

UBIRAJARA DE OLIVEIRA

**DIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA DE ARANHAS DO BRASIL:
ESFORÇO AMOSTRAL, RIQUEZA POTENCIAL E ÁREAS DE ENDEMISMO**

BELO HORIZONTE – MINAS GERAIS
2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

**DIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA DE ARANHAS DO BRASIL:
ESFORÇO AMOSTRAL, RIQUEZA POTENCIAL E ÁREAS DE ENDEMISMO**

UBIRAJARA DE OLIVEIRA

Orientador: Adalberto J. Santos
Co-orientador: Antonio D. Brescovit

BELO HORIZONTE – MINAS GERAIS
2011

A Terra e a Vida evoluem juntas

Léon Croizat (1894-1982)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a todos que contribuíram de alguma forma para minha formação acadêmica, pois essa se reflete nesse trabalho. Agradeço aos professores que sempre estavam disponíveis para ouvir minhas questões, contribuindo para esse trabalho e para minha formação e que em suas aulas, ou mesmo em discussões, me levaram a questionamentos importantes e mudaram meu ponto de vista sobre questões científicas e filosóficas: Mário De Maria, Mário Cozzuol, Eduardo Leite Borba, Ana Clara Moura Mourão, Miguel Houri Neto, Adalberto J. Santos, João Renato Stehmann, Paulo De Marco Jr, José Alexandre F. Diniz-Filho.

Ao Adalberto por aceitar me orientar no mestrado, confiar em meu trabalho e sempre apoiar minhas ideias, mesmo as que podiam parecer mais megalomânicas. Agradeço a meu co-orientador Antônio Brescovit, pela ajuda e entusiasmo com esse trabalho, apesar da distância. A Luciana H. Kamino por me ensinar muito, e por aceitar participar desse trabalho. A Norman I. Platnick e a Robert J. Raven por fornecerem o banco de dados com os Lsid's referentes ao catálogo: The World Spider Catalog, Version 8.5 by Norman I. Platnick.

Ao meu eterno orientador e amigo, Professor Mário De Maria, que eu tive a felicidade de ser orientando durante toda minha graduação e que sempre me apoiou e ajudou.

Aos colegas de laboratório, pelos muitos momentos de diversão, alegria e pelas diversas discussões muito interessantes, que muito contribuíram para esse trabalho.

A minha família, em especial a minha mãe, por tudo que ela me ensinou, e a minha avó, que provavelmente, mesmo que sem saber, me influenciou muito na escolha dessa carreira, assistindo documentários junto comigo desde minha infância.

Faço um agradecimento especial para Marina, por me apoiar nos momentos mais difíceis do mestrado, das mais diversas formas, sempre me dando força e apoio para continuar e lutar, mesmo quando eu já estava desistindo; sempre disposta a discutir os mais diversos temas, seja filosóficos ou científicos comigo durante horas... escutando minhas ideias, fazendo questionamentos e dando sugestões para esse trabalho; além de sempre estar disposta a me ajudar.

Peço desculpas, pois com certeza deixei muitos fora dos agradecimentos, mas não conseguiria lembrar de todos.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE TABELAS.....	vi
ANEXOS	vi
RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
TRATAMENTO DOS DADOS	13
Georreferenciamento	13
Critérios taxonômicos	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:	16
CAPÍTULO I.....	19
INFLUÊNCIA DO EFEITO AMOSTRAL NA PERCEPÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES: UM ESTUDO DE CASO COM ARANHAS NO BRASIL	19
RESUMO	20
INTRODUÇÃO	21
MATERIAL E MÉTODOS	24
Evolução temporal do conhecimento taxonômico	24
Influência do esforço amostral	24
RESULTADOS	26
DISCUSSÃO	32
Histórico de coletas e o efeito museu	32
Relação de riqueza de espécies com esforço amostral	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:	36
CAPÍTULO II.....	41
PREDIÇÃO DE RIQUEZA DE ESPÉCIES E ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA COLETA DE ARANHAS NO BRASIL A PARTIR DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA POTENCIAL	41
RESUMO	42
INTRODUÇÃO	44
MATERIAL E MÉTODOS	47
Modelagem de riqueza potencial	47
Influência do efeito amostral e comparação de métodos	50
Áreas prioritárias para inventários	50

