badgley, C. 2010. Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography* 33: 220-231.
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Manning, A. D., Gibb, H., Lindenmayer, D. B., Didham, R. K. 2013. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 22: 639-647.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C., Lobo, J.M. Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PloS ONE* 7: 332341.

- Belmaker, J., Jetz, W. (2011). Cross-scale variation in species richness-environment associations. *Global Ecology and Biogeography* 20: 464-474.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., Price, S. A., Vos, R. A., Gittleman, J. L. Purvis, A. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446: 507-512.
- Bivand R., Wong D.W.S. (2018). Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *Test* 27: 716-748.
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-715.
- Bohning-Gaese, K. (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 24: 49-60.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Kerhoff, A. J., Enquist, B. J., Green, J. L. 2008. Microbes on mountainsides: contrasting elevation patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11505-11511.
- Buckley, L.B., Jetz, W. 2008. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 17836-17841.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Camschen, E.I., Grytnes, J., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R., Wiens, J.J. 2010. Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2131-2138.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C. 2015. BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package version 1.3.0. <http://CRAN.R-project.org/package=BAT>
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Gomes, P. 2011. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 21: 760-770.

- Chao, A., Chiu, C., Jost, L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 297-324.
- Clarke, M., Thomas G.H., Freckleton, R.P. (2017). Trait evolution in adaptive radiations: modeling and measuring interspecific competition on phylogenies. *The American Naturalist* 189: 121-137.
- Colwell, R.K. & Winkler, D.W. 1984. A null model for null models in biogeography. In Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. 344- 359 pp. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- Davies, T.J., Buckley, L.B. (2011). Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2414-2425.
- Devictor, V, Moullot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- Diserud, O. H., Odegaard, F. 2007. A multiple-site similarity measure. *Biology Letters* 3: 20-22.
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F.A.S., Diniz-Filho, J.A.F. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 21: 191-197
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.

- Fergnani, P.N., Ruggiero, A. 2015. Ecological diversity in South American Mammals: Their geographical distribution shows variable associations with phylogenetic diversity and does not follow the latitudinal richness gradient. *PloS ONE* 10: e0128264.
- Field, R., Hawkins, B. A., Corneli, H. V., Diniz-Filho, A. F., Guégan, J., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Turner, J. R. G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132-147.
- Fox, J. & Weisberg, S. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceeding of the Royal Society B* 274: 1567-1574.
- Gaucherel, C., Tramier, C., Devictor, V., Svenning, J.C., Hély, C. 2018. Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *Journal of Biogeography* 45: 1905-1916.
- Graham, C.H., Fine, P.V.A. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11: 1265-1277.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F. 2004. 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography* 27: 268-272.
- Harman, H.H., Jones, W.H. 1966. Factor analysis by minimizing residual (minres). *Psychometrika* 31: 351-368.
- Hijmans, R.J., van Etten, J. 2012. raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hortal, J, Rodríguez, J., Nieto-Díaz, M., Lobo, J.M. 2008. Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography* 35: 1202-1214.

- IUCN, Conservation International, Arizona State University, Texas A&M University, University of Rome, University of Virginia, Zoological Society London. 2008. An Analysis of Mammals on the 2008 IUCN Red List <https://www.iucnredlist.org/resources/spatial-data-download>. Baixado em 8 de Maio de 2015.
- Jetz, W., Rahbek, C. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 297: 1548-1551.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., Webb, C. O. 2010. Picante: r tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Koleff, P & Gaston, K. J. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography* 11: 363-375.
- Koleff, P., Gaston, K. J., Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for present-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Kraft, N.J.B., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J., Cornell, H.V., Davies, K.F., Freestone, A.L., Inouye, B.D., Harrison, S.P., Myers, J.A. 2011. Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* 333: 1755-1758.
- Kuhn, T. S., Mooers, A. O., Thomas, G. H. 2011. A simple polytomy resolver for dated phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 427-436.
- Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology letters* 3: 73-76.
- Lyons, S.K.; Willig, M.R. 1999. A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* 80: 2483-2491.

- Lyons, S.K.; Willig, M.R. 2002. Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology* 83 :47-58.
- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S., Stuart, S.N. 2007. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PloS biology* 5: e272.
- Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaund, J., Cianciaruso, M. V., Loyola, R., Diniz-Filho, J. A. F., Mouillot, D., Thuiller, W. 2014. Multifaceted diversity-area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 836-847.
- McCain, C.M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology Letters* 12: 550-560.
- Monteiro, L.R., Nogueira, M.R. 2011. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomidae bats. *BMC Evolutionary Biology* 11: 137.
- Munkemuller, T, Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 743-756.
- Nogueira, M.R., Peracchi, A.L., Monteiro, L.R. 2009. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomidae bats. *Functional Ecology* 23: 715-723.
- O'Brien, E. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of wood plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25: 379-398.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. 2015. *vegan*: community ecology package. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M.B., Mason, N.W.H. (2013). Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? *Journal of Vegetation Science* 24: 781-793.

- Peixoto, F.P., Villalobos, F., Cianciaruso, M.V. 2017. Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1055-1065.
- Peixoto, F.P., Braga, P.H.P., Cianciaruso, M.V., Diniz-Filho, J.A.F., Brito, D. 2014. Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography* 41: 762-772.
- Peixoto, F.P., Villalobos, F., Melo, A.S., Diniz-Filho, J.A.F., Loyola, R., Rangel, T.F., Cianciaruso, M.V. 2017. Geographical patterns of phylogenetic beta-diversity components in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography* 26: 573-583.
- Pereira, M.J.R., Palmeirim, J.M. (2013). Latitudinal diversity gradients in New World bats: are they a consequence of niche conservatism? *PloS ONE* 8: e69245.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Pinheiro J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-142, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pontard, M., Bunnefeld, L., Cabral, J.S., Etienne, R.S., Fritz, S.A., Gillespie, R., Graham, C.H., Hagen, O., Hartig, F., Huang, S., Jansson, R., Maliet, O., Münkemüller, T., Pellisier, L., Rangel, T.F., Storch, D., Wiegand, T., Hulbert, A.H. The latitudinal diversity gradient: novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in Ecology & Evolution* 34: 211-223.
- Rangel, T.F., Edwards, N.R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J.A.F., Gosling, W.D., Coelho, M.T.P., Cassemiro, F.A.S., Rahbek, C., Colwell, R.K. 2018. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: biogeographical cradles, museums, and grave. *Science* 361: eaar5452.
- R Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rahbek, C. & Graves, G. R. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267: 2259-2265.

- Rahbek, C., Graves, G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 4534-4539.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology letters* 8: 224-239.
- Rahbek, C., Gotelli, N.J., Colwell, R.K., Entsminger, G.L., Rangel, T.F.L.V.B., Graves, G.R. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 165-174.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Ricklefs, R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87: S3-S13.
- Rodriguez, P. & Arita, H. T. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* 27: 547-556.
- Rojas, D., Warsi, O. M, Dávalos, L. M. B. 2016. Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a recent origin of extant Neotropical diversity. *Systematic Biology* 65: 432-448.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Revell, L.J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.
- Santana, S.E., Grosse, I.R., Dumont, E.R. 2012. Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution* 66: 2587-2598.
- Santana, S.E., Cheung, E. 2016. Go big or go fish: morphological specializations in carnivorous bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20160615.
- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68: 1-16.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many Species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133: 240-256.

- Stevens, R.D., Willig, M.R. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83: 545-560.
- Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665-674.
- Stevens, R.D., Willig, M.R., Strauss, R.E. 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos* 112: 41-50.
- Stevens, R. D., Tello, J.S. 2014. On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1115-1125.
- Svenning, J-C, Flojgaard, C., Baselga, A. 2011. Climate, history and neutrality as drivers of mammals beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology* 80: 393-402.
- Szava-Kovats, R. C., Partel, M. 2014. Biodiversity patterns along ecological gradients: unifying  $\beta$ -diversity indices. *PLoS ONE* 9: e110485.
- Szava-Kovats, R. C., Zobel, M., Partel, M. 2012. The local-regional species richness relationship: new perspectives on the null-hypothesis. *Oikos* 121: 321-326.
- Szava-Kovats, R. C., Ronk, A., Partel, M. 2013. Pattern without bias: local-regional richness relationship revisited. *Ecology* 94: 1986-1992.
- Swenson, N.G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany* 98: 472-480.
- Tello, J. S., Stevens, R. D. 2010. Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography* 33: 796-808.
- Tjørve, E. 2003. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography* 30: 827-835.
- Ulrich, W., Baselga, A., Kusumoto, B., Shiono, T., Toumisto, H., Kubota, Y. 2017. The tangled link between  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity: a Narcissus effect weakens statistical inferences in null model analyses of diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1-5.

- van Rensburg, B.J., Chown, S.L., Gaston, K.J. (2002) Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African Birds. *The American Naturalist* 159: 566-577.
- Vilela, B., Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1229-1234.
- Zapata, F.A., Gaston, K.J., Chown, S.L. 2005. The mid-domain effect revisited. *The American Naturalist* 166: E144-E148.
- Willig, M.R., Selcer, K.W. (1989). Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography* 16: 189-195.
- Willig, M.R., Sandlin, E. A. Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies. *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. p81-96. 1991.
- Willig, M.R., Lyons, S.K. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81: 93-98.
- Willig, M. R. Kaugman, D. M., Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.
- Wilman, H., Belmaker, J. Simpson, J., De La Rosa, C., Rivadeneira, M. M., Jetz. W. 2014. EltonTraits 1.0: species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95: 2027.
- Wright, D. H., Currie, D. J., Maurer, B. A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In Ricklefs, R.E. & Schluter, D. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. p. 66-74. Chicago: University of Chicago Press.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

### Diversidade taxonômica

#### Teste Robusto de Hipótese de Covariação da Diversidade

Tabela 1. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade taxonômica na escala de 1º. Níveis de significância: \*\*\*\* p ≤ 0.00001; \*\*\* p ≤ 0.0001; \*\* p ≤ 0.001; \* p ≤ 0.01, \* p < 0.05, NS p ≥ 0.05.

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
Temp	0.3152****	0.3497****	-0.0475****	-0.0166****	0.0360****	***
Ppt	0.3408****	0.3603****	-0.0317****	-0.0120****	0.0232****	***
NPP	0.2505****	0.2719****	-0.0261****	-0.0055*	0.0186****	***
Alt	-0.1658****	-0.1890****	0.0354****	0.0025 <sup>NS</sup>	-0.0276****	NS
SD Temp	-0.0102 <sup>NS</sup>	-0.0158 <sup>NS</sup>	0.0111**	-0.0001 <sup>NS</sup>	-0.0083**	NS
SD Ppt	0.0728****	0.0763****	-0.0020 <sup>NS</sup>	-0.0010 <sup>NS</sup>	0.0013 <sup>NS</sup>	NS
SD NPP	0.0402****	0.0433****	-0.0009 <sup>NS</sup>	0.0001 <sup>NS</sup>	0.0005 <sup>NS</sup>	NS
SD Alt	-0.0199 <sup>NS</sup>	-0.0230 <sup>NS</sup>	0.0089**	-0.0012 <sup>NS</sup>	-0.0067**	NS
Temp_Sazo	-1.0277****	-1.0950****	0.0511****	0.0199****	-0.0370****	***
Ppt_Sazo	-0.1297****	-0.1190****	0.0033 <sup>NS</sup>	-0.0053 <sup>NS</sup>	-0.0024 <sup>NS</sup>	NS

**Tabela 2. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade taxonômica na escala de 2°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .**

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.2138*****	0.22810*****	-0.0399**	-0.0229**	0.0235*	***
<b>Ppt</b>	0.2461*****	0.25580*****	-0.0215 <sup>NS</sup>	0.0041 <sup>NS</sup>	0.0143 <sup>NS</sup>	NS
<b>NPP</b>	0.2284*****	0.22490*****	-0.0015 <sup>NS</sup>	0.0016 <sup>NS</sup>	0.0056 <sup>NS</sup>	NS
<b>Alt</b>	-0.0840**	-0.09490**	0.0206 <sup>NS</sup>	0.0115 <sup>NS</sup>	-0.016 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD Temp</b>	0.0069 <sup>NS</sup>	0.01350 <sup>NS</sup>	0.0005 <sup>NS</sup>	0.0040 <sup>NS</sup>	0.0031 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD Ppt</b>	0.0706**	0.08560***	-0.0120 <sup>NS</sup>	0.0087 <sup>NS</sup>	0.0100 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.0837***	0.07550**	0.0132 <sup>NS</sup>	0.0061 <sup>NS</sup>	-0.0074 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD Alt</b>	0.0055 <sup>NS</sup>	0.00980 <sup>NS</sup>	0.0040 <sup>NS</sup>	0.0076 <sup>NS</sup>	0.0012 <sup>NS</sup>	NS
<b>Temp_Sazo</b>	-0.9183*****	-0.89660*****	0.0045 <sup>NS</sup>	0.0233*	0.0004 <sup>NS</sup>	NS
<b>Ppt_Sazo</b>	-0.0932*	-0.09240*	0.0106 <sup>NS</sup>	0.0038 <sup>NS</sup>	-0.0097 <sup>NS</sup>	NS

**Tabela 3. Parâmetros estimados para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade taxonômica nos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) na escala de 4°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .**

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.3307***	0.4285*****	-0.1204*****	-0.0480*****	0.0692*****	***
<b>Ppt</b>	0.4839*****	0.5422*****	-0.0736**	-0.0234*	0.0405*	***
<b>NPP</b>	0.4721*****	0.5145*****	-0.0531*	-0.0190 <sup>NS</sup>	0.0304*	NS
<b>Alt</b>	0.0367 <sup>NS</sup>	-0.0036 <sup>NS</sup>	0.0461*	0.0177*	-0.0300*	NS
<b>SD Temp</b>	0.1070 <sup>NS</sup>	0.0987 <sup>NS</sup>	0.0123 <sup>NS</sup>	0.0168*	-0.0109 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD Ppt</b>	0.1681**	0.1849**	-0.0171 <sup>NS</sup>	-0.0016 <sup>NS</sup>	0.0087 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.2261*	0.2612*	-0.0327 <sup>NS</sup>	-0.0107 <sup>NS</sup>	0.0135 <sup>NS</sup>	NS
<b>SD Alt</b>	0.1453*	0.1470 <sup>NS</sup>	0.0024 <sup>NS</sup>	0.0153 <sup>NS</sup>	-0.0054 <sup>NS</sup>	NS
<b>Temp_Sazo</b>	-1.1649*****	-1.2639*****	0.1385*****	0.0360**	-0.0889*****	***
<b>Ppt_Sazo</b>	0.0840 <sup>NS</sup>	0.0807 <sup>NS</sup>	0.0067 <sup>NS</sup>	0.0004 <sup>NS</sup>	-0.0079 <sup>NS</sup>	NS

## Diversidade Filogenética

### Teste Robusto de Hipótese de Covariação de Diversidade

Tabela 4. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade filogenética na escala de 1°. Níveis de significância: \*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*  $p \leq 0.001$ ; \*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.23505****	0.24709****	-0.02304****	-0.00931****	0.01960****	***
<b>Ppt</b>	0.25177****	0.24917****	-0.01035***	-0.00611****	0.00846**	***
<b>NPP</b>	0.18457****	0.18230****	-0.0033 <sup>N.S.</sup>	-0.00689****	0.00191 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>Alt</b>	-0.12377****	-0.13504****	0.02237****	0.00965****	-0.01949****	***
<b>SD Temp</b>	-0.00964 <sup>N.S.</sup>	-0.01405 <sup>N.S.</sup>	0.01007****	0.00237***	-0.00943****	NS
<b>SD Ppt</b>	0.05248****	0.05100****	0.00247 <sup>N.S.</sup>	-0.00014 <sup>N.S.</sup>	-0.00253 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.03026****	0.02761****	0.00594**	-0.00052 <sup>N.S.</sup>	-0.00577**	NS
<b>SD Alt</b>	-0.01821*	-0.0209**	0.00900****	0.00223***	-0.00855****	***
<b>Temp_Sazo</b>	-0.75583****	-0.73504****	0.01214***	0.00385**	-0.00932**	***
<b>Ppt_Sazo</b>	-0.10141****	-0.08991****	-0.0012 <sup>N.S.</sup>	0.00335**	0.00118 <sup>N.S.</sup>	NS

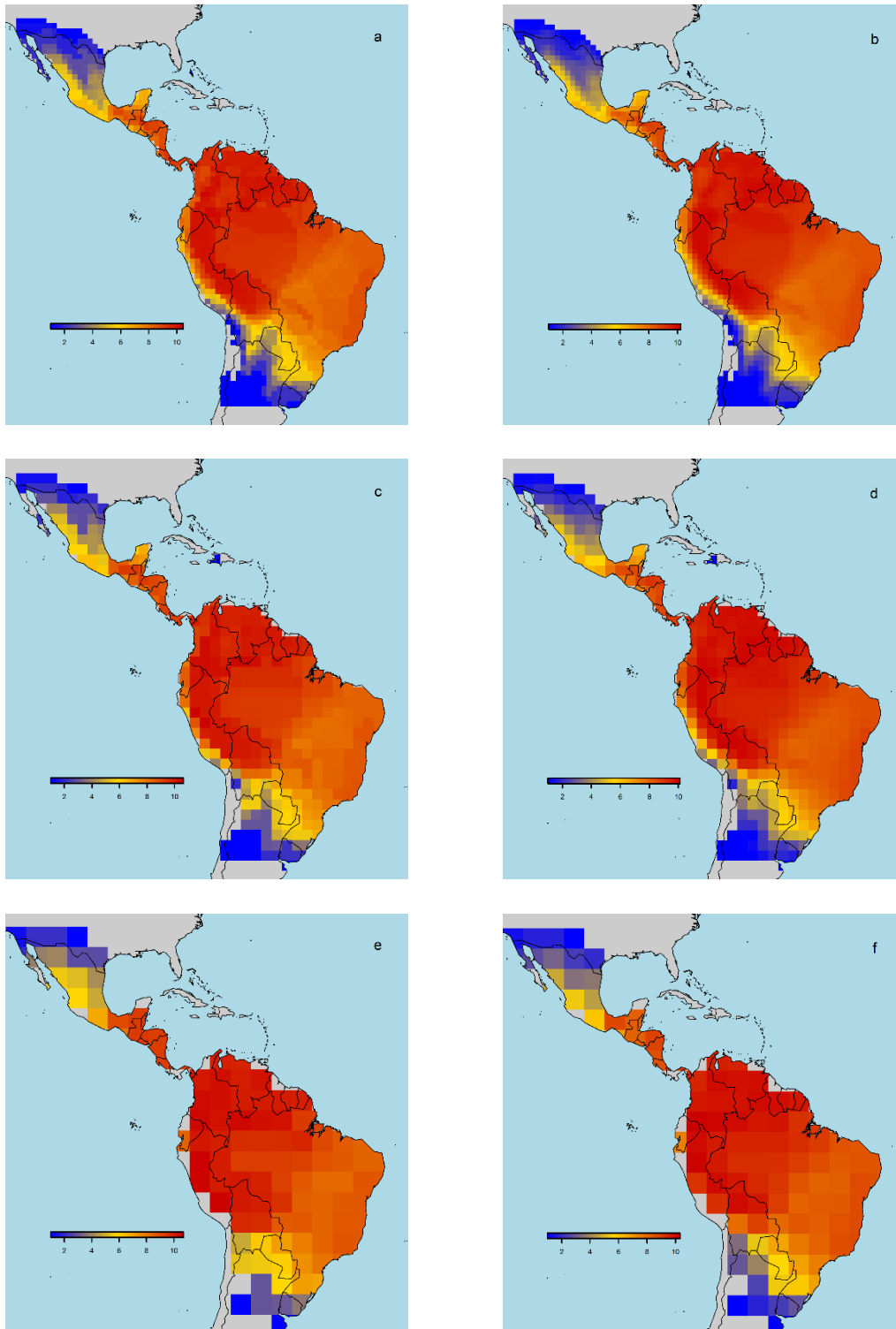
**Tabela 5. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade filogenética na escala de 2°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .**

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.16787*****	0.21443*****	-0.05108*****	-0.02504*****	0.04140*****	***
<b>Ppt</b>	0.1873*****	0.20845*****	-0.02669***	-0.01615*****	0.02145***	***
<b>NPP</b>	0.17258*****	0.19399*****	-0.02083**	-0.01846*****	0.01609**	***
<b>Alt</b>	-0.07108**	-0.11460*****	0.04665*****	0.02134*****	-0.03819*****	***
<b>SD Temp</b>	-0.00155 <sup>N.S.</sup>	-0.02419 <sup>N.S.</sup>	0.02735*****	0.00556*	-0.0239*****	NS
<b>SD Ppt</b>	0.05132**	0.05333**	-0.00159 <sup>N.S.</sup>	-0.00212 <sup>N.S.</sup>	0.00063 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.06018***	0.04409**	0.01863***	0.00082 <sup>N.S.</sup>	-0.01633***	NS
<b>SD Alt</b>	-0.00522 <sup>N.S.</sup>	-0.02811 <sup>N.S.</sup>	0.02822*****	0.00735***	-0.02421*****	NS
<b>Temp_Sazo</b>	-0.67367*****	-0.69375*****	0.02881**	0.01753*****	-0.02338**	***
<b>Ppt_Sazo</b>	-0.07614*	-0.077858**	0.00689 <sup>N.S.</sup>	0.01258****	-0.00364 <sup>N.S.</sup>	NS

**Tabela 6. Parâmetros estimados para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade filogenética nos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) na escala de 4°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .**

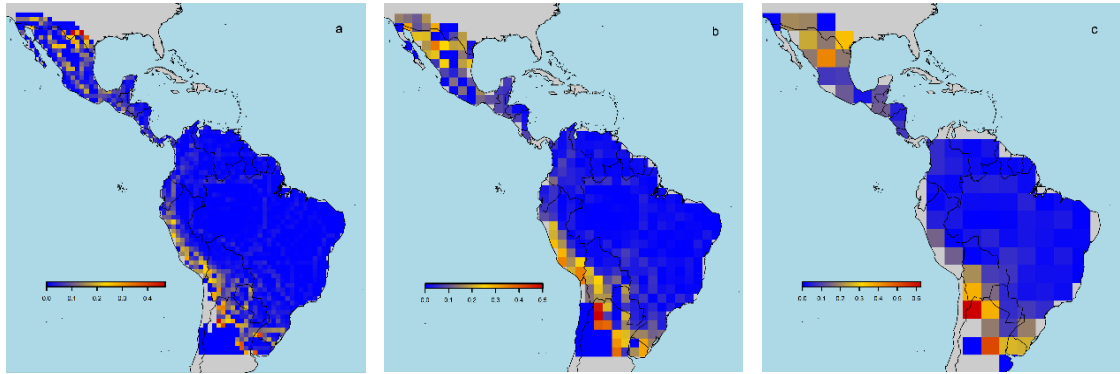
Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.25850***	0.30186*****	-0.05941****	-0.02276****	0.04241****	***
<b>Ppt</b>	0.36169*****	0.37355*****	-0.03047 <sup>N.S.</sup>	-0.01335 <sup>N.S.</sup>	0.01788 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>NPP</b>	0.34509*****	0.36462*****	-0.03178*	-0.00187 <sup>N.S.</sup>	0.02036 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>Alt</b>	0.01247 <sup>N.S.</sup>	-0.03511 <sup>N.S.</sup>	0.05047****	0.01728**	-0.03685*****	NS
<b>SD Temp</b>	0.06932 <sup>N.S.</sup>	0.05376 <sup>N.S.</sup>	0.01679 <sup>N.S.</sup>	0.02369*****	-0.01534 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD Ppt</b>	0.12164**	0.12102**	-0.00142 <sup>N.S.</sup>	0.00452 <sup>N.S.</sup>	-0.00102 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.16476*	0.16778*	-0.00231 <sup>N.S.</sup>	0.02217**	-0.00316 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD Alt</b>	0.09636 <sup>N.S.</sup>	0.07960 <sup>N.S.</sup>	0.01779 <sup>N.S.</sup>	0.02503*****	-0.01591 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>Temp_Sazo</b>	-0.84586*****	-0.85697*****	0.04407*	0.01777**	-0.02950*	***
<b>Ppt_Sazo</b>	0.05485 <sup>N.S.</sup>	0.02364 <sup>N.S.</sup>	0.03184 <sup>N.S.</sup>	0.00630 <sup>N.S.</sup>	-0.02200 <sup>N.S.</sup>	NS

## Diversidade Funcional regional e local



**Figura 1.** Diversidade funcional (FD) de espécies funcionalmente distintas em perspectiva local (coluna à esquerda) e regional (coluna à direita) nas escalas de 1° (a - b), 2° (c - d) e 4° (e - f).

## Beta Diversidade Funcional



**Figura 2.** Beta de Whittaker da diversidade funcional (FD) nas escalas de 1° (a), 2° (b) e 4° (c).

## Teste Robusto Hipótese de Covariação de Diversidade 110 km

Tabela 7. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade funcional na escala de 1°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , N.S.  $p \geq 0.05$ .