RESULTADOS.....	52
Modelagem de riqueza potencial	52
Áreas prioritárias para inventários	55
DISCUSSÃO.....	58
Padrão de distribuição da riqueza de espécies predita	58
Áreas prioritárias para inventários	59
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61
CAPÍTULO III.....	64
DELIMITANDO E EXPLICANDO ÁREAS DE ENDEMISMO: UM NOVO MÉTODO PARA SUA IDENTIFICAÇÃO E EFEITO DE FATORES CLIMÁTICOS COMO BARREIRAS BIOGEOGRÁFICAS.....	64
RESUMO	65
INTRODUÇÃO	67
Áreas de endemismo, uma definição complexa	67
Processos biogeográficos e as áreas de endemismo.....	70
MATERIAL E MÉTODOS.....	73
Identificação de áreas de endemismo	73
Identificação das áreas de endemismo por PAE	76
Relação entre as Áreas de Endemismo.....	76
Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais.....	77
Relação entre as áreas de endemismo e o Paleoclima	78
RESULTADOS.....	80
Áreas de endemismo identificadas pelo IGE	80
Comparação dos métodos.....	83
Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais.....	86
Relação Histórica e o Paleoclima	88
DISCUSSÃO.....	90
Identificação das áreas de endemismo por Interpolação Geográfica de Endemismo (IGE)	91
Áreas de endemismo	93
Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais e o paleoclima.....	95
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	98

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Frequência de registros de ocorrência de espécies de aranhas presentes no banco de dados, de acordo com os métodos de georreferenciamento empregados neste estudo. Números em itálico indicam o número de registros de cada categoria.....	13
Figura 2: A: Acumulação de registros de ocorrência de espécies de aranhas nos biomas brasileiros. Entre 1758 e 1890, acumularam-se apenas 37 registros. B: Área relativa de cada bioma contendo registros de ocorrência de espécies, por período. A área amostrada de.....	26
Figura 3: Progressão temporal de registros de ocorrência de espécies de aranhas no Brasil. As cores das quadrículas representam o ano de publicação do primeiro registro em cada quadrícula.	27
Figura 4: Número e distribuição espacial de registros de ocorrência de espécies de aranhas no Brasil. As cores indicam o número de registros em quadrículas de 05°. Os polígonos de Thiessen indicam a concentração de registros no espaço, com o tamanho de cada polígono diretamente proporcional ao número de localidades por unidade de área. B: Riqueza em espécies de aranhas por quadrículas de 05° nos biomas brasileiros.	28
Figura 5: Número de registros de ocorrência de espécies de aranhas observado, esperado e riqueza em espécies para cada bioma brasileiro. O número esperado foi calculado pela divisão do número total de registros para o Brasil, de forma proporcional à área de cada bioma. Os números sobre as barras indicam o número de espécies conhecidas para cada bioma.	30
Figura 6: A: Relação entre o número de registros de ocorrência e o número de espécies de aranhas em quadrículas de 0.5° no Brasil. As cores dos pontos indicam as categorias de desvios da reta, usadas no mapa. B: Desvios no número de espécies, em relação ao esperado pelo modelo de regressão, em cada quadrícula.	31
Figura 7 : Pontos equidistantes utilizados para interpolação do modelo, as cores indicam os valores de riqueza utilizados na interpolação de kernel.	49
Figura 8: Estimativa de riqueza em espécies de aranhas para o Brasil, baseada no somatório de modelos de distribuição geográfica potencial de 2402 espécies. Setas vermelhas indicam ilhas de baixa riqueza potencial em meio a uma área de grande riqueza. A: detalhe da Amazônia, mostrando os pontos de ocorrência das espécies utilizados para modelagem. B: detalhe da região sudeste do Brasil, com os pontos utilizados para modelagem. Observe que há poucos pontos em regiões de grande altitude.	52
Figura 9: Estimativa de riqueza em espécies de aranhas para o Brasil, baseado somatório de modelos de distribuição geográfica potencial de 2402 espécies e interpolado através do método kernel para pontos equidistantes (para mais detalhes, veja Material e métodos).	53
Figura 10: Diferença entre a riqueza em espécies de aranhas observada e estimada por modelagem de distribuição potencial. A: Mapa de diferenças entre riqueza observada e esperada. B: Porcentagem da área do país em categorias e riqueza observada (esquerda) e estimada (direita). As classes de riqueza foram definidas pela classificação em intervalos naturais do ArcGIS 9.3. ...	54
Figura 11: Relação entre número de registros e riqueza em espécies de aranhas no Brasil. A: Riqueza observada. B: Riqueza estimada através do somatório de modelos de distribuição potencial. C: Riqueza estimada através do Chao2. D: Riqueza estimada através do Jackknife2.....	55
Figura 12: Grau de prioridade para inventários de aranhas no Brasil, calculado pela diferença entre a riqueza em espécies estimada e o número de registros de ocorrência.	56
Figura 13: Pontos médios de área de ocorrência de espécies de aranhas e interpolação kernel. a: Pontos médios de ocorrência e interpolação para espécies com área de ocorrência de até 100 km de raio. b: Interpolação para espécies com área de distribuição com raio de até 200 km. c: Idem, até 300 km. d: Soma dos mapas a, b e c para composição de áreas de endemismo. e: Detalhe do mapa a, indicando os procedimentos de interpolação kernel, mostrando o raio de influência dos pontos médios de ocorrência de cada espécie. Cada ponto indica o ponto médio de ocorrência de uma espécie. f: Representação tridimensional do modelo kernel, indicando com o relevo o valor do índice kernel em relação à distância de outros pontos e a influência da sobreposição do raio de ocorrência de um ponto sobre o outro. O valor do índice kernel é ponderado pela distância do ponto vizinho mais próximo. Para mais detalhes, veja Material e Métodos.	75
Figura 14: Interpolação Geográfica de Endemismos (IGE) de espécies de aranhas do Brasil, baseado em espécies com área de ocorrência de até 300 Km de raio. As linhas vermelhas indicam as áreas de endemismo identificadas e os números quantas espécies são endêmicas de cada uma.....	80

- Figura 15:** Interpolação Geográfica de Endemismos de espécies de aranhas do Brasil, baseado em conjuntos de dados reduzidos. Cada mapa representa as áreas de endemismos obtidas por interpolação, após remoção da porcentagem indicada de espécies. 82
- Figura 16:** Áreas de endemismo de espécies de aranhas do Brasil, baseado em Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE) de quadrículas de 2°. A: Áreas de endemismo. Os números na legenda indicam o número de espécies sinendêmicas que sustentam cada área. Setas vermelhas indicam quadrículas geograficamente disjuntas, mas agrupadas pela PAE. Setas pretas indicam áreas agrupadas devido à forma da quadrícula, englobando espécies da extremidade da quadrícula. Os polígonos tracejados indicam as áreas de endemismo segundo o IGE (Veja Figura 2). B: Cladograma de consenso da PAE. As cores correspondem às áreas de endemismo no mapa. 84
- Figura 17:** Distribuição potencial e similaridade entre áreas de endemismo para aranhas do leste do Brasil, com base na composição em espécies e em características climáticas. No centro: modelos de distribuição potencial das áreas de endemismo da região leste do Brasil, com base em modelagem MAXENT de dados climáticos. Abaixo: cladograma de PAE, indicando a similaridade de composição em espécies entre as áreas de endemismo. Números pretos indicam o suporte de bootstrap de cada clado, números em cinza indicam espécies endêmicas de cada área e para cada nó do cladograma. Acima: dendrograma de similaridade ambiental (medida por Distância Euclidiana), baseado em Análise de Agrupamento das áreas de endemismo. 85
- Figura 18:** Ordenação de áreas de endemismo para espécies de aranhas do leste do Brasil, a partir de informações climáticas. As áreas foram delimitadas pelo método IGE (veja Figura 2). A: Ordenação nos três primeiros eixos de uma Análise de Componentes Principais, mostrando a separação entre pontos amostrados em cada área (X: eixo 1, Y: eixo 2 e Z: eixo 3). B: Classificação de pontos amostrados em cada área de endemismo, a partir dos três primeiros eixos canônicos de uma Análise Discriminante (X: eixo 1, Y: eixo 2 e Z: eixo 3). C: Áreas de endemismos identificadas na Mata Atlântica. 87
- Figura 19 :** Distribuição potencial de áreas de endemismo de espécies de aranhas do leste do Brasil, com base em modelagem de dados climáticos atuais e para o último Máximo Interglacial (140.000 anos atrás) e o último Máximo Glacial (21.000 anos). A figura sobre os mapas mostra a similaridade de composição em espécies entre as áreas, com base em uma Análise de Parcimônia de Endemismos. A seta indica a localização do rio Doce. 90