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
Temp	0.17176*****	0.18566*****	-0.02232*****	-0.00920*****	0.01975*****	***
Ppt	0.18311*****	0.18386*****	-0.01106****	-0.00575*****	0.00967****	***
NPP	0.13648*****	0.13684*****	-0.00578*	-0.00627*****	0.00452 <sup>N.S.</sup>	N.S.
Alt	-0.09054*****	-0.10334*****	0.02089*****	0.00884*****	-0.01894*****	***
SD Temp	-0.01314*	-0.01505*	0.00733***	0.00223***	-0.00727****	***
SD Ppt	0.03541*****	0.03623*****	0.00008 <sup>N.S.</sup>	-0.00031 <sup>N.S.</sup>	-0.00040 <sup>N.S.</sup>	N.S.
SD NPP	0.0205***	0.02003***	0.00260 <sup>N.S.</sup>	-0.00035 <sup>N.S.</sup>	-0.00290 <sup>N.S.</sup>	N.S.
SD Alt	-0.01911**	-0.0195**	0.00649***	0.00189**	-0.00658***	***
Temp_Sazo	-0.56177*****	-0.55267*****	0.01361*****	0.00581*****	-0.01124*****	***
Ppt_Sazo	-0.07131*****	-0.06563*****	0.00217 <sup>N.S.</sup>	0.00251**	-0.00205 <sup>N.S.</sup>	N.S.

220 km

Tabela 8. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade funcional na escala de 2°. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
Temp	0.12783*****	0.15741*****	-0.03955*****	-0.01876*****	0.03475*****	***
Ppt	0.13750*****	0.14973*****	-0.01930***	-0.01184*****	0.01614**	***
NPP	0.13039*****	0.14317*****	-0.01475**	-0.01360*****	0.01210*	***
Alt	-0.05672*****	-0.08466*****	0.03331*****	0.01521*****	-0.02948*****	***
SD Temp	-0.00260 <sup>N.S.</sup>	-0.01887 <sup>N.S.</sup>	0.01976*****	0.00458*	-0.01778*****	N.S.
SD Ppt	0.03412*	0.03628**	-0.00233 <sup>N.S.</sup>	-0.00108 <sup>N.S.</sup>	0.00197 <sup>N.S.</sup>	N.S.
SD NPP	0.04782***	0.03399**	0.01500***	0.00196 <sup>N.S.</sup>	-0.01294***	N.S.
SD Alt	-0.00191 <sup>N.S.</sup>	-0.02008 <sup>N.S.</sup>	0.02157*****	0.00544**	-0.01873*****	N.S.
Temp_Sazo	-0.48735*****	-0.50859*****	0.02883*****	0.01454*****	-0.02469*****	***
Ppt_Sazo	-0.05539*	-0.05924*****	0.00735 <sup>N.S.</sup>	0.00849***	-0.00534 <sup>N.S.</sup>	N.S.

## 440 km

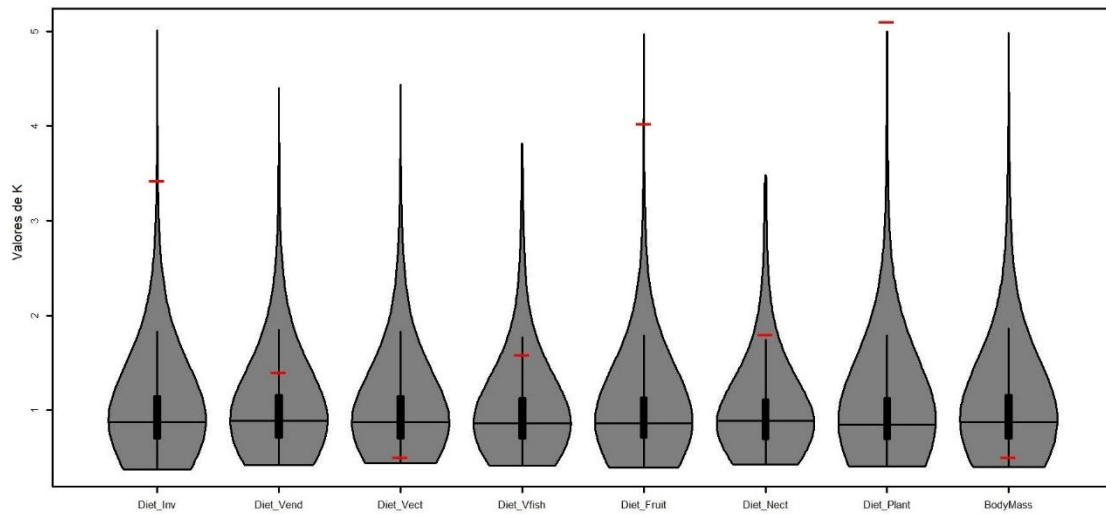
**Tabela 9. Parâmetros estimados pelos modelos autoregressivos simultâneos (SAR) para as variáveis explanatórias dos índices de diversidade funcional na escala de 4º. Níveis de significância: \*\*\*\*\*  $p \leq 0.00001$ ; \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , <sup>NS</sup>  $p \geq 0.05$ .**

Variáveis	RD	RPD	Beta_W	Slope Z	RRS	TRHCD
<b>Temp</b>	0.18374***	0.22638*****	-0.06563*****	-0.01705***	0.05156*****	***
<b>Ppt</b>	0.25512*****	0.27202*****	-0.03520*	-0.01004 <sup>N.S.</sup>	0.02558*	***
<b>NPP</b>	0.24304*****	0.26586*****	-0.03281*	-0.00367 <sup>N.S.</sup>	0.02402*	NS
<b>Alt</b>	0.01631 <sup>N.S.</sup>	-0.02535 <sup>N.S.</sup>	0.04591*****	0.01112*	-0.03563*****	***
<b>SD Temp</b>	0.04141 <sup>N.S.</sup>	0.02473 <sup>N.S.</sup>	0.01918 <sup>N.S.</sup>	0.01380**	-0.01629 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD Ppt</b>	0.08218*	0.08278*	-0.00207 <sup>N.S.</sup>	0.00223 <sup>N.S.</sup>	0.00023 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD NPP</b>	0.11290 <sup>N.S.</sup>	0.11618*	-0.00261 <sup>N.S.</sup>	0.01422 <sup>N.S.</sup>	-0.00148 <sup>N.S.</sup>	NS
<b>SD Alt</b>	0.06020 <sup>N.S.</sup>	0.04373 <sup>N.S.</sup>	0.01877 <sup>N.S.</sup>	0.01450**	-0.01570 <sup>N.S.</sup>	***
<b>Temp_Sazo</b>	-0.60927*****	-0.62893*****	0.05118*****	0.01888***	-0.04109*****	***
<b>Ppt_Sazo</b>	0.05276 <sup>N.S.</sup>	0.01935 <sup>N.S.</sup>	0.03240*	0.00585 <sup>N.S.</sup>	-0.02479*	NS

**Tabela 10. Estimativa dos parâmetros em escala logarítmica para as variáveis preditiva da diversidade beta de Whittaker da diversidade funcional de acordo com a não covariação da diversidade.**

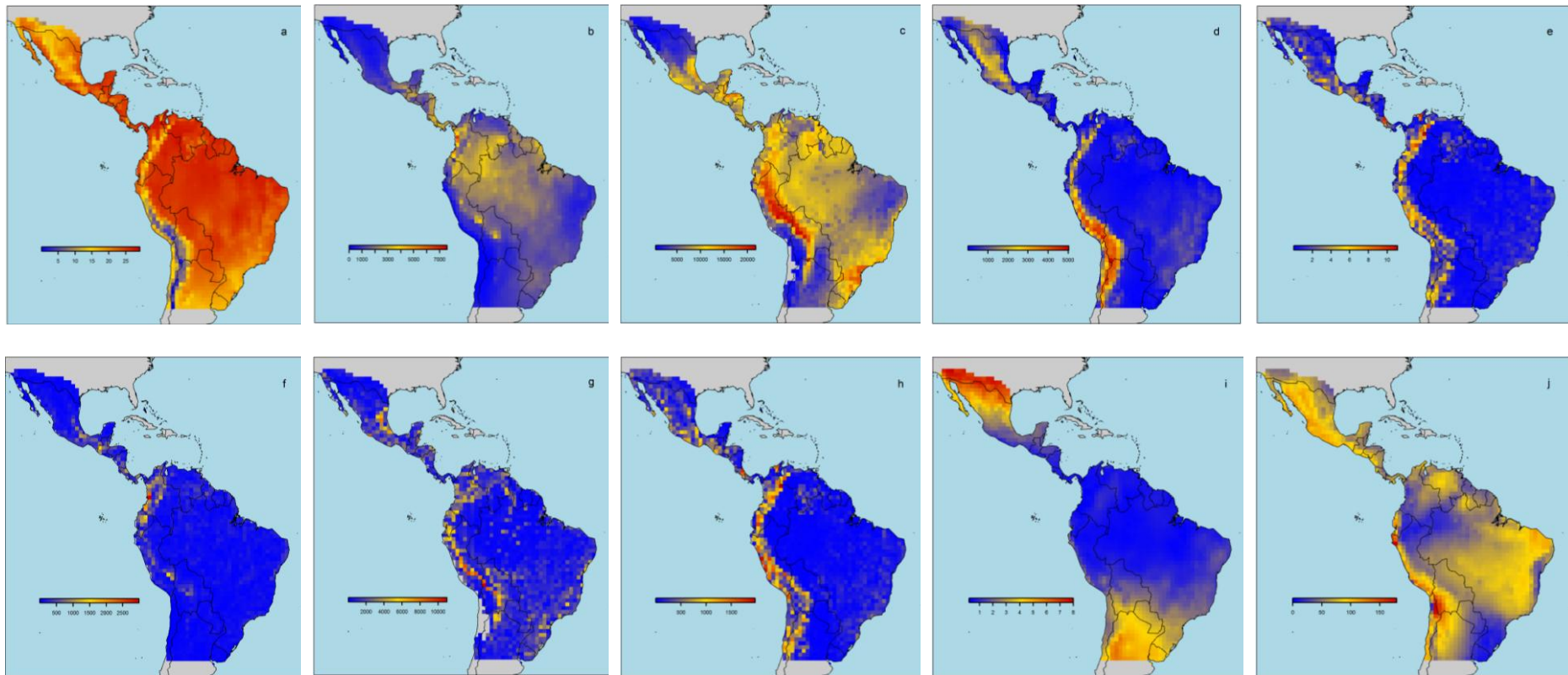
<b>Escala</b>	<b>Variáveis</b>	<b>Estimado</b>	<b>Lower</b>	<b>Upper</b>	<b>p-valor</b>
<b>1°</b>	<b>Intercepto</b>	0.02713	0.02250	0.03176	<0.00001
	<b>Alt</b>	0.01984	0.01586	0.02382	<0.00001
	<b>Temp_Sazo</b>	0.01168	0.00714	0.01622	<0.00001
<b>2°</b>	<b>Intercepto</b>	0.04493	0.03371	0.05614	<0.00001
	<b>Alt</b>	0.03203	0.02347	0.04059	<0.00001
	<b>Temp_Sazo</b>	0.02453	0.01390	0.03516	0.00001
<b>4°</b>	<b>Intercepto</b>	0.08125	0.05720	0.10530	<0.00001
	<b>Temp</b>	-0.06563	-0.08562	-0.04565	<0.00001

### Distribuição de valores de K esperados do modelo browniano para cada atributo funcional analisados



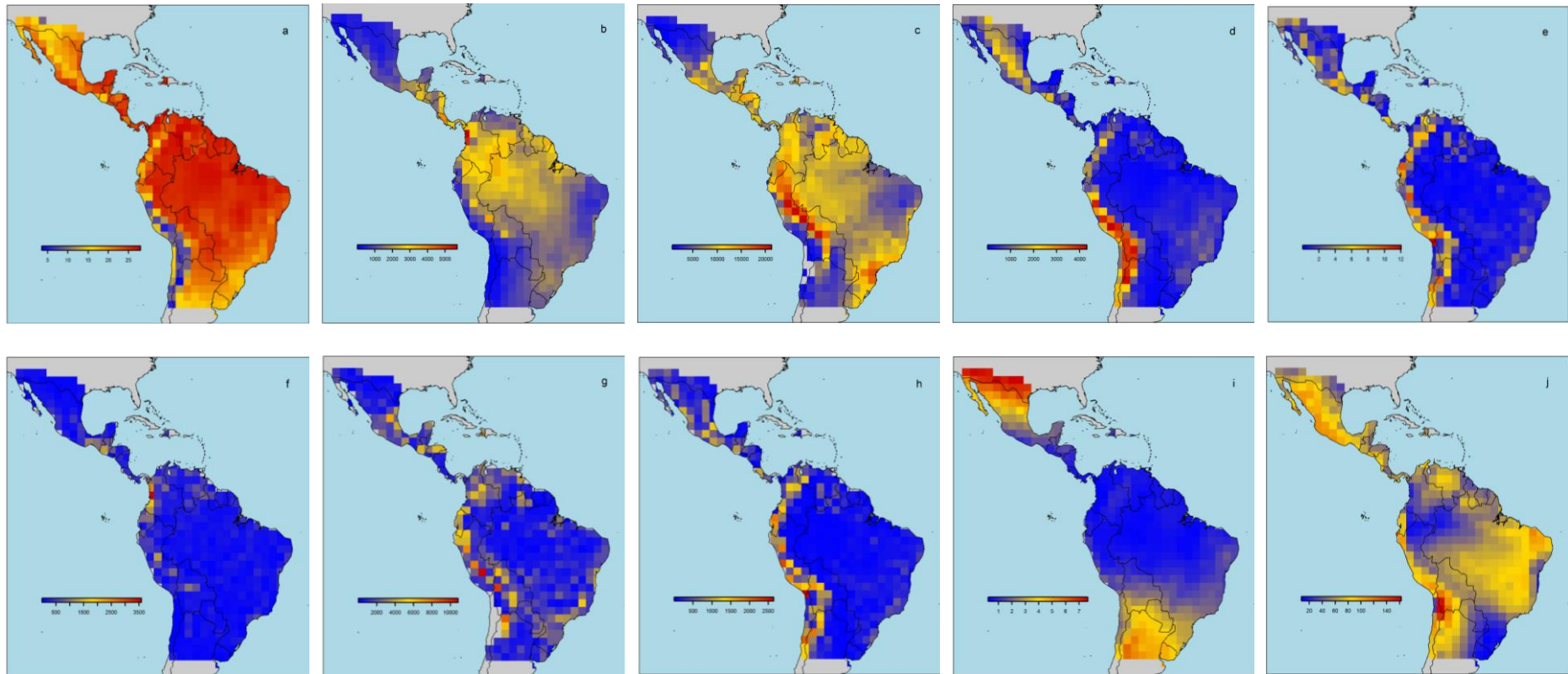
**Figura 3.** Distribuição dos valores de K de Blomberg esperados por evolução neutra dos atributos simulados usando movimento browniano sobre a filogenia dos morcegos Noctilionoidea para estimar o intervalo de confiança de 95% dos valores de K esperados (barra vertical preta) para comparar com os valores de sinal observados (barra horizontal vermelha) dos atributos funcionais usados para calcular índices de diversidade funcional.

## Variáveis ambientais na escala de 1°



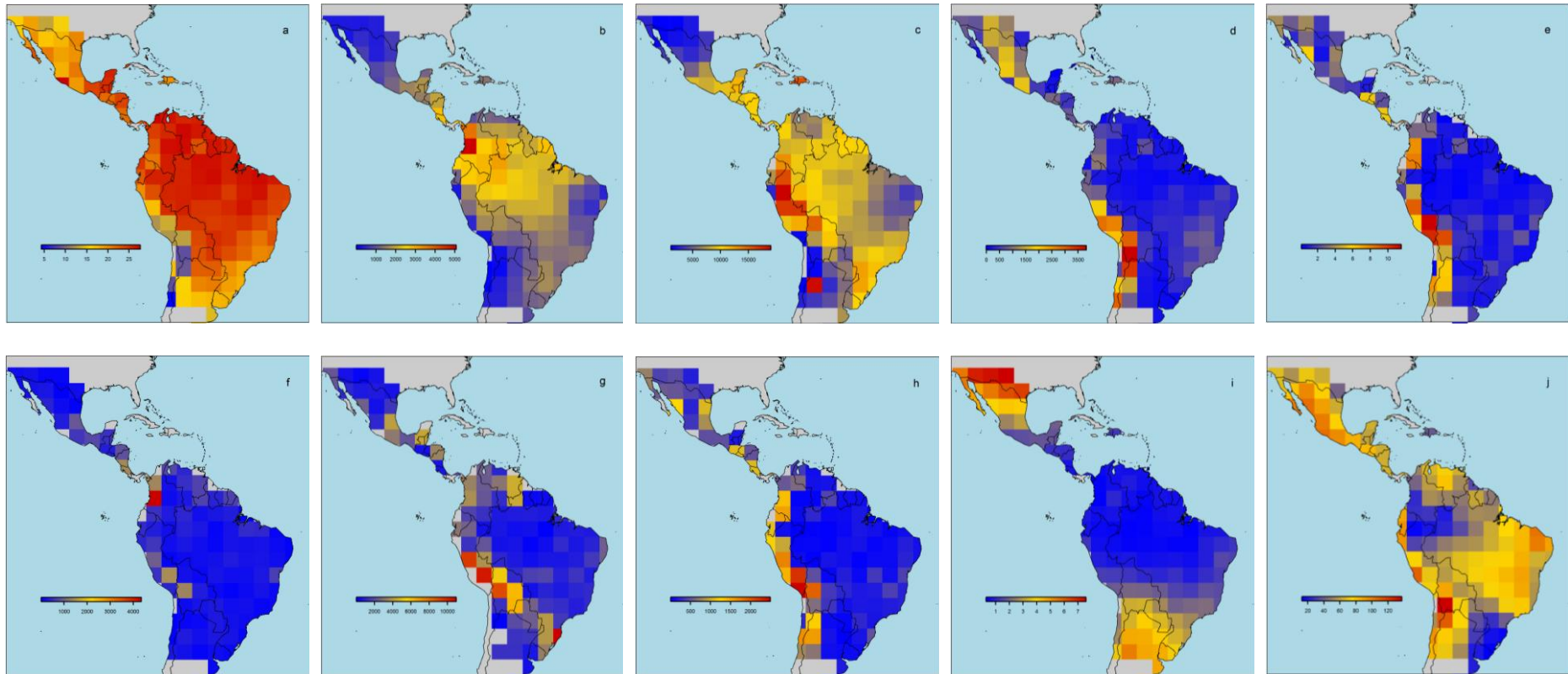
**Figura 4.** Mapas das Variáveis Ambientais na escala de 1°: temperatura média anual (a); precipitação média anual (b), produtividade primária líquida (c); altitude média (d); heterogeneidade da temperatura (e); heterogeneidade da precipitação (f), heterogeneidade da produtividade primária líquida (g); heterogeneidade da altitude (h); sazonalidade da temperatura (i) e sazonalidade da precipitação (j).

## Variáveis ambientais na escala de 2°



**Figura 5.** Mapas das Variáveis Ambientais na escala de 2°: temperatura média anual (a); precipitação média anual (b), produtividade primária líquida (c); altitude média (d); heterogeneidade da temperatura (e); heterogeneidade da precipitação (f), heterogeneidade da produtividade primária líquida (g); heterogeneidade da altitude (h); sazonalidade da temperatura (i) e sazonalidade da precipitação

## Variáveis ambientais na escala de 4°



**Figura 6.** Mapas das Variáveis Ambientais na escala de 4°: temperatura média anual (a); precipitação média anual (b), produtividade primária líquida (c); altitude média (d); heterogeneidade da temperatura (e); heterogeneidade da precipitação (f), heterogeneidade da produtividade primária líquida (g); heterogeneidade da altitude (h); sazonalidade da temperatura (i) e sazonalidade da precipitação (j).

*“Que ninguém se engane, só se consegue a simplicidade através  
de muito trabalho”*

*Clarice Lispector*

## **CAPÍTULO 2**

A estabilidade histórica do clima no passado determina o padrão de endemismo filogenético e o gradiente de idade das áreas de endemismo de morcegos Neotropicais (Noctilionoidea)?

## **RESUMO**

**Intenção:** A variação climática ao longo do tempo evolutivo afeta a manutenção das espécies gerando dinâmicas de expansão e contração das distribuições geográficas, por meio de colonização de novas áreas ou extinções locais ao longo da distribuição. Assim, locais climaticamente instáveis devem passar por uma dinâmica de mudança nas distribuições mais intensa, enquanto locais mais estáveis deve apresentar condições de manutenção das populações das espécies a longo prazo. Desta forma, locais estáveis considerados refúgios climáticos podem acumular espécies com distribuição restrita que ficam salvaguardadas das flutuações climáticas. Porém, áreas de endemismo podem ser resultado de acumulação de espécies antigas em áreas de paleo-endemismo, ou da acumulação de espécies recém surgidas na própria região que ainda não tiveram tempo para se dispersar das áreas de neo-endemismo. E ainda existem áreas que podem ter combinações muito raras de espécies muito antigas e muito recentes com distribuições restritas. No entanto, ainda não está claro que condições determinam áreas de neo-endemismo. Por isso, buscamos entender qual a importância da estabilidade climática no padrão de endemismo filogenético, bem como no padrão de idade das áreas de endemismo.

**Localização:** Neotropical.

**Métodos:** Usamos a amplitude da variação climática nos últimos 3.3 milhões de anos (uma medida de anomalia climática) com um indicativo da instabilidade climática da temperatura máxima, da temperatura mínima e da precipitação anual. Testamos a relação entre o tamanho de efeito filogenético do endemismo filogenético (PE), usando um modelo nulo tips-shuffle, com a anomalia climática. Testamos também a relação entre o tamanho de efeito filogenético do endemismo filogenético relativo (RPE) das áreas de endemismo com a estabilidade climática. Também classificamos as áreas de endemismo usando o algoritmo CANAPE e comparamos a localização das áreas de endemismo com o padrão espacial da estabilidade climática.

**Resultados:** A estabilidade do clima determinou uma maior profundidade de endemismo filogenético, a anomalia da temperatura máxima e a anomalia da precipitação apresentaram efeito negativo, com áreas mais estáveis apresentando maior endemismo filogenético, porém detectamos uma interação entre anomalia da temperatura máxima e a anomalia da precipitação apresentou um efeito positivo, com áreas instáveis tanto na temperatura máxima quanto na precipitação apresentando mais endemismo filogenético.

A estabilidade do clima também determinou que as áreas de endemismo fossem compostas por de espécies mais antigas, com áreas paleoendêmicas ocorrendo nas regiões mais estáveis, mas esta relação surge entre áreas de paleoendemismo e áreas de endemismo-misto, pois as áreas de neo-endemismo, compostas por espécies mais recentes, estão concentradas em áreas estáveis. Porém estas áreas de neo-endemismo se encontram em áreas climaticamente estáveis em regiões instáveis, principalmente quanto a precipitação. Já as áreas de super-endemismo ficaram restritas às ilhas do Caribe que são áreas climaticamente estáveis e geograficamente isoladas.

**Conclusão:** A partir de nossos resultados podemos concluir que a estabilidade climática é fundamental para manutenção de linhagens de distribuição restrita, tanto em áreas de paleo-endemismo quanto em área de neo-endemismo. Assim, a estabilidade climática parece ser fundamental para manutenção de linhagens antigas como para o surgimento de novas linhagens. Porém áreas com acúmulo de espécies novas e de distribuição restritas estão localizados em regiões estáveis com condições locais que podem propiciar a especiação, como a instabilidade climática na região circundante criando oportunidades ecológicas para especiação ao longo do tempo em um ambiente variável, ou instabilidade climática podendo levar ao isolamento entre áreas climaticamente estáveis (refúgios).

## 1 INTRODUÇÃO

Uma característica comum dos padrões de diversidade é a existência de muitas espécies raras e poucas espécies comuns caracterizado por uma distribuição log-normal (e.g. McGill 2003). Este padrão de distribuição é observado tanto na distribuição de abundância das espécies em escala de comunidades quanto em distribuição de tamanho das suas distribuições geográficas em escalas biogeográficas sendo, em última instância, determinado pelos processos de especiação, extinção e transformação da distribuição (Gaston 1996; Gaston 1998). Assim, a maioria das espécies apresentam distribuições geográficas pequenas, mas algumas apresentam distribuições ainda menores e restritas a uma região muito pequena dentro do domínio do clado. Essa raridade espacial é conhecida como endemismo (Anderson 1994).

Espécies endêmicas podem ser classificadas em dois tipos, dependendo do tempo de origem. As espécies paleo-endêmicas são espécies antigas que, no passado, foram amplamente distribuídas e devido à perda de populações (“extinções locais”) ao

longo da sua distribuição tiveram uma redução da área de distribuição, se encontrando atualmente restritas a apenas algum local (Stebbins & Major 1965). Já as espécies neo-endêmicas são espécies que surgiram recentemente e não tiveram ainda tempo de colonizar toda a área ambientalmente adequada, assim tendo também uma distribuição restrita à região de origem (Stebbins & Major 1965).

A existência destes dois tipos de endemismo, paleo-endemismo e neo-endemismo, e algumas hipóteses de suas causas já são conhecidas há muito tempo (e.g. Stebbins & Major 1965), e vários processos têm sido levantados para explicar o padrão de endemismo (Anderson 1995). O paleo-endemismo deve surgir devido à persistência de espécies antigas em ambientes mais estáveis que servem como refúgios. Já o neo-endemismo surgiria devido a oportunidades ecológicas para a especialização de linhagens em condições distintas da condição ancestral num ambiente em mudanças, ou a fatores geográficos que possibilitam a dispersão casual para novas áreas e o isolamento geográfico seguinte (Cronk 1997). Em todos os casos devemos ter condições ambientais favoráveis que possibilitam a manutenção das espécies nas áreas, além de circunstâncias geográficas que impeçam a dispersão e colonização de novas áreas e a perda da característica de distribuição limitada.

Nos dois casos de endemismo, as condições ambientais ou geográficas locais que propiciam vários eventos de especiação recente (no caso de neo-endemismo) ou a manutenção de linhagens antigas (no caso de paleo-endemismo) são muito importantes para a compreensão dos processos determinantes do padrão de diversidade em geral, pois essas condições permitem a manutenção de diversidade a longo prazo em “museus” e/ou o surgimento de nova diversidade em “berçários” (Cronk 1997). Essas duas condições, museus e berçários, são fundamentais para preservação natural da biodiversidade (Harrison & Noss 2017), pois preservam o processo gerador do padrão de diversidade (Smith et al. 1996). Por isso, as condições ambientais que determinam as áreas de endemismo devem ser exploradas para compreensão de quais fatores locais podem propiciar tanto a permanência a longo prazo de espécies com distribuição relictuais quanto favoreçam o surgimento de novas de espécies (e.g. López-Pujol et al. 2011).

Mais recentemente, o desenvolvimento de métodos que levam em conta o acúmulo de história evolutiva no padrão de diversidade (e.g. diversidade filogenética, Faith 1992) e do efeito conjunto do tempo evolutivo e a área de distribuição ocupada pelas linhagens no padrão de endemismo, por exemplo, o endemismo filogenético

(Rosauer et al. 2009), permitiram explorar efeitos dos fatores históricos e ecológicos na determinação do padrão de diversidade gerado pelo processo de diversificação dos clados. A vantagem desses métodos é considerar as relações de parentesco das linhagens e trazer uma noção do tempo evolutivo acumulado pelas linhagens ao longo do espaço geográfico (Rosauer & Jetz 2015). O endemismo filogenético (PE) faz isso dando um peso inversamente proporcional a áreas, e assim tende a evidenciar áreas que apresentam um acúmulo de tempo evolutivo em áreas restritas (Rosauer et al. 2009). Ao fazer isso, áreas que apresentam espécies mais antigas com menor áreas de distribuição e co-ocorrência positiva com as demais espécies da linhagem apresentam maiores valores de PE (Rosauer et al. 2009). O padrão de endemismo filogenético tende assim a evidenciar áreas de paleoendemismo reunindo espécies mais antigas e de distribuição restrita, apresentam um tamanho de efeito padronizado do PE positivo (efeito filogenético positivo) e são consideradas áreas de endemismo profundo (Rosauer & Jetz 2015).

Por outro lado, áreas que apresentam um PE menor do que esperado ao acaso (efeito filogenético negativo) e são considerados endemismo rasos podem ser tanto áreas de neo-endemismo, quanto áreas ocupadas por espécies recentes amplamente distribuídas (Rosauer & Jetz 2015). O acúmulo de linhagens endêmicas, mais antigas (paleoendêmicas) ou mais recentes (neoendêmicas), em alguns locais nos levam a questionar quais as possíveis causas do padrão geográfico de endemismo. Em última instância, são os processos de especiação e extinção, além da dispersão, que moldam o padrão de diversidade dos clados em uma região (Ricklefs 2008) e também o padrão de endemismo. Assim, o estudo das áreas de endemismo pode auxiliar na compreensão da história evolutiva dos clados (López-Aguirre et al. 2018, López-Aguirre et al. 2019) identificando áreas que foram importantes na diversificação do clado no passado, e áreas que foram importantes com refúgios climáticos dos ciclos glaciais, visto que estas áreas guardam traços do processo de diversificação.

No entanto, as causas do padrão do endemismo, ou seja, os fatores ambientais que são determinantes para evolução da biota das áreas delimitadas como endêmicas ainda não foram explorados, bem como sua relação com o gradiente de idades das áreas de endemismo (paleo-neo). Existem na literatura indícios de que as áreas de endemismo sejam relacionadas à estabilidade climática no passado (e.g. Sandel et al. 2011; Sandel et al. 2016, Sandel et al. 2019), para uma visão geral dos mecanismos veja Harrison & Noss (2017). Também existe alguma discussão se deveríamos esperar que áreas de neo-

endemismo ocorram em áreas mais estáveis devido ao acúmulo de eventos de especiação devido a menores taxas de extinção local, ou instáveis devido a maiores taxas de especiação propiciada por oportunidade ecológica para espécies em áreas formadas recentemente (Harrison & Noss 2017). Nesse sentido, uma ideia natural seria testar o efeito da estabilidade climática como determinante do padrão do endemismo filogenético (e.g. estabilidade climática Carnaval et al. 2014). Porém, uma questão relevante no teste da hipótese de estabilidade climática é a falta de clareza sobre os processos que determinariam o padrão de endemidade (áreas de alto endemismo às de baixo endemismo) e o gradiente de idades das áreas de endemismo (áreas de paleo-endemismo às de neo-endemismo), principalmente o que fatores ambientais levam ao surgimento das áreas de neo-endemismo.

Nas relações entre paleo-endemismo, os efeitos da estabilidade climática no passado são mais diretos, porém muitos fatores climáticos poderiam contribuir para o padrão de neo-endemismo, incluindo a estrutura espacial estruturando os processos recentes de dispersão e o isolamento geográfica (Harrison & Noss 2017). A heterogeneidade topográfica também pode impulsar a diversificação de espécies recentes, em função desses mesmos processos (e.g. Molina-Venegas et al. 2017). Além do efeito da topografia sobre o clima, que tendem a atuar em pequenas escalas e gerar microrefúgios, devem ser mais influentes sobre espécies que tendem a ter distribuição restrita (Purvis et al. 2000), e são mais susceptíveis à extinção (Luoto & Heikkinen 2008). Além disso, locais com mesma condição climática são mais isolados em regiões montanhosas do que em áreas planas (Drobrowski & Park 2016). A existências de condições climáticas especiais, de menor oscilação climática no microrefúgios, combinado com o maior isolamento destas condições em áreas montanhosas, seriam um fator importante para ao aumento da diversificação (e.g. Rangel et al. 2018) e, por consequência, o acúmulo de linhagens reconhecidos como endemismo raso (Rosauer & Jetz 2015).

Por outro lado, em regiões planas os refúgios tenderiam a se concentrarem em regiões mais úmidas (Molina-Venegas 2017), além de serem regiões mais amplas, ou seja, macrorefúgios climáticos que tenderiam a conservar espécies antigas. Além disso, como as espécies respondem de forma individualista às mudanças climáticas, apenas macrorefúgios onde várias espécies possam se manter a longo prazo devem ser encontrados conjuntos de espécies antigas com distribuição restrita, um padrão que

provavelmente seria apagado a longo prazo em regiões de microrefúgios (Stewart et al. 2009). Quando consideramos escalas espaciais maiores (e.g. regiões) típicas de análises macroecológica, e níveis hierárquicos mais altos (e.g. famílias) nos quais as análises de endemismo atualmente tem sido abordadas (e.g. López-Aguirre et al. 2018) os refúgios mais importantes devem ser áreas geográficas mais amplas, definidas pelo macroclima, onde várias espécies possam se manter a longo prazo, sem necessidade de migração, por um ciclo glacial completo (Stewart et al. 2009). Estas condições são consideradas como os “verdadeiros refúgios” de longo prazo onde as populações têm tempo de divergência suficiente para evoluir (Stewart & Dalén 2008). Por isso, refúgios em regiões mais estáveis às mudanças climáticas do passado podem ter permitido a persistências a longo prazo de populações locais podendo explicar padrão de endemismo (Carnaval et al. 2009), e de diversidade em grupos tropicais (Werneck et al. 2012).

Porém o padrão de diversidade de espécies com maior capacidade de dispersão, como mamíferos, não é muito relacionado à estabilidade climática no passado (Graham et al. 2006), estando mais relacionada ao clima atual. O padrão latitudinal de diversidade de morcegos é considerado como um resultado de conservantismo de nicho tropical (Buckley et al. 2010). Dentre os morcegos, os Noctilionoidea são o grupo de origem neotropical (Teeling et al. 2005), com distribuição restrita a região tropical-subtropical das Américas e um dos grupos tropicais mais diversos e que determinam o padrão latitudinal no Novo Mundo (Stevens 2006), que por sua vez guiam o gradiente latitudinal de diversidade de mamíferos (Buckley et al. 2010). Estes morcegos tropicais apresentam forte efeito de conservação de nicho climático (Peixoto et al. 2017), trófico e morfológico (Monteiro & Nogueira 2011). Nos quais os eventos de especiação mais recentes ocorreram em condição de divergência não adaptativa (Monteiro & Nogueira 2011), podendo se manter fieis aos principais recursos alimentares de origem vegetal por milhões de anos (e.g. Sanchez & Giannini 2018).

Além disso, Noctilionoidea são um grupo com uma hipótese de dois centros de origem e diversificação, divergente da hipótese histórica mais simples de origem dos continentes do sul e ocupação posterior da América do Norte (Arita et al. 2014). O padrão de endemismo filogenético para morcegos do Novo Mundo deve ser resultado de uma história complexa com múltiplos centros de endemismo (López-Aguirre et al. 2018). Há, portanto, uma oportunidade para explorar como a heterogeneidade espacial na mudança do clima no passado pode ter determinado o surgimento de múltiplos centros de

endemismo, pois um dos padrões mais marcantes deixado pelas mudanças climáticas do passado seria no padrão de endemismo (Sandel et al. 2016). Por todos esses motivos, os morcegos Noctilionoidea são o grupo ideal para testar os efeitos de mudanças climáticas no passado sobre o padrão de endemismo visto que tiveram que passar por esses eventos climáticos sem respostas adaptativas quanto a dieta (Monteiro & Nogueira 2011), devido tendência de conservadorismo de nicho em diversas dimensões (Santana et al. 2012; Dumont et al. 2012; Dumont et al. 2014). Morcegos Noctilionoidea permitem também desafiar a ideia que o padrão de endemismo em grupo com grande capacidade dispersiva não seja resultante da estabilidade do clima no passado (e.g. Jansson 2003; Graham *et al.* 2006).

Então, nesse artigo resolvemos testar o efeito da estabilidade do clima no passado no gradiente de endemiscidade, áreas de endemismo raso às áreas de endemismo profundos (*sensu* Rosauer & Jetz 2015). Ou seja, testar se áreas de endemismo profundo (zPE positivo) estão situadas em áreas de clima mais estável do que áreas de endemismo raso (zPE negativo). Também testamos se as condições ambientais diferem ao longo do gradiente de idade dentro das áreas de endemismo, com áreas de paleo-endemismo (zRPE positivo) sendo localizadas em regiões mais estáveis do que áreas de neo-endemismo (zRPE negativo). Esperamos encontrar mais áreas de paleo-endemismo do que áreas de neo-endemismo, e esperamos que as áreas de paleo-endemismo ocorram em regiões mais amplas, ou seja, centros de paleo-endemismo maiores, resultante de macrorefúgios climáticos. Esperamos ainda que as áreas de neo-endemismo sejam menores e mais fragmentadas, e localizadas em regiões de relevo heterogêneo (Molina-Venegas et al. 2017) podendo caracterizar microrefúgios em regiões climaticamente instáveis. Ou seja, as espécies podem ser manter em condições favoráveis e estáveis localmente (microrefúgios), mas tenham oportunidades de se adaptar a condições novas (Linder 2008), existentes no entorno que é climaticamente instável (Harrison & Noss 2017).

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Base de Dados**

Foi considerada como área de estudo toda distribuição dos morcegos Noctilionoidea do Novo Mundo, seguindo os mapas de distribuição disponibilizados por Rojas et al. (2018). Consideramos as relações filogenéticas segundo a árvore do clado de máxima credibilidade de Rojas et al. (2016).

## 2.2 Métricas de Biodiversidade

Foi construída uma matriz de presença e ausência que considera toda a área de distribuição dos os morcegos Noctilionoidea, incluindo as ilhas, em uma projeção cilíndrica de área igual de Behrmann usando uma grade amostral com uma resolução de 110 km, onde a presença foi considerada como qualquer área ocupada maior do que 0% da célula da grade. A riqueza de espécies ( $S$ ) foi calculada como o somatório das presenças de espécies em cada célula, e o tamanho da distribuição das espécies ( $RS$ ) foi calculado como o somatório de suas presenças em todas as células. O endemismo taxonômico ponderado ( $WE$  – Crisp et al. 2001) foi calculado como a somatória da proporção do tamanho da distribuição ( $1/RS$ ) representado em cada célula, assim se todas as espécies são endêmicas a uma célula o valor do  $WE$  será igual ao valor da riqueza. A diversidade filogenética ( $PD$  – Faith 1992) foi calculada como o somatório dos comprimentos de ramo da árvore filogenética que une todas as espécies das células, usando a função  $PD$  do pacote `picante`. O endemismo filogenético ( $PE$  – Rosauer et al. 2009) foi calculado como o somatório da proporção dos comprimentos de ramos da árvore filogenética que une todas as espécies da célula, usando a função `calc_PR` disponibilizada por Dan Rosauer no seu repositório no *GitHub* ([https://github.com/DanRosauer/phylospatial/blob/master/PhyloEndemism\\_in\\_R/calc\\_PE.r](https://github.com/DanRosauer/phylospatial/blob/master/PhyloEndemism_in_R/calc_PE.r)) para o **programa R** (R Core Deve Team 2017).

## 2.3 Estimativa de Endemismo Filogenético

O endemismo filogenético ( $PE$ ) de cada célula no domínio geográfico de Noctilionoidea foi calculado pela soma do comprimento dos ramos da filogenia que junta as espécies presentes (i.e. diversidade filogenética) ponderado pelos tamanhos das suas áreas de distribuição (Rosauer et al. 2009). Como o  $PE$  é afetado pelo número de espécies presentes em um local e pela área de distribuição das espécies, o valor de endemismo filogenético deve ser comparado com os valores de endemismo filogenético esperados em um modelo nulo que mantém essas duas propriedades: a riqueza e área de distribuição. O modelo nulo utilizado foi o “*tips shuffle*” que amostra aleatoriamente as linhagens do clado. Esse modelo, chamado de modelo nulo de efeito filogenético (Rosauer & Jetz 2015), considera a história evolutiva do clado, mantendo a riqueza de espécies e seus tamanhos de range em cada célula, testando assim o padrão de co-ocorrência entre as espécies da linhagem (Rosauer & Jetz 2015).

## 2.4 Endemismo Filogenético Relativo e definição de áreas de paleo-endemismo e neo-endemismo (CANAPE)

Para definição de áreas de Paleoendêmicas e Neoendêmicas utilizamos a medida de Endemismo Filogenético Relativo (RPE) como proposto por Mishler et al. (2014) que padroniza o PE. O RPE é obtido pela divisão do PE na árvore original (Material Suplementar, Figura 1 - a) pelo PE numa árvore alternativa (Material Suplementar, Figura 1 - b) que desconsidera os tempos entre os eventos de especiação, sendo o PE da árvore alternativa ( $PE_{EB}$ ) que tem todos os comprimentos de ramos iguais a 1, uma medida de endemismo que leva em conta apenas o número de eventos de especiação das espécies e área de distribuição das linhagens, desconsiderando assim se as espécies são mais recentes (ramos curtos) ou mais antigas (ramos longos), mas evidenciando o acúmulo de eventos de especiação em área restrita.

Mais especificamente, o RPE foi desenvolvido para identificar centros de Paleo- e Neo-endemismo dentro da estrutura de teste do CANAPE (*Categorical Analysis of Neo- and Paleo-Endemism*) que compara os valores de RPE observado com os valores obtidos por meio do modelo nulo de efeito filogenético (ver acima). Comparando com esse modelo nulo, o CANAPE testa (i) se as áreas consideradas significativamente endêmica para a árvore original possuem conjunto de espécies muito mais antigas (RPE observado  $>$  RPE aleatorizado), ou seja, área de paleo-endemismo; (ii) se as áreas consideradas endêmicas para a árvore alternativa possuem conjunto de espécies muito mais recentes (RPE observado  $<$  RPE aleatorizado nulo), ou seja, área de neo-endemismo; (iii) se há áreas consideradas como significativamente endêmicas em ambas as árvores ( $PE_{WT}$  observado  $>$   $PE_{WT}$  aleatorizado e  $PE_{EB}$  observado  $>$   $PE_{EB}$  aleatorizado), ou seja, área de super-endemismo, e (iv) se a área é identificada como endêmica na árvore original ( $PE_{WT}$  observado  $>$   $PE_{WT}$  aleatorizado) ou outra árvore alternativa ( $PE_{EB}$  observado  $>$   $PE_{EB}$  aleatorizado), mas não apresenta conjunto de espécies nem mais recentes (RPE observado  $>$  RPE aleatorizado), nem mais antigas (RPE observado  $>$  RPE aleatorizado) do que esperado pelo modelo nulo de efeito filogenético (“tips-shuffle”), ou seja, áreas de endemismo-misto.

Assim, áreas endêmicas com o valor de RPE maior do que o observado em 95% dos casos (em relação ao modelo nulo) são consideradas paleo-endêmicas, enquanto que áreas com o valor de RPE observado, menor do que 5% dos casos são consideradas neo-endêmicas. Quando os valores de RPE caem entre os dois caudais da distribuição, estas

áreas são consideradas áreas de endemismo misto. Porém, algumas destas áreas apresentam duas causas de endemismo, mais eventos de especiação por área e mais acúmulo de tempo por unidade de área, e são assim consideradas áreas de super-endemismo (Mishler et al. 2015). Ou seja, áreas de super-endemismo apresentam RPE nulo não por falta de tendência de idade no conjunto de espécies, mas por apresentar combinações únicas de espécies extremamente antigas e recentes ocorrendo em áreas restritas (Thornhill et al. 2016). Desta forma, as áreas de endemismo filogenético (figura 3-c) para o grupo são a união dos resultados do endemismo obtido nas duas árvores filogenéticas (figura 1 a e b - Material Suplementar).

## **2.5 Gradiente de idade das áreas de endemismo filogenético**

Com o intuito de descrever o padrão geográfico do endemismo filogenético, seguimos ao Molina Venegas et al. (2017) na avaliação do gradiente contínuo de idades, de Neo- a Paleo-endemismo, dos endemismos filogenéticos apresentados pelos Noctilionoidea ao longo da sua distribuição. Esse gradiente contínuo é diferente da categorização dos endemismos originalmente proposta por Mishler et al. (2014), que apresenta algumas vantagens tais como a possibilidade de explorar determinantes ambientais do gradiente paleo- neo-endemismo e evitar o acúmulo de erro Tipo I, devido aos múltiplos testes feitos em cada uma das 1842 células da área de estudo (i.e., que podem levar a determinação de algumas células com sendo áreas de paleo-endemismo ou neo-endemismo por mero acaso). Além disso, evita a definição de áreas de endemismo misto que o RPE sozinho não consegue distinguir, mas que foram propostas na estrutura do CANAPE e assim são calculadas indiretamente usando valor de probabilidade do  $PE_{EB}$  observado frente a  $PE_{EB}$  nulo (veja Mishler et al. 2014 para mais detalhes da estrutura de trabalho do CANAPE). Para isso, calculamos os valores de probabilidade de se observar um valor de RPE maior do que esperado ao acaso dada a riqueza de espécies na área e suas distribuições de tamanho de distribuição geográfica das espécies observadas, mas com uma relação filogenética amostrada ao acaso da filogenia, conhecido comumente com “taxa shuffle” (e.g. Kembel 2009). Estes valores probabilidade foram então convertidos em valores de escores de z baseados em uma distribuição com média igual zero e desvio padrão igual a 1 usando a função `qnorm` do pacote *stats* do **programa R** (R Core Deve Team 2017), a fim de obter um gradiente contínuo referente à probabilidade da área ser uma área de Paleo-endemismo.

## **2.6 Variáveis ambientais e estabilidade climática**

Dados para descrever o clima passado foram utilizados os dados do **ecoClimate** (Lima-Ribeiro et al. 2015) dos últimos 3,3 milhões de anos, para o Plioceno (~3-3,3 milhões de anos), último máximo glacial (21 mil de anos), meio do Holoceno (6 mil anos), e clima atual considerado o do pré-industrial (1760). Com base nesse clima, definimos uma variável de estabilidade climática chamada de anomalia, que mede a diferença climática, por exemplo, entre período mais quente e o mais frio. Isso nos permite testar se o endemismo filogenético é relacionado com as mudanças em algum aspecto do clima do passado para o presente. As variáveis consideradas foram: anomalia (maior valor da séries histórica menos o menor valor da séries histórica) da temperatura máxima do mês mais quente (Bio5), anomalia da temperatura mínima do mês mais frio (Bio6), anomalia da precipitação anual (Bio12).

## 2.7 Análises estatísticas

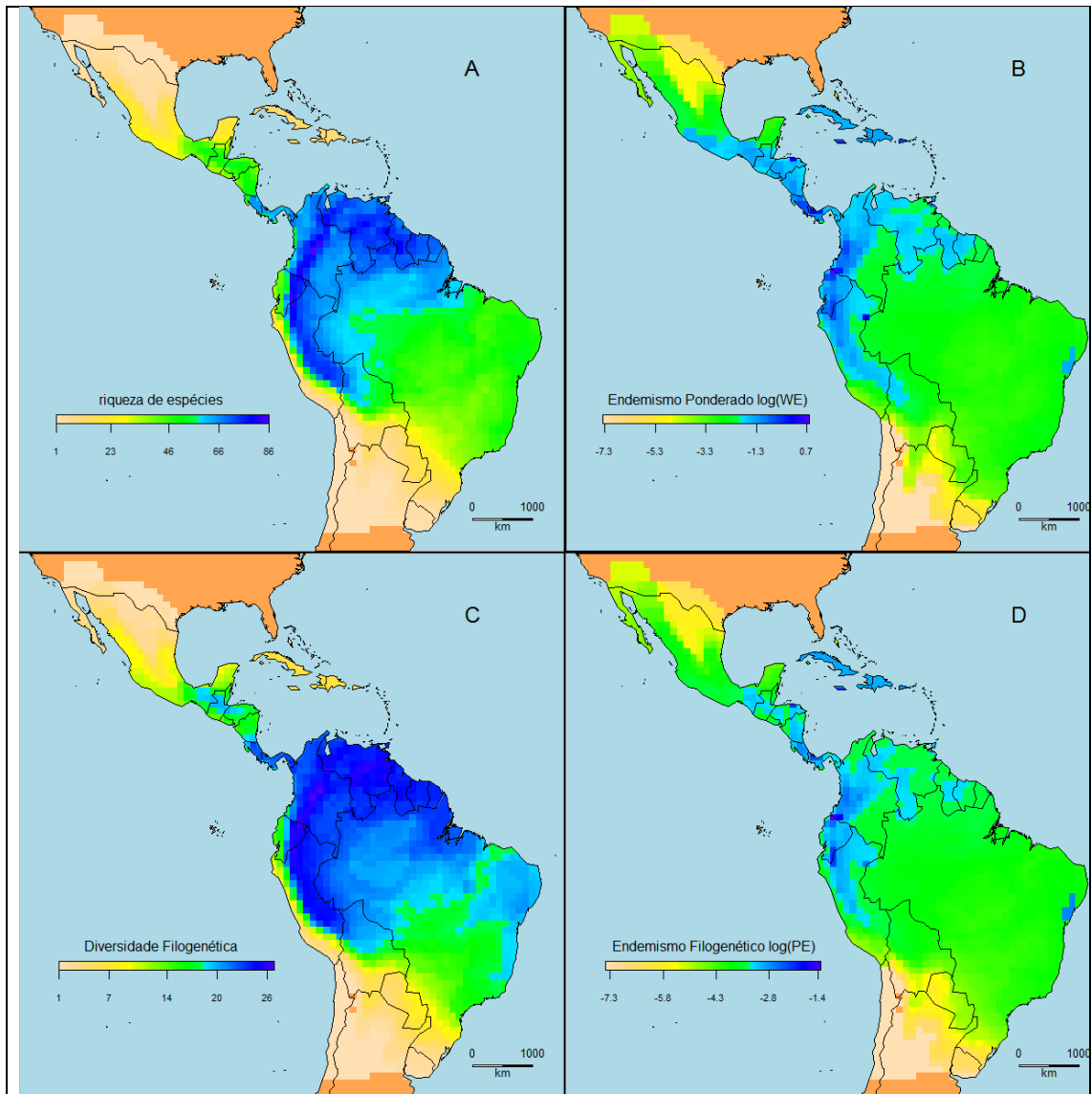
O gradiente de endemidade (áreas filogeneticamente endêmicas – áreas não endêmicas) e o gradiente de idade das áreas endêmicas (de áreas Neoendêmicas para Paleoendêmicas), foram modelados em função da anomalia climática usando modelos lineares generalizados considerando a estrutura espacial dos resíduos. Para isso foi testada a autocorrelação espacial dos resíduos dos modelos contendo apenas a média, ou seja, o intercepto (modelo nulo) usando um correlograma do I de *Moran*, que mostra o grau de autocorrelação espacial das células com as células vizinhas para cada uma das 15 classes de distância de vizinhança considerada, usando classes com aproximadamente o mesmo número de amostras, usando a função *lets.correl()* do pacote *letsR* (Vilela & Villalobos 2015) do **programa R** (R Core Deve Team 2017).