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Contribuição das variáveis climáticas para os eixos da PCA.	86
Tabela 2: Contribuição das variáveis climáticas para os eixos da Análise discriminante	88
Tabela 3: Contribuição das variáveis climáticas para construção dos modelos no Maxent.....	89

ANEXOS

Anexo 1: *lista de espécies de aranhas do Brasil.*

Anexo 2: *lista de espécies de aranhas utilizadas na modelagem de riqueza.*

Anexo 3: *matriz de presença de espécies por área utilizada na PAE sensu Morrone (1994).*

Anexo 4: *matriz de presença de espécies por área de endemismo identificada pela IGE utilizada na PAE sensu Rosen (1984).*

RESUMO

A rápida redução na biodiversidade do planeta, devido a taxas anormalmente elevadas de extinção, constituem um dos maiores problemas ambientais do século XXI. Além disso, o conhecimento a cerca da biodiversidade permanece incompleto, particularmente nos trópicos, onde ainda há um grande número de espécies a serem descritas e muito pouco se conhece sobre sua distribuição. O conhecimento sobre a distribuição dos táxons, e dos processos que a influenciam, é fundamental para a tomada de medidas práticas de conservação. Devido à velocidade atual de perda de biodiversidade, são essenciais medidas eficientes de compilação do conhecimento atual sobre a distribuição de organismos, assim como estudos de biogeografia com base no conhecimento disponível atualmente. Nesse sentido, bancos de dados de distribuição de espécies podem ser úteis para revisões que mostrem o estado do conhecimento da diversidade de táxons e a biogeografia dos mesmos. Esses estudos são fundamentais para direcionar esforços de coleta, bem como para estabelecer prioridades para conservação e aperfeiçoar o conhecimento da biogeografia dos táxons. Nesta dissertação, um banco de dados de distribuição de espécies de aranhas é usado como modelo de estudo de biogeografia dos biomas brasileiros. Este estudo foi organizado em três capítulos. O capítulo I tem como foco a quantificação da influência de variações de esforço amostral na riqueza de espécies de aranhas no Brasil, e propõe uma alternativa para identificação de áreas de alta diversidade, excluindo o efeito amostral. O capítulo II testa a influência de variações de esforço amostral sobre estimadores de riqueza tradicionais e sobre um modelo de riqueza em espécies com base em variáveis ambientais, além de propor um mapa de áreas prioritárias para inventários com base na variação espacial de riqueza predita pelo modelo e de esforço amostral. Finalmente, o capítulo III tem dois objetivos principais: (1) propor um novo método para identificação de áreas de endemismo por meio da sobreposição distribucional das espécies de distribuição restrita, utilizando para isso um método de interpolação de densidade kernel. (2) Testar a hipótese de que variáveis climáticas podem atuar como barreiras para as espécies, determinando, assim, os limites das áreas de endemismo. Foi também testado se fatores climáticos históricos, como as oscilações do Pleistoceno, estão relacionadas à separação das áreas de endemismo.

ABSTRACT

The reduction of Earth's biodiversity through an unprecedentedly high extinction rate is one of the biggest environmental problems of the twenty-first century. In addition, the knowledge about biodiversity remains incomplete, particularly in the tropics, where there is still a large number of species to be described and very little is known about its distribution. The knowledge of geographic distribution of organisms and the processes involved in these patterns is fundamental for conservation practices. The current rate of biodiversity loss demands an efficient compilation of data currently available for studies of biogeography. These studies are crucial for directing collection efforts, and to establish priorities for conservation. In this sense, species distribution databases may be useful not only to understand the current state of knowledge about the diversity and distribution of several taxa, but also as a source of data for biogeographic analyses. In this dissertation, a database of spider species distribution is used as a model for studies on biogeography of the Brazilian biomes. This study is organized in three chapters. Chapter I focuses on the quantification of the influence of sampling bias on the perception of spider species richness in Brazil, and proposes an alternative approach to identify areas of high diversity, regardless of those bias. Chapter II tests the influence of inequalities in sampling effort on species richness estimators and on a model of species richness based on environmental modeling. The results of this analysis are used to propose a map of priority areas for inventory, based on the geographic variation of species richness predicted by the model and the known sampling effort. Finally, Chapter III has two main goals: (1) to propose a new method for identifying areas of endemism by means of distributional overlap of narrowly distributed species, using a kernel density interpolation method. (2) To test the hypothesis that environmental factors can act as barriers to species distribution and thereby determine the limits of areas of endemism. It is also tested whether historical climate factors, such as the Pleistocene fluctuations, are related to the separation of areas of endemism.