Uma vez que os resíduos dos modelos nulo apresentem autocorrelação espacial adicionamos uma estrutura de correlação espacial que considera a covariâncias entre as observações de acordo com a distância. Para selecionar a estrutura espacial que melhor se ajusta à estrutura espacial dos resíduos dos modelos lineares, nos comparamos os valores de AIC de modelos considerando diferentes funções de estrutura de correlação espacial (exponencial, gaussiana, linear, racional quadrático e esférico). Para um melhor ajuste dos parâmetros espaciais nos modelos lineares generalizados utilizamos a função *fit.variogram* do **pacote gstat** (Pebesma 2004) para obter valores de “range” e “nugget” iniciais usados na busca para otimizações dos parâmetros espaciais dos modelos de correlação espacial usando a função *gls* do **pacote nlme** (Pinheiro et al. 2017) do **programa R** (R Core Deve Team 2017).

Os modelos preditivos para endemidade filogenética e gradiente de idade das áreas endêmicas foram selecionados usando teste de razão de verossimilhança entre modelos com todas as combinações dos três parâmetros de anomalia climática (Bio5, Bio6 e Bio 12) e das interações da anomalia da precipitação com as anomalias da temperatura (Bio5:Bio12 e Bio6:Bio12) a fim de se obter um modelo mínimo adequado, sendo escolhido o modelo mais simples e significativo dentre os modelos candidatos. Em cada etapa foi eliminada uma variável do modelo em questão usando a tipo de teste marginal e retirando a variável com maior valor de significância usando a função *anova* do pacote *stats*, considerando um valor de  $\alpha = 0.05$  como valor crítico para manutenção da variável no modelo. Caso nenhuma variável tenha um valor de significância menor do que o valor de  $\alpha$ , o modelo mais simples será usado para interpretar o padrão caso a estimativa do parâmetro não inclua o zero, mesmo que o coeficiente seja marginalmente significativo. Isso porque este seria o modelo que melhor explica para o padrão observado, ressaltando que estas interpretações só serão apresentadas caso os modelos mais simples e não significativos apresentem uma verossimilhança maior do que o modelo nulo contendo somente o intercepto. Ao final procedemos a verificação da estrutura de correlação espacial dos resíduos, usando o correlograma de *I* de Moran usando a função *lets.correl()* do pacote **letsR** (Vilela & Villalobos 2015) e inspeção visual do mapa de resíduos usando um plot a função *raster()* do pacote **raster** (Hijmans 2016) no **programa R** (R Core Deve Team 2017). Não havendo estrutura espacial nos resíduos dos modelos, podemos estar seguros dos resultados estatísticos obtidos.

### 3 RESULTADOS

Encontramos um claro gradiente latitudinal de riqueza de espécies (figura 1-a) e diversidade filogenética (figura 1-c), com grande correspondência entre estes gradientes. Encontramos um padrão de endemismo taxonômico ponderado bastante homogêneo (figura 1-b) no qual somente alguns locais na costa do da divisa do Equador e Colômbia, na divisa do Brasil com Peru na região do Vale do Javari/Reserva Nacional Matses, e na divisa da Costa Rica com o Panamá, apresentam maior endemismo ponderado. Encontramos um padrão de endemismo filogenético bastante homogêneo (figura 1-d) com somente a região da costeira da divisa do Equador com Colômbia apresentando um maior valor de endemismo filogenético.



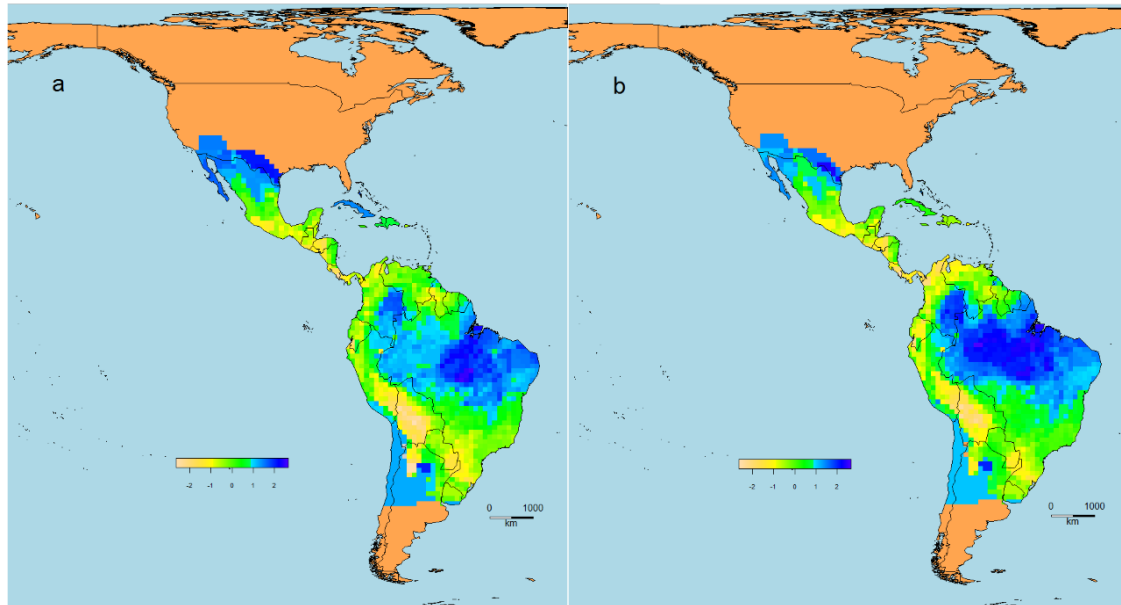
**FIGURA 1.** Mapa mostrando os padrões geográficos de diversidade e endemismo de morcegos Noctilionoidea. (a) Riqueza de Espécies (SR); (b) Endemismo Ponderado (WE); (c) Diversidade Filogenética (PD) e Endemismo Filogenético (PE).

O padrão de endemismo filogenético, quando comparado com o modelo nulo para retirar o efeito da riqueza mostra que as regiões com valores mais altos de endemismo filogenético, não apresentam um endemismo significativamente positivo (figura 2-a). Os valores de endemismo diferem do esperado ao acaso no limite norte da distribuição do grupo na região sul do Texas, na região amazônica, especialmente na região do alto Xingu e na Argentina na Província de Tucumán (figura 2-a). O padrão de endemismo filogenético desconsiderando o efeito do da idade das espécies, quando comparado com modelo nulo, mostra que algumas regiões com endemismo filogenético baixo apresentam um padrão de endemismo significativamente maior do esperado ao

acaso como pode ser observado nas Antilhas, na divisa da Colômbia com o Panamá, bem como na Bolívia na região de La Paz próximo ao lago Titicaca (figura 2-b).

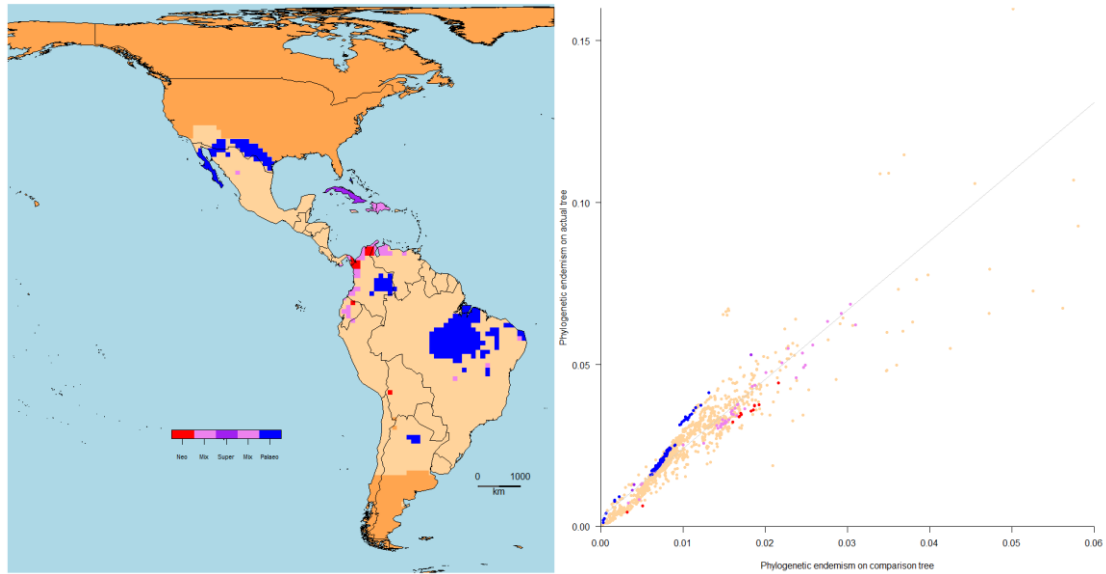
O mapa das áreas de endemismo mostra que as áreas identificadas com a filogenia original (figura 2-a Material Suplementar) correspondem a região da Baixa Califórnia no México, região de Sonora-Arizona na divisa do México com os Estados Unidos, Texas-Novo México nos Estados Unidos, região de Orinoquia-Amazonia na Colômbia, San Miguel de Tucumán na Argentina, região do Pará no Brasil, alguns locais ao longo da diagonal seca na região do Cerrado-Caatinga, além de alguns locais no litoral nordestino na região de Fortaleza e Natal-João Pessoa. As áreas identificadas com a filogenia alternativa são totalmente diferentes da filogenia original (figura 2-b Material Suplementar) e indicam áreas que correspondem a Antilhas; a região costeira da divisa da Colômbia com o Panamá e com a Venezuela correspondendo a regiões do Pacífico e Caribe na Colômbia e Lago de Maracaibo e Sistema Coriano na Venezuela; a região costeira próxima a Cali ao sul da Colômbia; Região dos Andes no Equador; e região do Lago Titicaca na Bolívia.

O gradiente de endemidade considerando os valores de zRPE nas áreas consideradas endêmicas mostra que as células que contém espécies mais novas, consideradas neoendêmicas, se concentram no limite entre a América do Sul e o Istmo do Panamá, e também no Lago Titicaca na Bolívia (figura 2 b). Já as células que contém espécies mais antigas, consideradas paleoendêmicas, se concentram na região Amazônica do Xingu, na região da Orinoquia na Colômbia, na região do Texas nos EUA, e na Região de San Miguel Tucuman na Argentina (figura 2 b). Os locais de Endemismo misto, que são áreas que não contém espécies nem mais antigas e nem mais novas, se distribuem pela costa do pacífico da América do Sul, a costa norte da América do Sul na Colômbia e Venezuela, e nas ilhas do Caribe (figura 2 b).



**FIGURA 2.** Mapa do gradiente de endemiscidade medido como tamanho de efeito filogenético do PE (a) e mapa do gradiente de idade das áreas de endemismo como tamanho efeito filogenético do RPE (b).

O resultado do CANAPE (figura 3-a) mostra que na maioria dos casos as áreas de endemismo tenderam a ser classificadas como áreas de Paleo-endemismo, um número menor de áreas tendeu a acumular uma mistura de espécies recentes e antigas que foram classificadas como áreas de Endemismo Misto, e um número muito pequeno de áreas foram classificadas como áreas de Neo-endemismo.



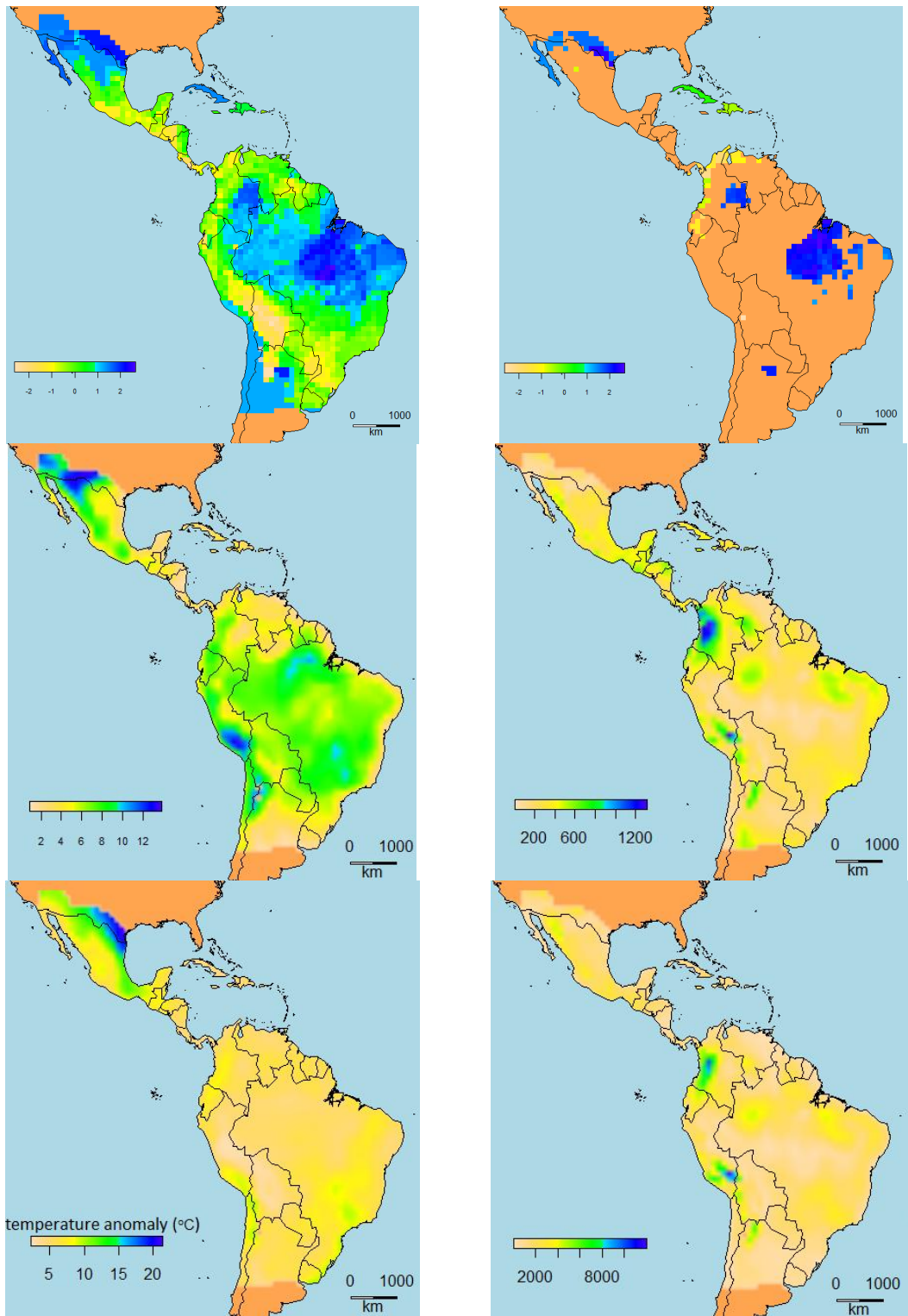
**FIGURA 3.** Distribuição geográfica das áreas de endemismo estatisticamente significativo usando CANAPE para morcegos Noctilionoidea. Cores representam os diferentes tipos de endemismo: endemismo de linhagens antigas (Paleo-endemismo), de linhagens mais recentes (Neo-endemismo) e de linhagens com idades que não diferem do esperado ao acaso dada a distribuição de idade das linhagens do clado (Endemismo Misto).

Além disso, as áreas endemismo mistos estiveram sempre associadas às áreas de paleo-endemismo, neo-endemismo ou super-endemismo, indicando que as áreas de endemismo mistos são áreas quase paleoendêmicas, quase neoendêmicas, ou quase superendêmicas. Ainda podemos notar que as áreas de paleo-endemismo tendem a ser mais contínuas do que as áreas de neo-endemismo que são mais isoladas (Figura 3-a).

A relação entre o endemismo filogenético na árvore filogenética original e na árvore filogenética alternativa (figura 3-b) foi bastante similar com alguns locais onde o PE da árvore filogenética original é maior do que a média dos outros locais, e assim mais distante da relação observada na maioria dos outros locais, sendo identificados com áreas Paleoendêmicas (figura 3-b). Já os locais identificados com área de Neo-endemismo não apresentam o valor de PE na árvore alternativa muito maior do que outros locais (figura 3-b), e os locais identificados como áreas de endemismo misto estão espalhado por quase toda a combinação de valores de PE nas duas árvores. Também é possível notar a agregação dos pontos para alguns locais das áreas identificadas com Paleo-endemismo e

também de algumas áreas de endemismo misto no gráfico da relação do PE duas árvores (figura 3-b).

Por uma outra perspectiva, podemos notar que as áreas consideradas neoendêmicas são áreas com PE da árvore alternativa maior do que esperado ao acaso que apresentam PE na árvore original baixo (figura 3-a – Material Suplementar), as áreas consideradas paleoendêmicas apresentam PE da árvore original maior do que esperado ao acaso e um PE da árvore alternativa baixo (figura 3-a – Material Suplementar). As áreas de endemismo misto são áreas com PE positivos na árvore filogenética original, mas com PE na árvore alternativa não tão negativos, ou PE na árvore alternativa positivo e PE na árvore original não tão negativos (figura 3-a – Material Suplementar). Além disso, em raros casos o PE das duas árvores é maior do que esperados ao acaso, mas o RPE não é significativo (figura 3-a – Material Suplementar).



**FIGURA 4.** Mapa dos padrões espaciais: (a) da profundidade de endemismo filogenético (zPE); (b) idade (zRPE) das áreas de endemismo; (c-e) da anomalia climática dos últimos 3.3 milhões de anos para as variáveis de: (c) anomalia da temperatura máxima em °C; (d) anomalia da precipitação anual em mm; (e) anomalia da temperatura mínima em °C; (f) do produto entre a anomalia climática da temperatura máxima e da precipitação anual.

O padrão de anomalia climática mostra que existem extensas áreas que têm sido mais estáveis temporalmente ao longo da borda das áreas continentais das Américas, bem como nas ilhas do Caribe (figura 4 c-f). Considerando anomalia da temperatura máxima (figura 4 c) podemos notar que existem áreas mais estáveis na região norte da Argentina, algumas regiões no centro do Brasil, no Oeste da Colômbia e toda a Venezuela e parte do norte do Brasil. A precipitação se mostrou bastante estável o longo de toda a América (figura 4 d), com regiões instáveis localizada no leste da Colômbia, sul do Peru até a divisa com a Bolívia a oeste da cordilheira dos Andes, Região nordeste da Argentina até a divisa com a Bolívia. A temperatura mínima se mostrou bastante estável ao longo de quase toda a América (figura 4 e), com uma área mais instável no nordeste do México, na divisa com os EUA. Já a interação entre temperatura máxima e a precipitação mostrou um padrão bastante similar às duas variáveis originais (figura 4 f), mas com um padrão acentuado em algumas áreas instáveis no oeste da Colômbia, Peru até a divisa com a Bolívia a oeste da cordilheira do Andes e também uma região no noroeste da Argentina.

A endemicidade filogenética (zPE) tem uma relação negativa com anomalia da temperatura máxima e anomalia da precipitação, mostrando que locais mais estáveis climaticamente (menor anomalia) apresentam maior endemicidade filogenética (Tabela 1, Figura 5 a e b). A endemicidade filogenética também apresentou um valor de intercepto (valor quando a anomalia é igual a zero), positivo e significativo (Tabela 1, Figura 5 a-c) evidenciando que em locais totalmente estáveis (zero de anomalia climática) temos uma tendência de endemicidade filogenética positiva. Além disso, a interação entre a anomalia da temperatura máxima e a anomalia da precipitação apresentou um efeito positivo no endemicidade filogenética. Ou seja, locais onde a alteração da temperatura máxima é acompanhada de alteração na pluviosidade, anomalia positiva nas duas variáveis, também tendem a conservar linhagens de distribuição restrita. Já a anomalia da temperatura mínima não influenciou a endemicidade ( $p = 0.3472$ ) e foi removida do modelo final apresentado.

**TABELA 1.** Resultado do modelo linear generalizado do gradiente de endemiscidade (zPE) em função da estabilidade climática da célula nos últimos 3.3 milhões de anos.

<b>Variável</b>	Estimativa	Estimativa Inferior	Estimativa Superior	Valor de p
<b>Intercepto</b>	1.047763	0.4434	1.5660	0.0003
<b>Anomalia Bio5</b>	-0.047104	-0.08685	-0.0073	0.0204
<b>Anomalia Bio12</b>	-0.000833	-0.00148	-0.0001	0.0138
<b>Interação (Bio5 * Bio12)</b>	0.000087	0.0000086	0.0001654	0.0524

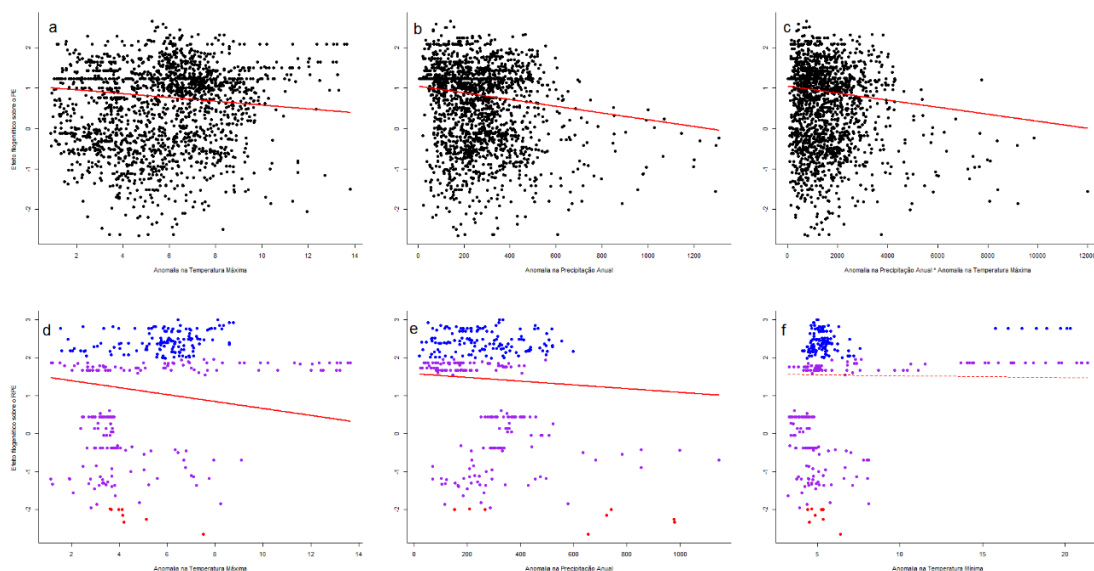
O gradiente de idade das áreas de endemismo (zRPE) tem uma relação negativa com a anomalia da temperatura máxima e da precipitação, mostrando que locais mais estáveis apresentam combinações de espécies mais antigas (Tabela 2, Figura 5 a e b). O valor de intercepto é positivo, porém não significativo, indicando que áreas totalmente estáveis climaticamente tendem a concentrar espécies antigas de distribuição restritas (Paleoendêmicas). Além disso, o efeito da anomalia na temperatura mínima não foi significativo, por isso a variável foi retirada do modelo, devido a locais que sofreram grande variação histórica na temperatura mínima apresentarem valores muito altos de RPE dentro das áreas de endemismo (veja Figura 5 e).

**TABELA 2.** Resultado do modelo linear generalizado do gradiente de idade das áreas endêmicas (zRPE) em função da estabilidade climática da célula nos últimos 3,3 milhões de anos.

<b>Variável</b>	Estimativa	Estimativa Inferior	Estimativa Superior	Valor de p
<b>Intercepto</b>	1.568603	-0.3684	3.506	0.0955
<b>Anomalia Bio5</b>	-0.091415	-0.1501	-0.03277	0.0024
<b>Anomalia Bio12</b>	-0.000492	-0.000982	-0.000002	0.0507

Regiões com clima mais estável durante o último ciclo interglacial (Plioceno-Pleistoceno-Holoceno-Presente) apresentam uma maior endemiscidade filogenética (figura 5 a-c) e também maior paleo-endemismo filogenético (figura 5 d-e). Ou seja,

maior diversidade de espécies antigas com distribuição restrita, evidenciando a manutenção de linhagens em áreas mais estáveis. Áreas mais instáveis apresentaram menor endemicidade filogenética, ou seja, contém linhagens mais amplamente distribuídas. Para o gradiente de idades das áreas endêmicas, os locais climaticamente mais instáveis não apresentaram uma tendência de concentrar espécies neoendêmicas (espécies novas e de distribuição restritas) que acabaram se concentrando também em áreas com clima estável para a temperatura máxima (figura 5-d) e da temperatura mínima (figura 5-f). Só identificamos neo-endemismo em áreas instáveis quanto a pluviosidade (figura 5-e). Porém, as áreas de endemismo estão localizadas em áreas estáveis próximas a áreas instáveis quanto a pluviosidade (Figura 4 d) e quanto á interação da anomalia da temperatura máxima e da pluviosidade (Figura 4 e).



**FIGURA 5.** Scatterplot da relação entre a endemicidade filogenética, como tamanho de efeito padronizado do PE (efeito filogenético), com a anomalia climática da temperatura máxima (a), anomalia da precipitação (b), e a interação da anomalia climática da temperatura máxima e da precipitação (c). Scatterplot da relação entre o gradiente de idade das áreas endêmicas (Neo – Mix – Paleo) como tamanho de efeito padronizado do RPE (efeito filogenético) com a anomalia climática da temperatura máxima (d), anomalia climática da precipitação anual (e), e anomalia climática da temperatura mínima (f), onde as cores dos pontos indicam se as áreas são consideradas paleoendêmicas (azul), endêmicas-mistas (roxo) e neoendêmicas (vermelho).

#### 4 DISCUSSÃO

O padrão de diversidade observado neste trabalho é muito similar ao descrito em outros trabalhos com morcegos do Novo Mundo (e.g. Pereira & Palmeirim 2013) e com o padrão observado nos morcegos Phyllostomidae (Stevens et al. 2013), o subgrupo mais diverso da superfamília Noctilionoidea. A relação entre o padrão de riqueza e o de diversidade filogenética também é esperado, uma vez que a métrica de diversidade filogenética (PD) utilizada apresenta um efeito de riqueza (Faith 1992), e por isso deve ser comparada usando modelo nulo (Mishler et al. 2014). Além disso sabemos que a dimensionalidade da diversidade em morcegos é baixa (Stevens & Tello 2018) devido à grande covariação entre diferentes atributos dos morcegos e a relação destes atributos com a história evolutiva (Stevens & Tello 2014). Podemos notar que o PE é mais relacionado com o padrão de endemismo ponderado (WE) do que com a PD, mostrando que o gradiente de endemismo filogenético é mais relacionado com o gradiente de endemismo ponderado do que com gradiente de diversidade filogenético, indicando assim um forte efeito do tamanho de range. Além disso, como o endemismo filogenético (PE) é relacionado com o PD, o padrão de endemismo também tem um forte efeito da riqueza de espécies, ou seja, áreas mais especiosas tendem a ter valores de PE mais altos (Rosauer 2009), o que faz necessário o uso de modelos nulos para comparação (Mishler et al. 2014).

Assim, considerando os resultados do modelo nulo de aleatorização de efeito filogenético sobre o padrão de PE (zPE) podemos notar que as áreas com maiores valores de PE não apresentam um grande efeito filogenético (figura 2-a), um padrão já observado anteriormente (e.g. Mishler et al. 2014). Além disso, o padrão observado para os morcegos noctilionoidea (figura 2 a) é similar ao encontrado por Rosauer & Jetz (2015, veja figura 3-a) considerando todos os morcegos do mundo com endemismos rasos concentrados na costa oeste da América do Sul e endemismo profundo nas ilhas do Caribe. Mas isso é diferente do padrão encontrado por López-Aguirre et al. (2018) considerando todos os morcegos do Novo Mundo (figura 1-c) e considerando os morcegos Phyllostomidae, o clado mais diverso dos Noctilionoidea (figura 3 i), que mostram endemismo positivos na costa oeste da América do Sul e nas ilhas do Caribe. No entanto, o efeito filogenético no padrão de endemismo observado nas ilhas do Caribe é muito similar entre as três escalas de análise, os Noctilionoidea no Neotrópico do presente trabalho, todos morcegos no Novo Mundo (López-Aguirre et al. 2018) e

morcegos no mundo todo (Rosauer & Jetz 2015). O que mostram claramente um efeito filogenético positivo nas ilhas do Caribe que são consideradas o centro de diversificação dos Mormoopidae (Arita et al. 2014; Rojas et al. 2016) um dos clados basais de Noctilionoidea.

No entanto, precisamos ressaltar que o padrão de endemismo de morcegos no Caribe em um contexto de escala global usa o modelo nulo para testar o efeito filogenético de Rosauer & Jetz (2015), quando aplicado nesta escala o modelo nulo evidencia a estrutura histórica mais profunda, evidenciando o processo de origem e dispersão em longas distâncias dos grandes clados de morcegos (Peixoto et al. 2013). Porém, o padrão de endemismo observado no Caribe, considerando somente a superfamília Noctilionoidea dentro de sua área de origem e diversificação, evidencia o padrão de diversificação das linhagens de Noctilionoidea dentro das Américas (Norte, Central, Sul e Caribe). A congruência no padrão de endemismo observado nas ilhas do Caribe mostra também a importância das ilhas no processo de diversificação (Losos & Ricklefs 2009) para morcegos, tanto em escala regional (Neotrópico/Novo Mundo) observada no presente trabalho e por López-Aguirre et al. (2018), quanto em escala global (Rosauer & Jetz 2015).

De forma geral, a estabilidade do clima apresentou um efeito positivo na endemidade, com áreas mais estáveis tendo um valor positivo no ZPE, mostrando que a estabilidade do clima é um fator chave na persistência a longo prazo de espécies de distribuição restrita (Graham et al. 2006), mesmo em grupos com alta capacidade de dispersão como morcegos. Nossos resultados são mais uma evidência reforçando o suporte à relação positiva entre endemismo e estabilidade climática (Harrison & Noss 2017). Por outro lado, a interação entre a anomalia da temperatura máxima e a anomalia da precipitação apresentaram um efeito positivo, ou seja, áreas que apresentam maior variação em ambas as condições (temperatura máxima e precipitação) podem conservar linhagens (tabela 1 e figura 6 c). Provavelmente por serem locais que apresentam mudanças conjuntas no clima, épocas mais frias e também mais secas ou épocas mais quentes e também mais úmidas, que levariam a um menor risco de extinção de espécies de extinção de espécies de montanhas tropicais (McCain & Colwell 2011). Uma variação conjunta entre a temperatura e a precipitação ao longo do tempo também poderia levar a estabilidade vegetacional nos trópicos criando refúgios vegetacionais, ao passo que diferenças no balanço de água e energia podem levar a mudanças na faixa altitudinal de

espécies vegetais (Crimmins et al. 2011). Assim, as mudanças no balanço de água e temperatura podem ser determinante na formação de refúgios no Neotrópico onde as áreas florestais reduziram muito durante o último máximo glacial (Ray & Adams 2001). Isso porque as mudanças climáticas afetam mais o regime de precipitação, e a disponibilidade de água, do que a temperatura na região tropical (Held & Soden 2006). E por isso, são mudanças de precipitação são mais importantes no processo de diversificação dos trópicos ao longo dos ciclos glaciais (Saupe et al. 2019).

É interessante notar que as áreas de endemismo que identificamos na América do Sul coincidem com as áreas de estabilidade de bioma identificadas por Costa et al (2018), especialmente as áreas na Serra Geral do Goiás e as áreas de brejos de altitude no nordeste do Brasil, e algumas áreas no Andes. Assim, pode ser necessário considerar a influência da dinâmica das formações vegetais devido a mudanças climáticas, tanto para a conservação diante das mudanças do futuro (Hannah et al. 2002), quanto para uma melhor compreensão dos padrões de distribuição das áreas de endemismo. Esta resposta pode ser resultado de atributos relacionados à dieta serem conservados (Monteiro & Nogueira 2011), e da maioria dos morcegos noctilionoidea serem da família Phyllostomidae, que têm intensa relações mutualísticas de dispersão de sementes e polinização de plantas (Rojas et al. 2012), que são estáveis desde o Mioceno (Sanchez & Giannini 2018). Mudanças na estrutura da vegetação, que são mediadas por disponibilidade de água em períodos quentes, podem ter levado a degradação da qualidade de habitat para morcegos Phyllostomidae causando a extinção local ou migração das espécies. Como demonstrado que as formações vegetais são bastantes sensíveis a alterações no regime precipitação devido a mudanças climáticas (Lotsch et al. 2003), podem ter causado a degradação das florestas tropicais no passado e serem parte do processo causal do padrão de endemismo filogenético observado. E isso pode vir a se repetir no futuro (Hilker et al. 2014) ameaçando as espécies de distribuição mais restrita. Conseqüentemente, essas mudanças teriam afetado grande parte das espécies fitófagas em ambientais onde a formação vegetal mudou muito ao longo do tempo.

Por outro lado, a estabilidade climática do limite inferior de temperatura (bio6) não apresentou efeito significativo sobre a endemiscidade, contrariando o esperado, i.e., menor endemiscidade em áreas instáveis especialmente para o limite climático inferior. Isso porque os morcegos noctilionoidea são um grupo de origem tropical, que são em sua maioria da família Phyllostomidae, que são termorreguladores precisos (McNab 1969), e

que tende a conservar a condição climática ideal como atributo de nicho (Peixoto et al. 2017). Ou seja, considerando todas essas características, os morcegos Noctilionoidea deveriam ser mais afetado pela mudança de temperatura mínima, o que não aconteceu.

O efeito da estabilidade do clima no gradiente de idades das áreas de endemismo foi significativo (tabela 2), mas essa resposta foi determinada pela menor de estabilidade climática nas áreas de endemismo misto em relação a maior estabilidade nas áreas de paleo-endemismo. Ou seja, áreas paleoendêmicas tiveram climas mais estáveis no passado do que áreas de endemismo misto. Por outro lado, áreas de neo-endemismo (zRPE negativo) estão em áreas de estabilidade climática, confirmando a relação entre neo-endemismo e estabilidade (Harrison & Noss 2017). Isso pode indicar um efeito de redução de extinção em condições climáticas mais estáveis levando a uma rápida diversificação (Lancaster & Kay 2013). Porém, se observarmos as regiões onde se encontram as áreas de neo-endemismo, podemos notar a tendência serem ilhas de estabilidade climática em regiões instáveis (Sarkinen et al. 2012), principalmente em termos de precipitação e temperatura máxima.

Assim, encontramos que o efeito da estabilidade climática provavelmente está relacionado à conservação de linhagens em áreas onde as taxas de extinção local são reduzidas determinando as áreas de paleo-endemismo (Harrison & Noss 2017). Por outro lado, a instabilidade não aparece como um fator local na formação das áreas de neo-endemismo, mas como um fator regional ocorrendo no entorno das áreas de neo-endemismo, que seria causada por sua vez pela oportunidade ecológica em ambientes variável ao longo do tempo. Isto é, onde as linhagens poderiam se manter em condições locais estáveis das áreas com a possibilidade de se adaptar ao novo ambiente, em constante mudança, nas áreas de endemismo misto do entorno. Outra possibilidade é que as áreas estáveis dos microrefúgios fiquem isoladas por áreas instáveis ao longo da flutuação do clima no tempo e este isolamento climático de outras locais estáveis com condições semelhantes promova a especiação (e.g. Saupe et al. 2019). Ou seja, que a instabilidade climática entorno dos microrefúgios seja um gerador de diversidade na região da costa oeste da América do Sul e na região tropical dos Andes.

Áreas de paleo-endemismo estão localizados em regiões estáveis com áreas de refúgio muito estáveis climaticamente e distribuição continua. As áreas de paleo-endemismo tropical, encontradas na região da planície Amazônica e na região da Orinoquia na Colômbia, pode estar associado a um padrão de conservação de linhagens

antigas associadas a condições ancestrais da floresta tropical em áreas climaticamente estáveis, indicando sobrevivência a flutuações climáticas do passado. As áreas de paleo-endemismo subtropical, encontradas no norte do México e no norte da Argentina, devem estar associadas também a conservação de linhagens antigas associadas a condições subtropicais consideradas derivadas, mas que as linhagens de noctilionoidea parecem ter conquistado a muito tempo (Arita et al. 2014), o que pode ser evidenciado pela presença de clados basais nestas regiões. Ainda assim, uma vez conquistada a adaptação a condição climática destes ambientes climáticos subtropicais, as linhagens puderam se manter nestas três áreas que são bastante estáveis climaticamente. Levando a um padrão de dois centros de paleo-endemismo que encontramos deve representar dois centros de diversificação bastante antigos, um tropical e um subtropical (Arita et al. 2014). Por outro lado, a presença de clados basais em áreas de paleoendemismo no extremo norte da distribuição da família pode indicar também um conservatismo de nicho de condições características de gonduwana (Segovia & Armesto 2015), chamaddo de conservatismo de nicho austral de condições temperadas “mornas”, que devem ser melhor explorados para compreensão dos processos históricos biogeográficos na formação do padrão de diversidade do Neotrópico.

Já áreas de Neo-endemismo e endemismo misto, na costa oeste da América do Sul, e na região a oeste da cordilheira dos Andes, pode estar associado a um padrão onde as linhagens antigas associadas a condições ancestrais da floresta tropical em áreas climaticamente estáveis, combinada com linhagens mais recentes com distribuição restrita indicando especiação local (Fjeldsa et al. 1997). Com áreas mais estáveis podendo conservar grande diversidade de linhagens antigas e enquanto áreas instáveis próximas oferecem oportunidades ecológicas para especiação em ambientes novos criados pela mudança climática ao longo do tempo evolutivo, com novas linhagens surgindo em adaptação às condições mais frias em regiões montanhosas (Hewitt 2004). Com o relevo sendo um fator determinante no surgimento de espécies novas e a precipitação um fator determinante da manutenção de espécies antigas em regiões mais planas (Molina-Venegas et al. 2017). Assim, o padrão de endemismo de Neo-endemismo e endemismo misto nos Andes evidenciam o papel de montanhas tropicais como refúgios climáticos em períodos mais quentes (Dobrowski 2011), e também como geradores de novas espécies (Rangel et al. 2018).

Outra possibilidade é que o neo-endemismo não tenha relação com oportunidade ecológica que ocorrem em ambientes instáveis, mas sim a diversificação em ambientes estáveis onde linhagens se adaptam em condições diferente dos ancestrais, o que seriam casos de radiação geográfica ou climática (Simões et al. 2016). Assim, a adaptação a condições nova para a linhagem possibilitaria o acúmulo de espécies recentes com distribuição restrita. Ou ainda, que o padrão de diversificação de espécies recentemente surgidas seja determinado por fatores que atuam em pequena escala por meio de isolamento (Harrison & Noss 2017), como um efeito do relevo (Molina-Viegas et al. 2017). Ou como um efeito da heterogeneidade climática relacionada ao relevo, permitindo que as espécies sigam a condição climática ideal por dispersão a curtas distância, combinado com isolamento que parece ser crucial para diversificação dos clados (Rangel et al. 2018).

Áreas com evidência de endemismo considerando o acúmulo de tempo evolutivo e eventos de especiação em áreas restritas são áreas super-endêmicas. Onde a quantidade de eventos de especiação por área é muito grande e que a quantidade de tempo acumulada também é muito grande. Ou seja, a assembleia é composta pela combinação de espécies mais derivadas e espécies mais antigas, ambas com característica distribuição restrita. Essa combinação gera uma relação tempo/nó intermediária, o que leva á obtenção de valores RPE nulos. Logo, são áreas de endemismo misto, mas um caso especial de endemismo misto, por isso são consideradas super-endêmicas. As áreas de super-endemismo estão localizadas nas ilhas do Caribe, que apresentam alto endemismo por serem áreas estáveis climaticamente devido a maritimidade (Kier et al. 2009), e por isso poderiam conservar linhagens uma vez que elas alcancem o arquipélago (Cronk 1997; Jansson 2003; Kier 2009; Sandel et al. 2019) levando ao alto PE. Assim teríamos linhagens antigas sendo conservadas. Por outro lado, as ilhas são manchas de habitat estáveis mais isoladas, o que dificultaria a dispersão favorecendo especiação local por efeito fundador (Jansson 2003). Assim, para os morcegos tropicais, as ilhas do Caribe seriam tanto berçários de espécies que surgiram nas ilhas e recolonizaram o continente (e.g. Tavares et al. 2018), quanto museus de espécies que surgiram no continente alcançaram as ilhas (e.g. Rojas et al. 2012) e foram posteriormente extintas no continente deixando distribuições relictuais nas ilhas, sendo assim muito importantes para a conservação da biodiversidade a longo prazo (Cronk 1997).

Outra questão interessante de se notar nos nossos resultados é que os morcegos não responderam às mudanças do limite inferior de temperatura. Em vez disso, responderam às mudanças ao limite superior de temperatura e também a mudanças no padrão de precipitação anual. No entanto, os morcegos tropicais devem ter uma maior restrição fisiológica para lidar com o frio por serem termorreguladores precisos (McNab 1969). Além disso, o efeito das mudanças da temperatura máxima e na precipitação apresentou uma interação dos fatores com efeito positivo, de modo que áreas com baixa anomalia em ambas as variáveis apresentam maior endemismo, mas áreas com maior anomalia tanto na temperatura quanto na precipitação podem apresentar também maior endemismo do que áreas com maior anomalia em apenas uma das variáveis. Assim, uma resposta a limite superior combinado com a precipitação deve ser mais um resultado de estabilidade da vegetação e da estabilidade de oferta de recursos alimentares a longo prazo do que de um efeito direto do clima sobre os morcegos, permitindo a manutenção de populações a longo prazo (e.g. Hand et al. 2015). Ou um efeito direto da disponibilidade de água em regiões áridas que afetam o sucesso de lactação (Adams & Hayes 2008). Estas seriam assim resultado de mudanças na oferta de recursos para grande parte das espécies de Phyllostomidae, que são especializadas em dietas frugívoras e nectarívoras.

## **5 CONCLUSÃO**

A estabilidade do clima no passado é importante para todos os padrões de endemismo encontrados, onde as áreas endêmicas estão concentradas nas regiões climaticamente mais estáveis. A estabilidade também determina o padrão de idade das áreas de endemismo (Paleo-Neo), com áreas paleoendêmicas estando concentradas em regiões mais estáveis. A instabilidade climática não está diretamente ligada à ocorrência de áreas de neo-endemismo, que também ocorrem em áreas estáveis, descartando assim hipótese de oportunidade ecológica como um determinante de áreas que concentrem espécies recentes e de distribuição restrita. No entanto, áreas de neo-endemismo estão em áreas estáveis localizadas na proximidade de áreas de grande instabilidade climática, indicando que as flutuações climáticas podem ser importantes para a diversificação. Ao mesmo tempo, indica que as condições do ambiente em mudança só parecem ser favoráveis se estiverem em áreas onde as linhagens possam se manter em condição estável, enquanto que algumas populações podem se adaptar aos novos ambientes. Além disso, não só fatores climáticos parecem ter efeito sobre o endemismo, sendo as áreas de super-

endemismo, que concentram espécies antigas e recentes, localizadas apenas nas ilhas do Caribe, uma região climaticamente estável, mas com maior isolamento entre os locais. O ambiente insular, nesse sentido, deve possibilitar assim a manutenção de linhagens antigas em clima estável e a origem de espécies recentes devido a evento fundador entre ilhas e entre continentes e ilhas. Isso sugere também que a estabilidade climática é fundamental para formação dos centros de endemismo e que esta, combinada a fatores mais locais, como isolamento geográfico nas ilhas ou isolamento climático em regiões de relevo acidentado nos Andes, pode ser um fator determinante para o surgimento de novas espécies. De todo modo, localizar áreas climaticamente mais estáveis em grandes áreas contínuas (macrorefúgios) ou em áreas isoladas (microrefúgios) é fundamental para a manutenção a longo prazo da diversidade dos clados, salvaguardando locais que evidenciam redução de extinção e aumento de diversificação.

## **AGRADECIMENTOS**

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Este trabalho foi desenvolvido no contexto do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia (INCT) em Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade, apoiado pelo MCTIC/CNPq (Proc. 465610/2014-5) e FAPEG (proc. 201810267000023).

Agradeço ao pessoal do LETS (Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese), em especial aos amigos Lucas Jardim e Larissa Lemes pelas discussões desde as ideias iniciais das causas dos padrões de paleo e neo-endemismo e suas implicações macroevolutivas. Agradeço também à liberdade de trabalho dada pelos meus orientadores Fabricio Villalobos e José Alexandre Diniz-Filho.

Agradeço ao professor Rafael Loyola, o supervisor de meus relatórios anuais, pela compreensão com os problemas e os consequentes atrasos ao longo do desenvolvimento do deste trabalho. Agradeço ainda à Dan Rosauer pelas discussões sobre as interpretações do procedimento de teste do CANAPE e dos modelos nulos nos testes dos padrões de endemismo, e pelo grande incentivo nos avanços com essas ideias.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, R.A., Hayes, M.A. (2008). Water availability and successful lactation by bats as related to climate change in arid regions of western North America. *Journal of Animal Ecology* 77: 1115-1121.
- Araujo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J., Rahbek, C. (2008). Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8-15.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R., Wiens, J.J. (2010). *Proceedings of the Royal Society B: rspb.2010.0179*.
- Carnaval, A.C., Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science* 323: 785-789.
- Carnaval, A.C., Waltari, E., Rodrigues, M.T., Rosauer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M.R., Firkowski, C.R., Bornschein, M.R., Ribeiro, L.F., Moritz, C. (2014). Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: 201441461*.
- Chaverri, G. & Kunz, T.H. (2011). All-offspring natal philopatry in a Neotropical bat. *Animal Behaviour* 82: 1127-1133.
- Costa, G.C., Hampe, A., Ledru, M., Martinez, P.A., Mazzochini, G.C., Shepard, D.B., Werneck, F.P., Moritz, C., Carnaval, A.C. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography* 27: 285-297.

- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T., Mynsberge, A.R. (2011). Changes in climatic water balance drive downhill shift in plant species' optimum elevations. *Science* 331: 324-327.
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P., Monro, A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183-198.
- Cronk, Q.C.B. (1997). Islands: stability, diversity, conservation. *Biodiversity and Conservation* 6, 477-493.
- Dobrowsky, S.Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17: 1022-1035.
- Dobrowski, S.Z. & Parks, S.A. (2016). Climate change velocity underestimates climate change exposure in mountains regions. *Nature Communications* 7: 12349.
- Dumont, E.R., Dávalos, L.M., Goldberg, A., Santana, S.E., Rex, K., Voigt, C. (2012). Morphological innovation, diversification and invasion of new adaptive zone. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1797-1805.
- Dumont, E.R., Samadevam, K., Grosse, I., Warsi, O.M., Baird, B., Dávalos, L.M. (2014). Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in New World leaf-nosed bats. *Evolution* 68: 1436-1449.
- Faith, D.P. (1992). Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Fleming, T.H. & Eby, P. (2003) Ecology of Bat Migration. Pp 156-203 in *Bat Ecology* (Kunz, T.H. & Fenton, M.B. eds) Chicago. University of Chicago Press, 779p.
- Fjeldsa, J., Ehrlich, D., Lambin, E., Prins, E. (1997). Are biodiversity "hotspots" correlated with current ecoclimatic stability? A pilot study using the NOAA-AVHRR remote sensing data. *Biodiversity & Conservation* 6: 401-422.
- Gaston, K.J. (1996). Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 197-201.
- Gaston, K.J. (1998). Species-range size distribution: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353: 219-230.

- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.
- Graham, C.H., Moritz, C., Williams, S.E. (2006). Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 103: 632-636.
- Graham, C.H., VanDerWal, J., Phillips, S.J., Moritz, C., Williams, S.E. (2010). Dynamic refugia and species persistence: tracking spatial shifts in habitat through time. *Ecography* 33: 1062-1069.
- Guerin, G.R., Ruokolainen, L., Lowe, A. (2015). A Georeferenced implementation of weighted endemism. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 845-852.
- Hand, S.J., Lee, D.E., Worthy, T.H., Archer, M., Worthy, J.P., Tennyson, A.J.D., Salisbury, S.W., Scofield, R.P., Mildenhall, D.C., Kennedy, E.M., Lindqvist, J.K. (2015) Miocene Fossils Reveal Ancient Roots for New Zealand's Endemic *Mystacina* (Chiroptera) and Its Rainforest Habitat. *PLoS ONE* 10(6): e0128871
- Hannah, I., Midgley, G.F., Lovejoy, T., Bond, W.J., Bush, M., Lovett, J.C., Scott, D., Woodward, F.I. (2002). Conservation of Biodiversity in a Changing Climate. *Conservation Biology* 16: 264-268.
- Hawkins, B.A., McCain, C.M., Davies, T.J., Buckley, L.B., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J., Harrison, S., Holt, R.D., Kraft, N.J.B., Stephens, P.R. (2012). Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradient of birds and mammals. *Journal of Biogeography* 39: 825-841.
- Harrison, S., Noss, R. (2017). Endemism hotspots are linked to stable climate refugia. *Annals of Botany* 119: 207-214.
- Held, I.M., Soden, B.J. (2006). Robust response of the hydrological cycle to global warming. *Journal of Climate* 19: 5686-5699.
- Hilker, T., Lyapustin, A.I., Tucker, C.J., Hall, F.G., Myneni, R.B., Wang, Y., Bi, J., Moura, Y.M., Sellers, P.J. (2014). Vegetation dynamics and rainfall sensitivity of the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Science* 111: 16041-16046.
- Jansson, R. (2003). Global patterns in endemism explained by past climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 583-590.

- Kembel, S.W. (2009). Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters* 12, 949-960.
- Kerth, G. (2008). Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience* 58: 737-746.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibisch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across islands and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9322-9327.
- Lancaster, L. & Kay, K.M. (2013). Origin and diversification of the California flora: re-examining classic hypotheses with molecular phylogenies. *Evolution* 67: 1041-1054.
- Lima-Ribeiro, M.S., Varela, S., González-Hernández, J., Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C. (2015) ecoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for Macroecologists and Biogeographers. *Biodiversity Informatics* 10: 1-21.
- Linder, H.P. Plant species radiations: where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 3097-3105.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D. (2009). The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052-1055.
- López-Aguirre, C., Hand, S.J., Laffan, S.W., Archer, M. (2018). Phylogenetic diversity, types of endemism and the evolutionary history of New World bats. *Ecography* 41: 1-12.
- López-Pujol, J., Zhang, F., Sun, H., Ying, T., Ge, S. (2011). Centers of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography* 38: 1267-1280.
- Lotsch, A., Friedl, M.A., Tucker, C.J. (2003). Coupled vegetation-precipitation variability observed from satellite and climate records. *Geophysical Research Letters* 30: 1-4.

- Luoto, M., Heikkinen, R.K. (2008). Disregarding topographical heterogeneity biases species turnover assessments based on bioclimatic models. *Global Change Biology* 14: 483-494.
- Mishler, B.D., Knerr, N., González-Orozco, C.E., Thornhill, A.H., Laffan, S.W. & Miller, J.T. (2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communication* 5, 4473.
- McCain, C.M., Colwell, R.K. (2011). Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters* 14: 1236-1245.
- McGill, B.J. (2003). Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artefact? *Ecology Letters* 6: 766-773.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S. & Arroyo, J. (2017). Climatic and topographic correlates of plant palaeo- and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of Botany* 119, 229-238.
- Monteiro, L.R., Nogueira, M.R. (2011) Evolutionary patterns and process in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology* 11: 137.
- Payne, J.L., Finnegan, S. (2007) The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 10506-10511.
- Pebesma, E.J. (2004). Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences* 30, 683-691.
- Pereira, M.J.R. & Palmeirim, J.M. (2013). Latitudinal Diversity Gradient in New World Bats: Are They a Consequence of Niche Conservatism? *PLoS ONE* 8: e69245.
- Peixoto, F.P., Braga, P.H.P., Cianciaruso, M.V., Diniz-Filho, J.A.F., Brito, D. (2013). Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography* 41: 762-772.
- Peixoto, F.P., Villalobos, F., Cianciaruso, M. (2017). Phylogenetic conservatism of climatic niches in Bats. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1055-1065.

- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G., Mace, G.M. (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1947-1952.
- Ricklefs, R.E. (2008). Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address. *The American Naturalist* 172: 741-750.
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V., Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography* 39: 1948-1960.
- Rojas, D., Warsi, O.M., Dávalos, L.M. (2016). Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a Recent Origin of Extant Neotropical Diversity. *Systematic Biology* 65: 432-448.
- Rojas, D., Moreira, M., Pereira, M.J.R., Fonseca, C., Dávalos, L.M. (2018). Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea. *Ecology* 99: 2131-2131.
- Rosauer, D.F., Laffan, S.W., Crisp, M.D., Donnellans, S.C., Cook, L.G. 2009. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology* 18: 4061-4072.
- Rosauer, D.F., Jetz, W. 2015. Phylogenetic endemism in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography* 24: 168-179.
- Sanchez, M.S., Giannini, N.P. (2018). Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammals Review* 48: 90-107.
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R.G., Gaston, K.J., Sutherland, W.J., Svenning, J.C. (2011). The influence of the Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science* 334: 660-664.
- Sandel, B., Monnet, A., Govaerts, R., Vorontsoca, M. (2016). Late Quaternary climate stability and the origins and future of global grass endemism. *Annals of Botany* 119: 279-288.
- Sandel, B., Weigelt, P., Kreft, H., Keppel, G., van der Sande, M.T., Levin, S., Smith, S., Craven, D., Knight, T.M. (2019). Current climate, isolation and history drive

- global patterns of tree phylogenetic endemism. *Global Ecology and Biogeography* 00: 1-12. <https://doi.org/10.1111/geb.130001>
- Santana, S.E., Grosse, I.R., Dumont, E.R. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution* 66: 2587-2598.
- Sarkinen, T., Pennington, R.T., Lavin, M., Simon, M.F., Hughes, C.E. (2012). Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39: 884-900.
- Saupe, E.E., Myers, C.E., Peterson, A.T., Soberón, J., Singarayer, J., Valdes, P., Qiao, H. (2019). Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. *Nature ecology & evolution* 3: 1419-1429.
- Segovia, R.A., Armesto, J.J. (2015) The Gondwanan legacy in South American Biogeography. *Journal of Biogeography* 42: 209-217.
- Smith, T.B., Bruford, M.W., Wayne, R.K. (1996) The preservation of process: the missing element of conservation programs. In *Ecosystem management*. Springer. New York, NY. 71-75.
- Stebbins, G.L., Major, J. (1965). Endemism and Speciation in California Flora. *Ecological Monographs* 35: 1-35.
- Stevens, R.D., Tello, J.S., Gavilanez, M.M. (2013). Stroger Tests of Mechanisms Underling Geographic Gradients of Biodiversity: Insights from the Dimensionality of Biodiversity. *PloS ONE* 8: e56853.
- Stevens, R.D., Tello, J.S. (2014). On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1115-1125.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L., (2010). Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 661-671.
- Stewart, J.R., Dalén, L. (2008). Is the glacial refugium concept for northern species? A comment on Pruett and Winker 2005. *Climate Change* 89: 19-22.
- Stevens, R.D. (2006). Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2283-2289.

- Stevens, R.D. & Tello, J.S. (2014). On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1115-1125.
- Tavares, V.C., Warsi, O.M., Balseiro, F., Mancina, C., Dávalos, L.M. (2018) Out of the Antilles: Fossil phylogenies support reverse colonization of bats to South America. *Journal of Biogeography* 45: 859-873.
- Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S.J., Murphy, W.J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 347-357.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S., Terrible, L.C. (2015). A short guide to the climate variables of last glacial maximum for biogeographers. *PLoS One* 10: e0129037.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites Jr, J.W., Costa, G.C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 39: 1695-1706.
- Zhu, K., Woodall, C.W., Clark, J.S. (2011). Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 12: 1042-1052.

*“A gente morre é para provar que viveu”*

*Guimarães Rosa*

## **CAPÍTULO 3**

A História é Importante para as Regras Ecogeográficas? A Regra de Rapoport nos Morcegos do Novo Mundo

## RESUMO

**Intuito:** O processo histórico afeta muitos padrões em ecologia, incluindo o gradiente latitudinal de diversidade de espécies e o relacionamento entre as espécies ao longo deste gradiente. Isto implica que tal processo histórico deve atuar sobre a localização e o tamanho da distribuição geográfica das espécies. Se assim for, este processo deve afetar também o padrão de aumento do tamanho da distribuição geográfica em direção às altas latitudes (Regra de Rapoport). Assim sendo, a identificação de Regra de Rapoport em um grupo pode ser influenciada pelo processo histórico quando analisamos um grupo de organismo sem considerar a origem histórica e a história de colonização da região de diferentes sub-clados que coexistem na mesma região. Aqui testamos se a Regra de Rapoport é igualmente observada em grupos de origens distintas, e qual é o efeito do clima no processo de evolução tamanho de distribuição geográfica.

**Localização:** Novo Mundo - Américas.

**Métodos:** Usamos os limites climáticas (maior temperatura máxima, menor temperatura mínima e máxima amplitude térmica) de ocorrência das espécies continentais da superfamília Noctilionoidea e da superfamília Vespertilionoidea como atributo de nicho climático das espécies e o tamanho da distribuição geográfica em uma análise baseada em espécies usando modelos de quadrados mínimos generalizados filogenéticos (PGLS). Nós usamos também um modelo de “espalhamento de tinta” quebrando a relação entre o tamanho da distribuição e o atributo de nicho climático e preservando o tamanho da distribuição geográfica das espécies. Neste modelo nulo nós usamos a riqueza de espécies como uma variável preditora na ocupação da primeira célula da distribuição geográfica aleatória da espécie, e então as células da vizinhança são ocupadas até que o número de células ocupadas seja igual ao tamanho de distribuição geográfica da espécie. Com isso locais com maior diversidade na matriz de presença e ausência original tem maior probabilidade de serem escolhidas como a primeira célula de uma nova espécie no modelo nulo de aleatorização, isso faz com que locais com maior diversidade nos dados originais apresentem maior diversidade nos dados do modelo nulo de forma que a simulação se assemelha a um processo de nascimento puro, refletindo o processo de diversificação de cada grupo. Assim o gradiente de diversidade recuperado na simulação se assemelha ao gradiente de diversidade originalmente observado no grupo. Desta forma, o modelo nulo

afeta apenas a relação entre o tamanho de distribuição geográfica e o atributo de nicho climático.

**Resultados:** Usando modelos de quadrados mínimos generalizados filogenéticos ambos os grupos responderam da mesma forma, com um aumento de tamanho de distribuição geográfica com o aumento da temperatura mínima, aumento da temperatura máxima e aumento da amplitude térmica. Usando o modelo nulo de aleatorização o grupo de origem temperada tem maiores tamanhos de distribuições geográficas em regiões mais frias e com maior amplitude térmica, enquanto que o grupo de origem tropical tem maiores tamanhos de distribuição geográficas em regiões mais quentes e menos sazonais do que esperado ao acaso considerado o tamanho das distribuições geográficas, o padrão de diversidade do grupo e as restrições geométricas dentro do Novo Mundo. Desta forma, nos encontramos o efeito de Rapoport atuando sobre os morcegos *Verpertilionioidea*, o grupo de origem temperada, e um efeito de Rapoport inverso atuando sobre os morcegos *Noctilionioidea*, o grupo de origem tropical.

**Conclusão:** O efeito de Rapoport parece atuar apenas sobre os grupos de origem temperada que apresentam conservatismo de nicho climático, com espécies tendo maior sucesso em expandir sua distribuição geográfica em áreas mais frias e mais sazonais, ou seja, em condições climáticas mais familiares aos clados de origem temperada. De modo inverso o mesmo processo de conservatismo de nicho climático em grupos de origem tropical leva as espécies a terem maior sucesso em expandir sua distribuição geográfica em áreas mais quentes e menos sazonais, condições mais similares ao nicho ancestral. Assim, se o mesmo padrão de efeito de Rapoport for encontrado em outros grupos de origem temperada e efeito de Rapoport inverso em grupos tropicais, combinado com a assimetria no conservatismo de nicho climático com grupos tropicais estão mais restritos às zonas tropicais, enquanto os grupos temperados conseguem colonizar mais facilmente as regiões tropicais, como observados nos morcegos do Novo Mundo. Se assim for, efeito de Rapoport em grupos de origem temperada pode ser um dos mecanismos que aumenta a diversidade regional e a diversidade beta nos trópicos através da adição de espécies de clados de origem temperada com distribuição pequena. Enquanto a menor habilidade dos clados de origem tropical em quebrar as barreiras climáticas de nicho e invadir a região temperada aumenta a diferença de diversidade entre a diversidade dos trópicos e do temperado.

**Palavras chave:** Conservatismo de nicho, conservatismo tropical de nicho, tamanho de distribuição geográfica, biogeografia, regras ecogeográficas, restrição seletiva.

## 1 INTRODUÇÃO

A busca por padrão de relação entre o tamanho da distribuição geográfica das espécies e a latitude tem recebido crescente atenção desde o trabalho pioneiro de Stevens (1989), e dos trabalhos iniciais de Pagel et al. (1991) e Rohde (1992). Estes pesquisadores já tinham percebido que grupos com tendências latitudinais no tamanho de distribuição geográfica também apresentavam o clássico padrão latitudinal de diversidade de espécies, e que tal coincidência poderia ser devido aos mesmos fatores. Por isso nos estudos iniciais o interesse era encontrar uma explicação para aumento do tamanho da distribuição geográfica com o aumento da latitude (regra de Rapoport) e assim tentar esclarecer as causas do gradiente latitudinal de diversidade (LDG). Além disso, em seu trabalho Stevens (1989) sugeriu que o gradiente latitudinal de diversidade poderia ser uma consequência da regra de Rapoport. Assim, estes trabalhos do início da década de 90 o principal objetivo era abordar as causas do gradiente latitudinal de diversidade e ter ideias para explicá-lo.

Muitas causas para a regra de Rapoport foram sugeridas, desde efeitos de pura restrição geométrica em um efeito de domínio médio (MDE - Cowell & Hurt 1994) até efeitos históricos de glaciações (Rohde 1996). Sobre um MDE, locais em altas latitudes deveriam ser dominadas por espécies de tamanhos grandes que ocupam uma grande parte do domínio geográfico. Alternativamente, sobre efeitos de glaciações todas espécies nas altas latitudes seriam extintas com o avanço dos glaciares, então nos períodos interglaciais as espécies presentes na borda das geleiras poderiam experimentar uma expansão em sua distribuição geográfica em direção às altas latitudes com a retração dos geleiras. Entre estes dois extremos de causas puramente devido a restrições geométricas sem processos biológicos até um efeito totalmente histórico das eras glaciais, surgiram muitas outras explicações ecológicas para o gradiente latitudinal de tamanho de distribuição geográfica, incluindo o efeito das sazonalidade (Whitton et al. 2012), o efeito das tolerâncias climáticas (Addo-Bedaiko et al. 2000; Pither 2002), o efeito da amplitude de nicho climático (Slatyer et al. 2013; McCauley et al. 2014), o efeito da capacidade de dispersão (Lester et al. 2007; Laube et al 2013), o efeito da história de vida (Gaston & Blackburn 1996; Laube et al. 2013). Dentre outros pontos importantes vindos da integração dos

processos macroevolutivos na busca das causas do padrão latitudinal de tamanho de distribuição geográfica (Swaergers et al. 2014).

As controvérsias em torno da regra de Rapoport são várias, começando com qual são as unidades amostrais, são as espécies ou as comunidades? Se olharmos isso no trabalho original de Rapoport (1975) que escreveu: “O problema que enfrentamos é o seguinte: as espécies do Norte têm uma distribuição geográfica igual, maior ou menor do que as espécies do Sul?” Parece claro que a questão é sobre como as espécies compartilham o espaço geográfico. Mas no primeiro trabalho de Stevens (1989) testando a regra de Rapoport procura o padrão na estrutura das assembleias ao longo do gradiente latitudinal. Outros dois trabalhos da mesma época de Pagel (1991) e o de Rodhe (1992) não concordam na maneira de testar a regra, destes três apenas o de Pagel (1992) segue a lógica original de Rapoport (1975). Não apenas isso, mas também como definir se uma espécie é temperada ou tropical é totalmente oposto nos trabalhos de Pagel e Rodhe.

Outro problema presente no uso da representação latitudinal ocorre quando muitas espécies têm tamanhos de distribuição geográfica grandes (Willing et al. 2003) e como uma consequência muitas espécies cruzam a linha do Equador ocorrendo em ambas as latitudes temperadas, mas tem seu ponto médio atribuído em baixas latitudes. Uma outra maneira de quantificar a representação latitudinal é o limite latitudinal da distribuição (Pagel et al. 1991) que também sofre com problemas de restrição geométricas como o ponto médio (veja Lyons & Willig 1997). Por causa disto a relação entre o tamanho da distribuição geográfica e a sua representação latitudinal (ponto médio ou limite latitudinal) está presente em qualquer método como uma consequência de restrições geométricas. Por isso, a única forma de testar a relação entre o tamanho da distribuição geográfica e a latitude é usando modelo nulo de aleatorização (veja Lyons & Willig 1997). Então, qualquer interpretação de padrão latitudinal do tamanho de range deve ser relativa à relação dada pelas restrições geométricas presentes na representação latitudinal e desta forma pode ser vista com um “espírito” de Rapoport (Lyons & Willing 1997) ou como um efeito de Rapoport (Diniz-filho & Torres 2002).

Modelos nulos são reconhecidos como uma importante ferramenta para a pesquisa em ecologia e a principal vantagem do uso de modelos nulos é gerar o padrão ecológico esperado quando um processo causal não está atuando (Gotelli & Graves 1996). Em macroecologia o uso de modelos nulos é muitas vezes considerado, contudo em muitos casos esta abordagem é usada com a intenção de mostrar que um determinado padrão

macroecológico poderia ser gerado por algumas regras simples sem um processo ecológico causa, como no caso do efeito do domínio médio (Cowell & Hurt 1994). No entanto, a real utilidade de um modelo nulo em ecologia é gerar uma expectativa nula mais realista da relação quando o processo biológico em questão não esteja atuando (Gotelli 2006), o que é essencial para a pesquisa em macroecologia e macroevolução (Arita & Vázquez-Dominguez 2008) porque teste de hipótese estatístico pode não considerar as relações possíveis. Ou seja, a inexistência de relação pode ser improvável ou até impossível em alguns padrões macroecológicos. Isto é, a ausência de relação (inclinação nula) pode nunca ocorrer em uma simulação dado um conjunto de restrições existentes no mundo real. Consequentemente, o teste de efeitos ambientais em qualquer aspecto da diversidade biológica em macroecologia deve considerar a possível relação obtida a partir de um modelo nulo (Tello & Stevens 2012).

O conservatismo filogenético de nicho é uma tendência das espécies em reterem parte do nicho ancestral (Wiens 2004), que implica na propensão das espécies a não se adaptar a novas condições. Esta propensão pode ser vista em diferentes dimensões de nicho, tal como o nicho climático (Buckley et al. 2010; Peixoto et al. 2017) ou nicho trófico (Olalla-Tarraga et al. 2017). Considerando que o conservatismo filogenético de atributos de climáticos de nicho atua da mesma forma, conservatismo como processo (e.g. Villalobos et al. 2014), sobre clados de origem tropical e clados de origem temperada, as espécies descendentes do clado tropical devem compartilhar as mesmas adaptações às condições quentes e pouco sazonais dos trópicos. Enquanto as espécies descendentes do clado de origem temperada devem compartilhar características de nicho adaptadas a grande tolerância a climas mais frios e com uma alta variabilidade sazonal (Smith et al. 2012).

Assim, o processo de conservatismo filogenético de nicho climático de espécies de diferentes origens deve gerar padrões macroecológicos distintos, por exemplo com maior diversidade de espécies de origem tropical nos trópicos e maior diversidade na região temperada no grupo de origem temperada, a partir de um mesmo processo no qual cada linhagem preserva parte do nicho ancestral. Porém como a amplitude de condições climática ancestrais é diferente entre as regiões ocupadas pelos clados o resultado pode ser uma assimetria no conservatismo de nicho (Smith et al. 2012), com clados de origem tropical apresentando um nicho mais conservado do que clados de origem temperada. Assim sendo, espécies de origem tropical são mais restritas à ambientes quentes e

espécies de origem temperada são menos restritas a climas mais frios (Smith et al. 2012). Isto deve acontecer por causa da maior sazonalidade de temperatura da região temperada em relação a região tropical. A maior sazonalidade característica da região temperada é uma das possíveis causas do gradiente latitudinal de tamanho de distribuições geográficas, porque espécies adaptadas às regiões temperadas teriam uma maior amplitude climática de nicho que as permitiria expandir o tamanho de distribuição geográfica (Rapoport 1975).

Desta forma, a regra de Rapoport pode ser um fenômeno causado pelo conservatismo de nicho climático restrito a clados de origem temperada. Onde espécies de clados de origem temperada experimentam um maior sucesso em colonizar áreas dentro da região de origem do clado, e como consequência maiores tamanhos de distribuição geográfica ali, e um menor sucesso em colonizar áreas fora da região de origem, por causa disso um menor tamanho de distribuição geográfica fora de lá, como observado por Pyron & Burbrink (2009), em uma dinâmica pra dentro dos trópicos (Kennedy et al. 2014). Por outro lado, em grupos de origem tropical deveríamos esperar um padrão inverso à regra de Rapoport, com espécies tendo um maior tamanho de distribuição geográfica na região tropical, e um menor tamanho de distribuição geográfica em espécies que colonizaram a região subtropical se adaptando a condições mais frias, em uma dinâmica para fora dos trópicos (Jablonsky & Valentine 2006). Este processo de conservatismo de preferências climáticas de nicho pode ser uma resposta a afirmação de que a regra de Rapoport não seja um padrão geral, mas um processo local atuando apenas no hemisfério norte (Whitton et al. 2012) em latitudes acima de 40° (Rohde 1996) onde a sazonalidade é maior. Porém é interessante notar que nestas regiões temos apenas grupos de origem temperada, pois grupos de origem tropical normalmente não estendem seus ranges para além da latitude de 35°, onde se encontram apenas espécies de origem temperada (Baselga et al. 2012).

Contrastar padrões emergentes em diferentes níveis da hierarquia biológica tentando a identificar os processos ecológicos que estariam relacionados a diferenças entre níveis para alcançar uma compreensão mais profunda das causas do gradiente de diversidade (Stevens 2004) e outros aspectos de atributos ecológicos, tal como o tamanho de corpo e o tamanho de distribuição geográfica. Uma forma de fazer isto, é contrastando a resposta a uma condição entre dois clados, e tentando identificar atributos que poderiam estar relacionados a estas diferenças de resposta, está quebra de padrões em parte é

conhecida como “desconstrução” do padrão (Marquet et al. 2004). Uma maneira comum de desconstruir o padrão é pela comparação do padrão de riqueza obtido em espécies com tamanho de distribuições geográficas grandes e pequenas (e.g. Tello & Stevens 2010). Contudo, uma compreensão mais profunda de processos ecológicos deve surgir a partir de aspectos biológicos que atuam sobre os padrões ecológicos em nosso foco, e assim nós podemos refinar nossas previsões (Marquet et al. 2004). A maneira simples de fazer isto, é testando a diferença nas repostas a gradientes ambientais entre grupos de espécies com ecologia diferente (Hawkins & Diniz-Filho 2006) ou origens e evolução distintas (Kennedy et al. 2014).

Os morcegos do Novo Mundo compostos de dois principais clados que evoluirá na região a 50 milhões de anos atrás (Teeling et al. 2005). No entanto, estes dois clados têm uma origem distinta, com um clado originário de Gondwana na região Neotropical, a superfamília Noctilionoidea, e o outro originário de Laurásia possivelmente na região Neoártica, a superfamília Vespertilionoidea (Teeling et al. 2005). Por isso, morcegos Vespertilionoide um clado de origem temperada apresenta uma maior diversidade na região temperada (Stevens 2004) e devem apresentar preferência por estas condições mais frias em concordância com a hipótese de conservatismo biogeográfico (Pyron & Burbrink 2009). Além disso, este grupo é o grupo com maior sucesso em se dispersar entre todos os clados de morcegos e atualmente ocorrendo em quase todos os ambientes onde os morcegos são encontrados (e.g. Ruedi et al. 2013). Consequentemente, morcegos Vespertilionidae devem ter uma forma diferente de conservatismo de nicho, na qual os atributos que permitem a ampla tolerância climática dos ancestrais, como a migração e hibernação (Findley 1993), foram conservados e os possibilita colonizar novas áreas. Além disso, o efeito do clima altamente variável deve afetar mais fortemente no limite térmico frio do que no limite térmico quente (Gaston & Chown 1999).