INTRODUÇÃO GERAL

A influência das atividades antrópicas sobre a biota global cresceu extraordinariamente desde a revolução industrial (Brown & Lomolino, 1998). Apesar de algumas espécies se beneficiarem de atividades antrópicas, a maioria delas é pouco tolerante às modificações impostas em seus habitats por atividades humanas (Baillie *et al.*, 2004). Atualmente, presume-se que a taxa de extinção de espécies é anormalmente elevada, o que está reduzindo a diversidade biológica do planeta em um ritmo sem precedentes, o que constitui um dos maiores problemas ambientais do século XXI (Chapin *et al.*, 2000). As principais causas da extinção de espécies são a destruição e fragmentação de habitats, a introdução de espécies exóticas, a sobre-exploração, a poluição e mudanças climáticas (Kuussaari *et al.*, 2009; Brown & Lomolino, 1998). Além disso, o conhecimento a cerca da biodiversidade permanece incompleto, particularmente nos trópicos, onde ainda há um grande número de espécies a serem descritas (Déficit Lineano) e muito pouco conhecidas a cerca de sua distribuição (Déficit Wallaceano) (Lomolino, 2004; Whittaker *et al.*, 2005; Kier *et al.*, 2005). Assim é provável que as extinções de espécies estejam sendo subestimadas, já que muitas espécies ameaçadas provavelmente não foram descritas (Brown & Lomolino, 1998).

Para enfrentar a crise da biodiversidade (Willis *et al.*, 2007), destacam-se iniciativas-chave que focam a identificação de espécies ameaçadas de extinção (ex: Baillie *et al.*, 2004; Machado *et al.*, 2008), regiões que apresentam grande riqueza em espécies (Myers *et al.*, 2000), áreas de endemismo (Kerr, 1997), áreas muito diversas e ameaçadas (Myers *et al.*, 2000), documentação de invasões biológicas (ex: Peterson, 2003) e predições de padrões de distribuição de espécies perante mudanças climáticas futuras (ex.: Pearson *et al.*, 2002).

Embora muitas dessas iniciativas impliquem na intensificação de inventários e estudos taxonômicos, a velocidade da perda de biodiversidade exige medidas mais eficientes, com base no conhecimento disponível atualmente. Nesse contexto, dados secundários, retirados de publicações e coleções científicas, são de grande importância como fonte rápida e barata de informações para identificação de áreas de grande riqueza e endemismo de espécies, para identificação de lacunas de conhecimento sobre a biodiversidade e como suporte para priorização de áreas para conservação

(Chapman, 2005a). Entretanto, além de serem incompletos, os dados disponíveis podem ser tendenciosos de várias formas (Possingham *et al.*, 2000), o que pode prejudicar ações práticas de conservação e conclusões sobre padrões e processos relacionados à distribuição das espécies (Grand *et al.*, 2007). Por isso, as diversas formas de viés amostral, como maior densidade de coleta nas proximidades de centros de pesquisa, estradas e vias de acesso (Freitag *et al.*, 1998); devem ser quantificadas e consideradas nas análises desses dados (Sastre & Lobo, 2009). Esse problema é ainda mais grave na região tropical, onde se concentra a maior parte da biodiversidade, mas também, onde há menos recursos para projetos de conservação, poucos especialistas, grandes áreas de difícil acesso (Freitag *et al.*, 1998) e onde o ritmo da destruição de áreas naturais é acelerado (Myers *et al.*, 2000).

Até recentemente a análise de grandes conjuntos de dados, principalmente em um contexto biogeográfico, era limitada por fatores logísticos, como a capacidade de processamento dos computadores e ausência programas destinados a esse tipo de análise (Kozak *et al.*, 2008). Atualmente existem várias ferramentas que permitem a análise desses dados, e a capacidade de processamento dos computadores domésticos aumentou incrivelmente. Com o avanço dos Sistemas de Informação Geográfica (SIG's) foi possível não apenas trabalhar com grandes conjuntos de dados, como já era feito com os gerenciadores de bancos de dados, mas também analisá-los espacialmente (Kozak *et al.*, 2008). Isso permitiu o avanço e a popularização da geoestatística, ferramenta fundamental para estudos biogeográficos. Assim, análises biogeográficas podem incluir a quantificação de diversas formas de viés em dados secundários (Hortal *et al.*, 2008), erros de georreferenciamento podem ser identificados e corrigidos (Chapman, 2005a; Chapman, 2005b; Hijmans *et al.*, 1999), lacunas de conhecimento podem ser descritas (Funk *et al.*, 2005; Langhammer *et al.*, 2007; Oatham & Boodram, 2006), informações pontuais podem ser interpoladas ou mesmo extrapoladas espacialmente (ex: Raedig *et al.*, 2010; Peterson, 2001) e a autocorrelação espacial dos dados pode ser quantificada e controlada nas análises (Rangel *et al.*, 2010; Rangel & Diniz-Filho, 2007).