Já os morcegos Noctilionoidea, representados principalmente pelos Phyllostomidae, sendo um clado de origem tropical, apresentam maior diversidade nesta região (Stevens 2004) e apresentam uma preferência por climas mais quentes de acordo com a hipótese do conservatismo de nicho tropical (Wiens & Donoghue 2004). Estes morcegos são um dos clado mais diversos de origem tropical, sendo que neste grupo espécies mais antigas possuem maior tamanho de distribuição geográfica que as espécies novas, ocupando maior proporção de área de seu nicho climático (Weber et al. 2014). Estes padrões podem ser vistos com um efeito do conservatismo de nicho tropical que

cria barreiras climáticas para a dispersão de espécies tropicais em direção a áreas temperadas, com apenas algumas espécies conseguindo evoluir seu nicho climático, permitindo-lhes expandir suas distribuições geográficas para áreas mais frias em regiões subtropicais (Villalobos et al. 2013).

Assim aqui nós prevemos que a ausência de padrão no tamanho de distribuições geográficas em morcegos do Novo Mundo deve ser devido a uma alta heterogeneidade histórica inserida neste nível, uma vez que este grupo é formado por três superfamílias de origem distinta, Noctilionoidea da região Neotropical, Vespertilionoidea da região Neártica e Emballonoroidea da região Afrotropical. Nós prevemos que no nível de superfamílias que Noctilionoidea devem apresentar um maior tamanho de distribuição geográfico em regiões tropicais ao contrário da regra de Rapoport, devido a preferência por clima tropical que impõem restrição à dispersão para áreas mais frias. Para a superfamília Vespertilionoidea nós prevemos que deve apresentar um padrão de aumento latitudinal de tamanho de distribuição de acordo com a regra de Rapoport, devido a adaptações a condições climáticas altamente sazonais herdadas dos ancestrais de origem na região Neártica que os capacita a maior dispersão e evolução do tamanho de distribuição sem uma grande restrição climática. O mesmo padrão deve ser observado no nível de famílias, com Phyllostomidae apresentando maiores tamanho da distribuição nas condições climáticas nas condições climáticas do ambiente tropical e Vespertilionidae apresentando maiores tamanho de distribuição nas condições climáticas de ambiente temperado.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Base de dados**

Nós construímos uma base de dados usando os mapas de distribuição disponibilizados na IUCN Red List, considerando as espécies válidas de acordo com a autoridade taxonômica (Simmons 2005), as relações filogenéticas foram consideradas usando a super-árvore de mamíferos (Fritz et al. 2009) com politomias resolvidas (Kuhn et al. 2011) e as variáveis climáticas usando a base de dados do WorldClim (Hijmans et al. 2005).

Foram selecionadas as áreas de distribuição continental dos mapas de distribuição das espécies para a construção da matriz de presença e ausência pela sobreposição do mapa de distribuição como uma grade amostral de 110 km (aproximadamente 1° no

Equador) usando uma projeção cilíndrica de área igual de Behrmann para evitar o efeito da área na estimativa das relações latitudinais (Budic et al. 2016). Para fazer isso, nós usamos a função *lets.presab()* do pacote *letsR* (Villela & Villalobos 2015), neste processo a presença foi considerada se alguma parte do mapa de distribuição se sobrepõem a célula da grade. Consideramos o tamanho da distribuição geográfica como a somatória das presenças de cada espécie na matriz de presença e ausência.

Como variáveis climáticas nós usamos a temperatura máxima (Bio5), a temperatura mínima (Bio6) e a amplitude térmica anual (Bio7), que é a diferença entre as duas primeiras. Cada uma destas variáveis foi resumida como a média em cada célula da grade. O atributo climático das espécies foi considerado como a maior temperatura máxima das presenças da espécie, a menor temperatura mínima das presenças da espécie e a maior amplitude térmica das presenças da espécie.

## **2.2 Análises de dados**

Usamos uma abordagem interespecífica, espécies como unidades amostrais, na qual o tamanho da distribuição geográfica é a variável resposta e a menor temperatura mínima, a maior temperatura máxima e a maior amplitude térmica da área de distribuição da espécie são as variáveis preditoras. Usamos modelos de quadrados mínimos generalizados filogenéticos (ppls) para considerar a não independência filogenética dos resíduos no pacote *caper* (Orme et al 2013). Os parâmetros delta e K forma mantidos fixos e o parâmetros lambda foi otimizado por busca de máxima verossimilhança, permitindo flexibilidade em resposta ao pressuposto de movimento Browniano de relações lineares entre a covariância interespecífica e o tempo de divergência entre espécies.

Para testar a hipótese histórica nós consideramos o arranjo das superfamílias e famílias de Yangochiroptera de acordo com Teeling et al. (2005) para fazer a desconstrução. Foram testadas as relações entre os atributos climáticos das espécies e o tamanho de distribuição geográfica para as superfamílias, os morcegos Noctilionoidea do Novo Mundo e os morcegos “Vespertilionoidea do Novo Mundo, afim de comparar as relações de evolução de tamanho de distribuição em resposta aos atributos climáticos como um efeito histórico relacionado ao conservatismo de nicho. As aspas (“”) são usadas para evidenciar que estes grupos não são clados quando considerados no Novo Mundo, ou são um grupo natural, mas sem considerar todos os táxons devido a distribuição em outras regiões biogeográficas não ser considerada aqui no caso dos morcegos da Superfamília Vespertilionoidea.

### 2.3 Modelo nulo

Aqui usamos um modelo nulo para criar uma expectativa nula da relação entre o tamanho de distribuição geográfica e o atributo climático dado o tamanho da área de distribuição da espécie e o padrão geográfico de diversidade do clado, usando um modelo de simulação de distribuições geográficas coesas seguindo o algoritmo de espalhamento de tinta (Jetz & Rahbek 2001) similar ao da função `rangemod.2d()` disponível no pacote `rangemodR` (Marathe 2016), que implementamos no programa R. Essa função altera a vizinhança acessível para colonização de quatro células (movimento da torre no xadrez) para nove células (movimento do rei no xadrez). Além disso, a colonização é sequencial sendo colonizada uma nova célula a cada roda em vez de todas as células da vizinhança. Modificamos também possibilidade da variável preditora ambiental, ou vetor de riqueza como utilizados por nós, em atuar independentemente no processo da primeira alocação (emulando a diversificação) e do processo de expansão da distribuição (emulando a colonização). Esta implementação para R é um algoritmo para explorar restrições geográficas no padrão geográfico de diversidade proposto por Colwell (2008) em duas dimensões, latitude e longitude. O algoritmo original proposto por Rahbeck et al. (2007) permite que a alocação da primeira célula do range e a expansão sejam guiadas por uma variável, como por exemplo a temperatura média da célula. Assim o algoritmo permite gerar um padrão geográfico de diversidade guiado por uma tendência no surgimento e na colonização das espécies. Porém o algoritmo mistura dois processos, a primeira alocação que imita o processo de surgimento de uma nova espécie no espaço, e o processo de expansão da distribuição geográfica que imita o processo de colonização de novas áreas por uma espécie recentemente surgida.

Desta forma, nos separamos os dois processos, da primeira alocação e da expansão da distribuição, permitindo que trabalhem independentemente. Aqui utilizamos o modelo nulo no qual apenas a primeira alocação é guiada pela riqueza proporcional de cada célula em relação ao somatório total da riqueza no domínio geográfico do clado. Assim, este modelo nulo tenta recuperar o padrão deixado pelo processo de diversificação dos clados que tem um forte componente histórico, por isso recupera um padrão de diversidade muito parecido com o gradiente de diversidade original. Nossas conclusões são baseadas apenas na comparação dos valores de relação observada usando `pgls` com a distribuição esperada a partir do modelo nulo, sempre usando teste bicaudal com 95% de intervalo de confiança.

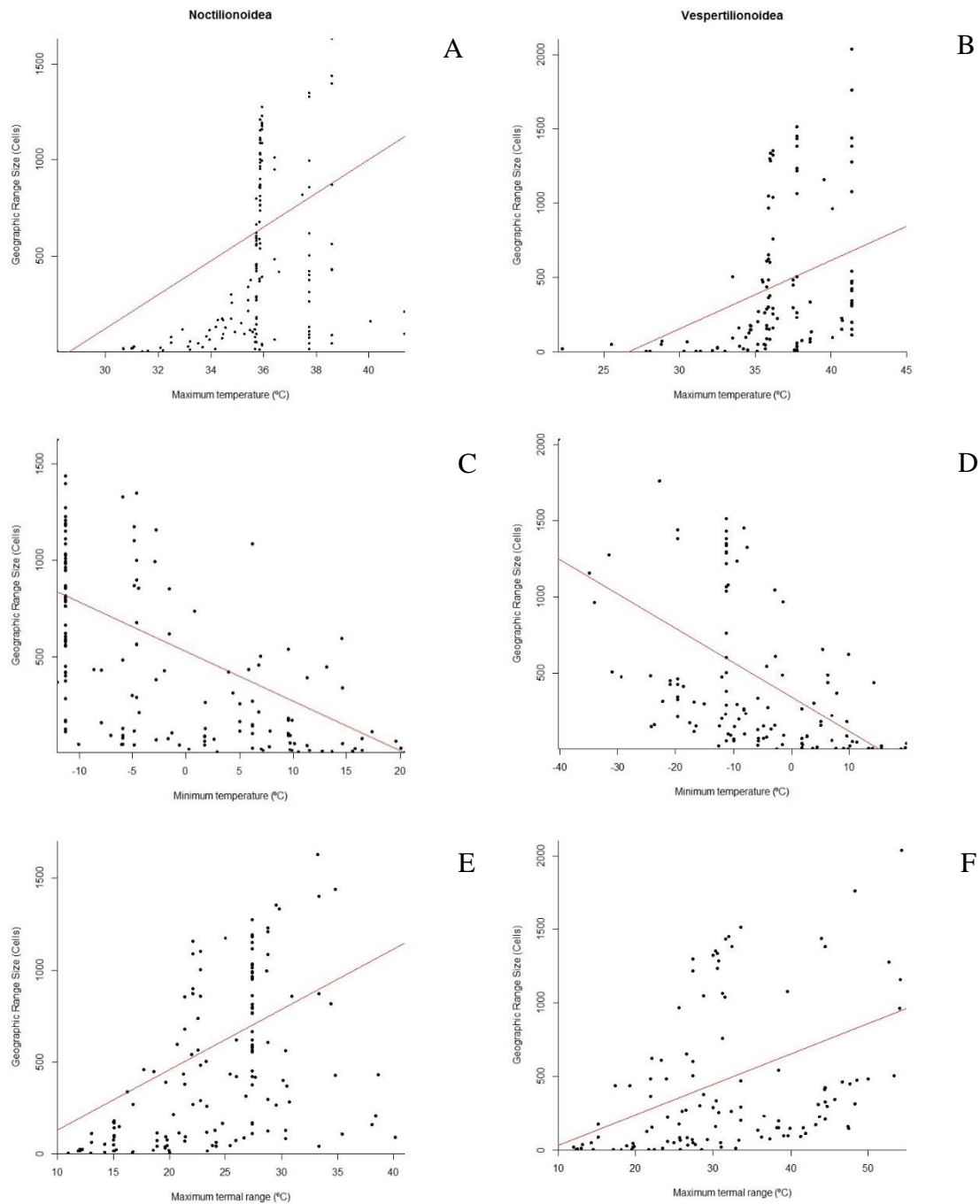
### 3 RESULTADOS

Nos encontramos que o tamanho de range é maior em espécies que suportam temperaturas mínimas mais frias, temperaturas máximas mais quentes e amplitude térmica maior quando usamos pgl's (tabela 1). Além disso, não encontramos grandes evidências de diferenças entre os grupos na intensidade da relação do tamanho de distribuição e o atributo climático visto que os intervalos de confiança se sobrepõem. Mesmo assim, é possível notar que temperatura máxima e a amplitude térmica tende a ter um maior efeito nos morcegos Noctilionoidea do que nos morcegos Vespertilionoidea. Ainda podemos notar que os valores de Lambda são menores em Noctilionoidea do que em Vespertilionoidea, indicando que a relação entre o tamanho de distribuição e o atributo climático é mais conservada em morcegos tropicais.

**TABELA 1.** Efeito do atributo climático de nicho no tamanho de distribuição geográfica das espécies

Modelo	Lambda	Estimativa	IC	P
Range Size Noc ~ Temp Min	0,422	-25,7	20,2 – 31,2	<0,001
Range Size Vesp ~ Temp Min	0,247	-22,6	16,7 – 28,5	<0,001
Range Size Noc ~ Temp Max	0,491	87,8	55,5 – 120,1	<0,001
Range Size Vesp ~ Temp Max	0,071	45,8	26,6 – 66,0	<0,001
Range Size Noc ~ Range Temp	0,516	32,8	23,8 – 41,8	<0,001
Range Size Vesp ~ Range Temp	0,207	20,7	13,0 – 28,3	<0,001

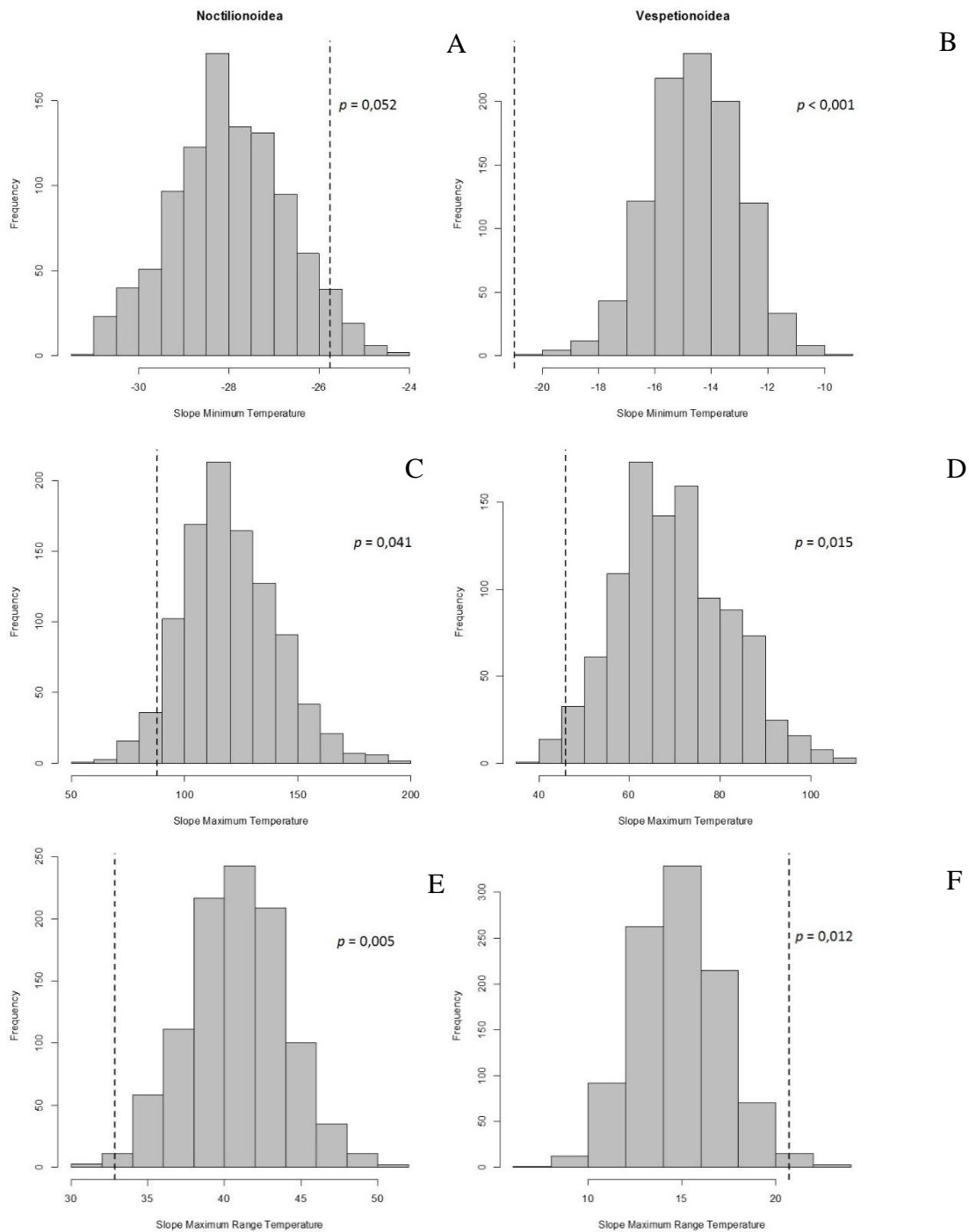
A temperatura mínima teve um efeito negativo no tamanho da distribuição geográfica, com um aumento do tamanho da distribuição com a diminuição da temperatura mínima suportada pela espécie, em ambos os clados (figura 1). A temperatura máxima teve um efeito positivo no tamanho da distribuição geográfica, com um aumento do tamanho da distribuição com o aumento da temperatura máxima em ambos os clados, porém o efeito foi maior nos morcegos Noctilionoidea (figura 1). A amplitude térmica teve um efeito positivo no tamanho da distribuição geográfica, com um aumento da distribuição geográfica com a diminuição da amplitude térmica, em ambos os clados (figura 1).



**FIGURA 1.** Relação entre o tamanho da distribuição geográfica e o atributo climático de nicho de temperatura máxima (a e B) temperatura mínima (C e D) e amplitude térmica máxima (E e F) para os morcegos Noctilionoidea (à esquerda) e para os morcegos Vespertilionoidea (à direita).

O uso do modelo nulo indica que os grupos respondem de forma bastante diferente na relação entre o tamanho distribuição geográfica e o atributo climático de nicho. Nos morcegos Noctilionoidea tendem a aumentar menos o tamanho da distribuição com a

diminuição da temperatura mínima do que esperado pelo modelo nulo, mas não diferem do acaso (figura 3 A). Já os morcegos Vespertilionoidea apresentam um aumento no tamanho da distribuição geográfica com a diminuição na temperatura mínima do seria esperado ao acaso (figura 3 B).



**FIGURA 3.** A distribuição de densidade de probabilidade das inclinações da relação entre o atributo climático de nicho de maior temperatura máxima (A e B), menor temperatura mínima (C e D) e amplitude térmica anual máxima (E e F) da área de ocorrência da espécie em relação ao tamanho da distribuição geográfica das espécies, para Noctilionoidea (esquerda) e Vespertilionoidea (direita). A linha tracejada vertical indica a relação estimada usando pgl's, e o valor da probabilidade de encontrar uma relação com um efeito tão grande quanto o observado a partir de resultados do modelo nulo.

O aumento de tamanho da distribuição geográfica com o aumento temperatura máxima nos morcegos Noctilionoidea foi menor do que esperado pelo modelo nulo, mas não diferente do esperado ao acaso (figura 3 C). Já nos morcegos Vespertilionoidea o aumento da temperatura causa um aumento de tamanho de distribuição geográfica muito menor do que esperado (figura 3 D). Ou seja, espécies com tamanho de distribuição maiores tende a estar localizadas em condições com menores temperatura máximas.

Já o aumento do tamanho da distribuição geográfica com o aumento da amplitude térmica máxima foi menor do que esperado em morcegos Noctilionoidea (figura 3 E), indicando que as espécies com maior tamanho de distribuição geográfica tendem a ocuparem áreas com menor amplitude térmica. Nos Vespertilionoidea o aumento do tamanho da distribuição geográfica com o aumento da amplitude térmica máxima foi muito maior do que esperado (figura 3 F), indicando que as espécies com maior tamanho de ranges tendem a ocuparem áreas com maior amplitude térmica. Assim ambos os grupos tendem a ter distribuições geográficas mais amplas em condições climáticas mais parecidas com as condições climáticas de nicho dos ancestrais, mostrando que os grupos respondem de forma diferente na expansão das distribuições geográficas como efeito do atributo climático que seguem a preferência climática ancestral.

#### **4 DISCUSSÃO**

Apesar das tendências similares de evolução correlacionada do tamanho de ranges em função dos atributos climáticos observada usando pgl's, com grande sobreposição nos intervalos de confiança, as tendências evolutivas nessas relações parecem ser em alguns aspectos distintas. Por exemplo, o parâmetro lambda em todos os testes com os morcegos Noctilionoidea foi maior do que nos Vespertilionoidea, indicando que a relação entre o atributo climático e o tamanho da distribuição evoluem de forma mais lábil nos morcegos de origem temperada do que nos morcegos de origem tropical, o que indica uma assimetria no conservatismo de nicho entre grupos de origem Neotropical e do Neártico (Smith et al. 2012), relacionada uma evolução do nicho climático não estacionária entre clados de morcegos com histórica biogeográfica distintas (Peixoto et al. 2017), como o caso de Noctilionoidea e Vespertilionoidea. As estimativas dos efeitos dos atributos climático no tamanho de distribuição geográfica foi sempre maior nos morcegos Noctilionoidea do que nos morcegos Vespertilionoidea, indicando que morcegos tropicais

são mais influenciados pelos efeitos do clima, em concordância com uma maior intensidade no conservatismo de nicho em grupo tropicais (Smith et al. 2012).

A similaridade entre os grupos de origem distintas nos resultados obtidos usando pgl's pode indicar uma grande tendência a falha nas análises ao explorar padrões geográficos no tamanho de distribuição geográfica em relação aos gradientes climáticos, como acontece quando se explora o efeito latitudinal (Diniz-Filho & Torres 2002). Isso acontece devido à uma grande correspondência entre o gradiente climático e a latitude, indicando que a dualidade nicho, que é correspondência recíproca entre o nicho e o espaço (Colwell & Rangel 2009), faça com que os efeitos do atributo climático de nicho das espécies sejam altamente correlacionados com a geografia. Assim os testes de efeitos das hipóteses de variabilidade climática (Stevens 1989) devam ser sempre feitos usando modelos nulos. O que já havia sido mostrado em relação aos efeitos do indicativo latitudinal (Lyons & Willing 1997), mesmo usando análises que consideram as relações filogenéticas (Diniz-Filho & Torres 2002) pois existe uma autocorrelação espacial nos atributos que o pgl's não consegue tratar. O mesmo deve acontecer com os modelos espaciais, que não conseguem corrigir os efeitos filogenéticos estruturados no espaço. Por isso, as relações dos tamanhos de distribuição usando a latitude, ou o clima, devem ser interpretadas relativamente à relação esperada vinda dos modelos nulo.

Os efeitos dos atributos climáticos de nicho são concordantes com a hipótese de variabilidade climática (Stevens 1989) como determinantes de um efeito de Rapoport das repostas do tamanho de distribuição aos limites climáticos e a amplitude térmica, com espécies com maiores tamanhos de distribuição geográfica em áreas com temperaturas máxima mais quentes, temperaturas mínimas mais frias e amplitude térmica maior. Nossos resultados reforçam a importância de considerar a regra de Rapoport e a hipótese de variabilidade climática (Stevens 1989) para entender melhor os padrões geográficos no tamanho de distribuição geográfica. Além disso, mostramos que diferentes abordagens usando pgl's e modelos nulos para testar variáveis ambientais (em vez de apenas latitude) podem fornecer informações interessantes sobre o padrão latitudinal de tamanho de distribuição.

Nossos resultados também destacam e permitem compreender a origem conceitual dos debates anteriores sobre a validade da regra de Rapoport (e.g. Colwell & Hurtt 1994; Rohde 1996; Gaston et al. 1998, Gaston & Chown 1999). O que mostramos é que a espírito de Rapoport (Lyons & Willing 1997), ou o efeito de Rapoport (sensu Diniz-Filho

& Torres 2002), são restritos aos morcegos Vespertilionoidea, em concordância com o padrão observado em morcegos do Novo Mundo por Lyons & Willing (1997), e com a observação de efeito Rapoport em grupo de origem temperada (Pyron & Burbrink 2009).

Para os morcegos Noctilionoidea observados um efeito de Rapoport inverso, com as espécies tendo maiores tamanhos de distribuições geográficas em áreas menos sazonais, que se localizam nos trópicos, ao contrário do observado por Lyons & Willing (1997) considerando todas as espécies de morcegos do Novo Mundo. Assim, o efeito de Rapoport observado por tais autores em morcegos do Novo Mundo parece ser resultado da resposta dos morcegos Vespertilionoidea que seguem a Regra de Rapoport, uma vez que os morcegos Noctilionoidea apresentam um gradiente inverso à regra de Rapoport. Além de um maior tamanho de distribuição geográfica nos trópicos, os morcegos Noctilionoidea também apresentam uma maior diversidade em regiões com clima menos sazonal do trópico. Mostrando que o aumento do tamanho da distribuição está relacionado a uma maior diversidade, enfatizando que a regra de Rapoport não é uma causa primária do gradiente latitudinal de diversidade (Taylor & Gaines 1999).

A observação de efeito Rapoport em grupo de origem temperada, que por consequência apresentam maior diversidade na região temperada como observado por Pyron & Burbrink (2009), não é causa do aumento da diversidade nos trópicos. Pois apenas o aumento do tamanho da área de distribuição nas regiões temperadas levaria a existência de um gradiente de diversidade reverso com um pico nas altas latitudes (Taylor & Gaines 1999) baseado em simulações matemáticas, ou em dados reais (Kerr 2004). No entanto, o pico de diversidade dos Vespertilionoidea não ocorre em altas latitudes, mas em latitudes intermediárias na região subtropical (Willig & Selcer 1989, Patten 2004), ao passo que o tamanho de range aumenta até o limite norte da distribuição do clado.

Assim, o gradiente latitudinal de diversidade não deve ser gerado somente pelo efeito da evolução dos tamanhos de distribuição geográfica, mas em grande parte relacionados a diferenças dinâmicas de diversificação ao longo da latitude (Wiens & Donoghue 2004; Stevens 2006; Buckley et al. 2010), e o gradiente latitudinal de tamanho de distribuição tem sido associada a um efeito de extinções de espécies com distribuição restrita na região temperada causadas pelo aumento da sazonalidade climática em períodos mais frios (Veter et al. 2013). Uma maior diversidade fora dos trópicos em grupos de origem temperada pode ser resultado de uma especialização das espécies a regimes de tolerância climática temperada que permite as espécies temperadas se

dispersarem em longa distância entre ambientes com clima similares (Smith et al. 2005), o que pode explicar em parte a ampla distribuição entre continentes dos morcegos Vespertilionoidea, ao mesmo tempo que pode ser a causa da baixa diversidade deste grupo na região Neotropical.

A regra de Rapoport quase não tem sido discutida como resultado de um processo histórico dos clados. Porém, assim como o gradiente latitudinal de diversidade de espécies, o gradiente latitudinal de tamanho de distribuição geográfica pode ser resultado de um processo histórico da hipótese de conservatismo biogeográfico (Pyron & Burbrink 2009). Como uma consequência da hipótese de conservantismo biogeográfico, ou conservatismo filogenético de nicho entre grupos tropicais e temperados, é uma tendência das espécies a ter uma especialização para os regimes climáticos ancestrais e ter maior capacidade de expandir distribuição nesta condição (e.g. Smith et al. 2005), por isso além de uma maior diversidade nas regiões com condição climática mais próxima dos ancestral deveriam apresentar também uma tendência ao maior tamanho de distribuição. Por isso deveríamos esperar que em grupos de origem temperada tenhamos um pico de diversidade na região temperada e também um maior tamanho de distribuição no temperado (regra de Rapoport) como observado por Pyron & Burbrink (2009). Ao passo que em grupo de origem tropical deveríamos esperar um pico de diversidade de espécies no trópico, combinada com um maior tamanho de distribuição no trópico (inverso da regra de Rapoport).

Baseado na tendência das espécies de expandirem seus ranges em condições mais parecidas com a dos ancestrais (Smith et al. 2005) podemos pensar no surgimento dos gradientes de tamanho de distribuição de duas formas. Considerando as espécies de um clado de origem temperada deveríamos questionar se as espécies que dispersaram e especiaram nos trópicos têm um menor tamanho de distribuição geográfica do que seus ancestrais no temperado, e quais as causas de tal padrão. Considerando as espécies de um clado de origem tropical deveríamos questionar se as espécies que dispersaram e especiaram na região temperada têm tamanho de distribuição menores do que os ancestrais nos trópicos. Estes dois caminhos nos permitem pensar mais claramente sobre os processos que geraram o gradiente latitudinal de tamanho de distribuição, e também os gradientes de diversidade. Os nossos resultados a partir de modelos nulos indicam que os dois grupos apresentaram tendências contrárias na relação entre o tamanho de distribuição geográfica e o atributo climático de nicho, com o grupo de origem temperada

seguindo um efeito de Rapoport enquanto o grupo tropical seguiu um efeito contrário a regra de Rapoport. E estes padrões contrários são aparentemente resultados de um mesmo processo, o conservatismo da preferência de nicho climático do ancestral (Pyron & Burbrink 2009). Assim, analisar as respostas do tamanho de distribuição em relação aos gradientes climáticos existentes na região, onde a inexistência de regra da Rapoport não implica na ausência dos mecanismos da hipótese de variabilidade climática subjacente na determinação do gradiente de tamanho de distribuição, por isso devemos pensar mais claramente nos processos ecológicos por trás dos gradientes geográficos de tamanho de distribuição (Pintor et al. 2015).

Espécies de origem temperada colonizam os trópicos mais do que o contrário, por isso grupos de origem temperada contribuem mais para diversidade dos trópicos, do que grupos de origem tropical para a diversidade da região temperada, combinada com a maior taxa de extinção no temperado que mantém a baixa diversidade na região temperada e acentuam gradiente latitudinal (Pyron 2014). A maior taxa de extinção na região temperada também tende a selecionar espécies com maiores tamanhos de distribuição nesta região (Veter et al. 2013), sendo responsável pela regra de Rapoport. Como consequência deste processo, as espécies de um clado de origem temperada que invadem os trópicos tem menor tamanho de range, o que aumenta a diversidade regional e a diversidade beta nos trópicos. Por outro lado, as espécies tropicais têm maior dificuldade de invadir a região temperada devido a assimetria no conservatismo de nicho (Smith et al. 2012), que é mais forte em grupos tropicais. Assim, as diversidades de espécies de grupos de origem tropical pouco ou nada contribui para a diversidade no temperado, mas a tendência de diminuição dos tamanhos de ranges com o aumento da variabilidade climática na região subtropical faz com que grupo tropicais aumentem a diversidade gama e beta nessa região. Assim, ao menos em parte a assimetria no conservatismo de nicho entre grupos de origem temperada e tropical, combinado com efeito Rapoport resultado do conservatismo da preferência de nicho climática ancestral é um fator que acentua a diferença entre diversidade entre o trópico e o temperado. Além disso, os gradientes de beta diversidade em áreas mais distantes da condição climática ancestral podendo causar aumento de beta diversidade em regiões distantes vindos de grupos com história biogeográfica diferente quando se trata de grupos com grande heterogeneidade filogenética como morcegos no novo mundo.

## **5 CONCLUSÃO**

A partir dos nossos resultados podemos concluir que a relação entre a variabilidade climática e o tamanho de distribuição geográfica são altamente dependentes da dualidade entre o espaço climático e o espaço geográfico. Que o uso de modelos nulos é capaz de distinguir as tendências evolutivas distintas apesar desta dualidade, evidenciando a preferência das espécies de ocuparem e expandirem suas distribuições em determinadas condições. Mostramos que a expansão preferencial da distribuição está relacionada à condição climática dos ancestrais, indicando um conservatismo filogenético de nicho distintos entre clados, que é explicado pela história biogeográfica da origem e diversificação dos clados. Concluimos assim, que a regra de Rapoport através da hipótese de variabilidade climática é uma tendência observada em grupos de origem temperada, e que em grupos de origem tropical esperaríamos encontrar um gradiente inverso de tamanho de distribuição, se o conservatismo filogenético de nicho climático estiver atuando. E que a existência de efeito da Rapoport em grupos de origem temperada que conseguem colonizar os trópicos podem ser uma das causas de aumentos de diversidade regional, combinada com um aumento de diversidade beta nos trópicos. Assim, ao explorar padrões geográficos de tamanho de distribuição devemos considerar a origem históricas dos clados evitando a misturar de processos distintos que podem confundir os padrões. O mesmo deve valer para padrões geográficos de biodiversidade, como o tamanho de corpo, o padrão de diversidade ou de endemismo.

## **AGRADECIMENTOS**

Eu agradeço a Lucas Jardim pelas discussões de padrões nas primeiras análises que evoluíram para o desenvolvimento deste manuscrito, e num segundo momento nos raciocínios iniciais sobre o uso de modelos nulos usado. Agradeço ao professor Thiago Rangel pela sua atenção e disponibilidade em esclarecer algumas questões relacionadas ao uso de regressões krigadas e modelos nulos. Agradeço ao professor José Alexandre por me encorajar nos avanços em cada paço deste trabalho e pela sua disponibilidade para conversas. Agradeço ao meu orientador Fabricio Villalobos pela liberdade de trabalhar nestas ideias e suas importantes críticas que me fizeram pensar além. Agradeço ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução pela oportunidade e à CAPES pela bolsa de estudos. Agradeço ao pessoal da república pelo grande aprendizado para a vida, e especialmente a Jesus Pinto-Ledezma pelos bons conselhos para vida acadêmica.

## REFERÊNCIAS

- Addo-Bedaiko, A., Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 739–745.
- Arita, H.T. & Vázquez-Dominguez, E. (2008) The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecology Letters* 11, 653–663.
- Baselga, A., Gómes-Rodríguez C., Lobo, (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *Plos ONE* 7: e32341.
- Buckley, I.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R., Wiens, J.J. (2010) Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2131-2138.
- Budic, L., Didenko, G. & Dormann, C.F. (2016) Squares of different sizes: effect of geographical projection on model parameter estimates in species distribution modeling. *Ecology and Evolution* 6, 202–211.
- Colwell, R.K. & Hurtt, G.C. (1994) Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *The American Naturalist* 144, 570–595.
- Cowell, R.K. (2008). RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domains effect) along transects. *Ecography* 31, 4-7.
- Colwell, R.K., Rangel, T.F. (2009). Hutchinson's Duality The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Science* 106: 19651-19658.
- Diniz-Filho, J.A.F., Tôrres, N.M. (2002). Rapoport Effect in South American Carnivora (Mammalia): null models under geometric and phylogenetic constraints. *Brazilian Journal of Biology* 62: 437-444.
- Findley, J.S. (1993) *Bats: A Community Perspective*, 167pp. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Fritz, S.A., Bininda- Emonds, O.R.P., Purvis, A. (2009) Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology letters*, 12, 538–549.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (1996) Conservation Implications of Geographic Range Size-Body Size Relationships. *Conservation Biology* 10, 638–646.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Spicer, J.I. (1998) Rapoport's rule: time to an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 70-74.
- Gaston, K.J., Chown, S.L. (1999) Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos* 84: 309-312.
- Gaston, K.J. & Chown, S.L. (1999) Elevation and Climatic Tolerance: A Test Using Dung Beetles. *Oikos* 86, 584–590.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. (1996) Null models in ecology.
- Gotelli, N.J. (2006) Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography* 29, 793–800.
- Hawkins, B.A. & Diniz-Filho, J.A.F. (2006) Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography* 15, 461-469.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. (2006) Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314, 102–106.
- Jetz, W. & Rahbek, C. (2001) Geometric constraints explain much of species richness pattern in African birds. *Proceeding of National Academy of Science of United States of America* 98, 5661–5666.
- Kuhn, T.S., Mooers, A.O., Thomas, G.H. (2011) A simple polytomy resolver for dated phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 427-436.

- Kennedy, J.D., Wang, Z., Weir, J.T., Rahbek, C., Fjeldsa, J., Price, T.D. (2014). Into and out of the tropics of the latitudinal gradient among New World passerine birds. *Journal of Biogeography* 41: 1746-1757.
- Kerr, J.T., (2004) Weak links: “Rapoport’s rule’ and large-scale species richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 8: 47-54.
- Laube, I., Korntheuer, H, Schwager, M., Trautmann, S., Rahbek, C. & Bohning-Gaese, K. (2013) Towards a more mechanistic understanding of traits and range sizes. *Global Ecology and Biogeography* 22, 233–241.
- Lester, S.E., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D. & Kinlan, B.P. (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 10, 745–758.
- Lyons, S.K. & Willig, M.R. (1997) Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos* 79, 568–580.
- Marathe, A. (2016) Package “rangemodelR”. <https://cran.r-project.org/web/packages/rangemodelR/rangemodelR.pdf>
- Marquet, P.A., Fernández, M., Navarrete, S.A. Valdovinos, C. (2004) Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature. Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*, 191–209.
- Olalla-Tárraga, M.Á., González-Suárez, M., Bernardo-Madrid, R., Revilla, E. & Villalobos, F. (2017) Contrasting evidence of phylogenetic niche conservatism in mammals worldwide. *Journal of Biogeography* 44, 99–110.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G, Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., Pearse, W. (2013) The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version 5.2* (2013): 1-36.
- Pagel, M.D., May, R.M. & Collie, A.R. (1991) Ecological Aspects of the Geographical Distribution and Diversity of Mammalian Species. *The American Naturalist* 137, 791–815.
- Patten, M.A. (2004). Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography* 31: 975-985.

- Peixoto, F. P., Villalobos, F., & Cianciaruso, M. V. (2017). Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography*, 26(9), 1055-1065.
- Pintor, A.F.V., Schwarzopf, L., Krockengerger, A.K. (2015). Rapoport Rule Do climatic Variability gradient shape range extent? *Ecological Monographs* 85: 643-659.
- Pither, J. (2002) Climate tolerance and interspecific variation in geographic range size. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 475-481.
- Pyron, R.A. & Burbrink, F.T. (2009) Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography* 18, 406–415.
- Pyron, R.A. (2014). Temperate Extinction in Squamate reptiles and the roots of latitudinal diversity gradient. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1126-1134.
- Rahbeck, C., Gotelli, N.J., Colwell, R.K., Entsminger, G.L., Rangel, T.F.L.V.B., Graves, G.R. (2007) Predicting continental-scale patterns of birds species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 165-174.
- Rapoport, E.H. (1975) *Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies*. pp 214. Fondo de Cultura Económica – México.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65, 514-527.
- Rohde, K. (1996) Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3, 10–13.
- Ruedi, M., Stadelmann, D., Gager, Y., Douzery, E.J.P., Francis, C.M., Lin, L., Guillén-Servent, A., Cibois, A. (2013). Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 437-449.
- Simmons, N. (2005) Order chiroptera. *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 312-529.
- Slatyer, R.A., Hirst, M., Sexton, J.P. (2013) Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters* 16:1104-1114.

- Smith, S.A., Stephens, P.R., Wiens, J.J. (2005) Replicate Patterns of species richness, historical biogeography and phylogeny in holartic treefrogs. *Evolution* 59:2433-2450.
- Smith, B.T., Bryson, R.W., Houston, D.D & Klicka, J. (2012). Na asymmetric in niche conservatism to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. *Ecology Letters* 15, 1318–1325.
- Stevens, G.C. (1989) The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist* 133, 240–256.
- Stevens, R.D. (2004) Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31, 665–674.
- Stevens, R.D. (2006) Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2283-2289.
- Swaegers, J., Mergeay, J., Therry, L., Bonte, D., Larmuseau, M.H.D., Stoks, R. (2014) Unravelling the effects of contemporary and historical range expansion on the distribution of genetic diversity in the damselfly *Coenagrion scitulum*. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 748-759.
- Taylor, P.H. & Gaines, S.D. (1999) Can Rapoport's Rule Be Rescued? Modeling Causes of Latitudinal Gradient in Species Richness. *Ecology* 80, 2474-2482.
- Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S.J., Murphy, W.J. (2005) A molecular phylogeny of bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
- Tello, J.S., Stevens, R.D. (2010) Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography* 33: 796-808.
- Tello, J.S., Stevens, R.D. (2012) Can stochastic geographical evolution re-create macroecological richness-environment correlations? *Global Ecology and Biogeography* 21: 212-223.
- Veter, N.M., DeSantis, L.R.G., Yann, L.T., Donohue, S.L., Haupt, R.J., Corapi, S.E., Fathel, S.L., Gootee, E.K., Loffredo, L.F., Romer, J.L., Velkovsky, S.M. (2013)

- Is Rapoport's rule a recent phenomenon? A deep time perspective on potential causal mechanisms. *Biology Letters* 9: 20130398.
- Vilela, B., Villalobos, F. (2015) letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1229-1234.
- Villalobos, F., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Arita, H.T. (2014) Co-diversity and co-distribution in phyllostomid bats: Evaluating the relative roles of climate and niche conservatism. *Basic and Applied Ecology* 15: 85-91.
- Villalobos, F., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. (2013) Phylogenetic Fields of species: cross-species patterns of phylogenetic and geographical coexistence. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20122570.
- Weber, M.M., Stevens, R.D., Lorini, M.L., Grelle, C.E.V. (2014) Have old species reached most environmentally suitable areas? A case study with South American phyllostomid bats. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1177-1185.
- Whitton, F.J.S., Purvis, A., Orme, C.D.L. & Olalla-Tárraga, M.Á. (2012) Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule? *Global Ecology and Biogeography* 21, 179–190.
- Wiens, J.J. (2004) Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. *Evolution* 58, 193–197.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19, 639–644.
- Willig, M.R., Selcer, K.W. (1989). Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography* 16: 189-195.
- Willig, M.R., Patterson, B.D., Stevens, R.D., (2003) Patterns of range size, richness, body size in the chiroptera. *Bat Ecology*, 580-621.

## Material Suplementar

Versão customizada da função *rangemod.2d()* do pacote **rangemodelR** ():

```
#install.packages("rangemodelR")
#library(rangemodelR)
Myrangemod.2d <- function(spmat, shp, field, nb, rsize = c("observed", "unif"), var =
NULL, reps, degen = FALSE, first = FALSE, byVar = FALSE){ #versao customizada
com adicao do parametro "byVar"
  if (!requireNamespace("maptools", quietly = TRUE)) {
    stop("'maptools' is needed for this function to work. Please install it.",
      call. = FALSE)
  }
  if (any(!(shp@data[, field] %in% rownames(spmat)))) {
    stop("all unique ids in 'shp' should appear in 'spmat'")
  }
  if (!is.na(nb) && !length(nb) == nrow(spmat)) {
    stop("length of 'nb' should be same as number of sites: ",
      length(nb), " and ", nrow(spmat))
  }
  if (!is.null(var) && !length(var) == nrow(spmat)) {
    stop("'var' should be of same length as number of sites: ",
      length(var), "and", nrow(spmat), ".")
  }
  if (is.vector(rsize, mode = "numeric") && !length(rsize) == ncol(spmat)) {
    stop("rsize should be of same length as number of species: ",
      length(rsize), " and ", ncol(spmat))
  }
  if (is.null(rownames(spmat))) { #testa se a PAM nao tem row names e nomeia com
numero da linha de 1 a ou numero de linhas
    warning("No rownames for 'spmat', setting rownames as 1:nrow(spmat)")
    rownames(spmat) <- 1:nrow(spmat)
  }
  spmat[spmat > 0] <- 1 # transforma qualquer abundancia maior do que zero em presenca
  spmat <- as.matrix(spmat) #transforma o objeto em uma matriz
  keep <- which(colSums(spmat) > 0) #anota QUAIS especies tem pelo menos uma
presenca
  spmat <- as.matrix(spmat[, keep]) # recorta a matrix apenas para celulas com presencas
  if (is.vector(rsize, mode = "numeric")) {#testa se o range size e um vetor numerico
    range.size <- rsize[keep] #coloca o range size apenas das especies com presenca
  }
}
```

```

else {
  rsize <- match.arg(rsize)
  range.size <- switch(rsize, observed = {
    colSums(spmat)
  }, unif = {
    sample( 1:nrow(spmat), ncol(spmat), replace = T)#sortei ranges sizes com uma
distribuicao uniforme dentro do intervalo possivel (1:nrow(PAM))
  })
}
mat.temp <- as.matrix(spmat)#cria uma matriz temporaria a partir da matriz original
mat.out <- matrix(nrow = nrow(spmat), ncol = reps, dimnames = list(rownames(spmat),
1:reps)) #cria uma matriz com numero de linha da PAM e numero de colunas das
Repeticoes
uid <- shp@data[, field] #cria um vetor com os ids das celulas
degen.mats <- list()#cria uma lista vazia para as matrizes degeneradas
for (i in 1:reps) {
  mat.temp[which(mat.temp > 0)] <- 0 #apaga as presencas na matriz temporaria
  #temp.vecAll <- numeric(0)
  for (j in 1:length(range.size)) {
    #temp.vec1 <- random.range(range.size = range.size[j], uid = uid, nb = nb, var = var,
first = first) #chama a funcao random.range (original)
    temp.vec1 <- My.random.range(range.size = range.size[j], uid = uid, nb = nb, var =
var, first = first, byVar = byVar) #chama a funcao random.range(modificado)
    #temp.vecAll <- c(temp.vecAll,temp.vec1) #guarda as celulas ja ocupada pelas
especies ja aleatorizas
    mat.temp[which(rownames(mat.temp) %in% as.character(temp.vec1)), j] <- 1 #
atribui 1s aas linhas da especie que foram selecionadas no tem.vec1
  }
  mat.out[, i] <- rowSums(mat.temp) # soma riqueza nas celulas
  if (degen == TRUE) {#se matrizes degenerados for TRUE
    degen.mats[[i]] <- mat.temp #guarda a matriz em uma lista na posicao refere aa
rodada de aleatoricao
  }
}
out.df <- data.frame(mod.rich = apply(mat.out, 1, mean), #aplica a media nas linhas
(dimensao 1) da mat.out
  mod.sd = apply(mat.out, 1, stats::sd), #aplica o desvio padrao nas linhas
(dimensao 1) da mat.out
  q2.5 = apply(mat.out, 1, stats::quantile, probs = 0.025),#aplica o quatil de
2.5% nas linhas (dimensao 1) da mat.out
  q95.5 = apply(mat.out, 1, stats::quantile, probs = 0.975))#aplica o quatil de
97.5% nas linhas (dimensao 1) da mat.out
#cria um data.frame de out put

```

```
shp@data <- data.frame(shp@data, out.df) #associa o dataframe aos dados de entrada
que estavam no dataframe dos poligonos da matriz de presenca e ausencia
if (degen == TRUE) {#Se matrizes degeneradas for TRUE
  outlist <- list(out.df = out.df, out.shp = shp, degenerate.matrices = degen.mats) #junta
na lista de output tres objetos, o dataframe com estatistica, os shapes e as e lista de
matrizes degeneradas
}
else {#Se matrizes degeneradas for FALSE
  outlist <- list(out.df = out.df, out.shp = shp)#junta na lista de output dois objetos, o
dataframe com estatistica e os shapes
}
return(outlist)#retorna a matriz de output
}
```

## CONCLUSÃO GERAL

Nessa tese exploramos como uma abordagem filogenética da macroecologia pode aprofundar a compreensão dos padrões geográficos de diversidade, endemismo e da evolução do tamanho de distribuição geográficas.

No primeiro capítulo avaliamos o efeito das escalas espaciais nos gradientes de diversidade taxonômica, filogenética e funcional observados em macroescala. Em escalas menores as diversidades filogenética e funcional são moldadas por processos locais relacionados a altitude, que determina um ganho de diversidade na região tropical da cordilheira dos Andes. Enquanto a diversidade de espécies responde a um efeito climático regional, que determina a perda de espécies em áreas com temperatura mais sazonal. Já em escalas maiores, a diversidade de espécies, a diversidade filogenética e a diversidade funcional são moldadas pelo processo climático regional, principalmente relacionado à sazonalidade da temperatura, que determina uma perda de espécies em áreas mais sazonais. Desta forma, o gradiente latitudinal de diversidade observado em grande escala é moldado mais pelo processo de perda de espécies determinado pela sazonalidade da temperatura em áreas subtropicais. Sendo a diversidade beta importante apenas para o aumento da diversidade filogenética e funcional da região tropical dos Andes.

No segundo capítulo avaliamos o efeito da estabilidade climática no padrão de endemismo filogenético, na idade das áreas de endemismo e delimitamos áreas de neo-endemismo, paleo-endemismo, super-endemismo e áreas de endemismo misto. A estabilidade do clima no passado se mostrou determinante no padrão de profundidade de endemismo filogenético, com áreas mais estáveis quanto a temperatura máxima e a precipitação, apresentando maior profundidade de endemismo. A estabilidade do clima também foi importante na determinação do gradiente de idade das áreas de endemismo, com áreas mais estáveis tendendo a ser áreas de paleo-endemismo. Áreas de neo-endemismo também estão em áreas climaticamente estáveis, situadas em regiões instáveis. Já áreas de super-endemismo estão concentradas nas ilhas do Caribe, uma região climaticamente estável com maior isolamento entre as áreas.

No terceiro capítulo avaliamos a influência da origem histórica dos clados no efeito de Rapoport testando a hipótese de variabilidade climática. Clados de origem distintas apresentam tendências distintas no padrão de evolução do tamanho de distribuição geográfica em relação a variabilidade climática. Onde o clado de origem tropical apresentou tendência a expandir o tamanho de distribuição para áreas menos

sazonais. Já o clado de origem temperada apresentou uma tendência de expansão das distribuições geográficas para áreas mais frias e sazonais. Assim, em ambos os cladogramas as espécies de maior tamanho de distribuição tendem a ocorrer em áreas mais próximas da condição ancestral, evidenciando uma tendência de conservatismo filogenético de nicho climático que determina efeito de Rapoport distinto.

Por fim, pudemos demonstrar como as marcas dos processos históricos deixadas no padrão filogenético das comunidades ao longo dos gradientes ambientais são importantes para a compreensão dos padrões macroecológicos. Assim, o uso de uma abordagem filogenética da macroecologia evolutiva pode ajudar a compreensão mais detalhada dos padrões de diversidade e se aproximar dos processos macroevolutivos determinantes do padrão macroecológico.