O avanço dessas ferramentas possibilitou uma nova abordagem biogeográfica, mais quantitativa (Kozak *et al.*, 2008). Essa abordagem é especialmente útil, tendo em vista a urgência de estudos para identificação áreas relevantes para conservação,

como aquelas mais ricas em espécies, áreas de endemismo, áreas de lacunas de coletas e prioridades para inventários. O uso de bancos de dados de biodiversidade e dos SIG's para a análise desses dados é de grande importância para que estudos biogeográficos possam dar suporte a ações práticas de conservação (Chapman, 2005a; Kozak *et al.*, 2008). Esses bancos de dados podem ser utilizados em revisões que mostrem o estado do conhecimento da diversidade de táxons, e estas são fundamentais para direcionar esforços de coleta, bem como para estabelecer prioridades para conservação. É bem conhecida a falta de uniformidade amostral e as necessidades de mais estudos taxonômicos em diversos táxons, tanto animais quanto vegetais, para o Brasil (Lewinsohn & Prado, 2005). Além disso, é fundamental que se saiba qual a influência do efeito amostral (viés de coleta, em que algumas áreas são melhor amostradas que outras) no conhecimento da biodiversidade em países tropicais (Grand *et al.*, 2007).

A maior parte do conhecimento atual sobre diversidade e distribuição geográfica de organismos é baseada em alguns táxons, particularmente animais vertebrados. Alguns grupos de animais, como os artrópodes, vem sendo negligenciados em estudos biogeográficos e taxonômicos (Diniz-Filho *et al.*, 2010), embora eles englobem a maior parte da diversidade animal. Este trabalho tem como objeto de estudo a ordem Araneae que, apesar da grande diversidade na região tropical (Gaston, 2000; Wiens & Donoghue, 2004), ainda é relativamente pouco conhecida. Essa falta de conhecimento sobre a sistemática e distribuição geográfica de aranhas dificulta a tomada de decisão em relação à conservação deste grupo.

Esta dissertação é composta por três capítulos. O capítulo I tem como foco a quantificação da influência do efeito amostral na riqueza de espécies de aranhas no Brasil, e propõe uma alternativa para identificação de áreas de alta diversidade, excluindo o efeito amostral. O capítulo II testa a influência do efeito amostral sobre estimadores de riqueza tradicionais e sobre um modelo de riqueza de espécies com base em variáveis ambientais, além de propor um mapa de áreas prioritárias para inventários com base no modelo de riqueza e na amostragem realizada nessas regiões. Finalmente, o capítulo III tem dois objetivos principais: (1) propor um novo método para identificação de áreas de endemismo por meio da sobreposição distribucional das espécies de distribuição restrita, utilizando para isso um método de interpolação de

densidade, kernel. (2) Testar a hipótese de que variáveis climáticas podem atuar como barreiras para as espécies, determinando, assim, as áreas de endemismo. Verificamos também, se fatores climáticos históricos, como as oscilações do Pleistoceno, estão relacionadas à separação das áreas de endemismo.

TRATAMENTO DOS DADOS

Georreferenciamento

Este estudo baseia-se em um banco de dados de registros de ocorrência de aranhas para o Brasil, incluindo toda a literatura taxonômica publicada entre 1757 e 2009. Essas publicações foram levantadas a partir de catálogos de espécies de aranhas, que cobrem toda história taxonômica do grupo. Além de estudos taxonômicos, foram utilizados também inventários e estudos de ecologia que incluíssem taxonomistas entre os autores ou que mencionassem que os espécimes foram identificados por especialistas. No total, foram consultadas 725 referências bibliográficas e destas foram obtidos 14.013 registros. A escolha das referências bibliográficas como fonte de dados se deveu à maior precisão da identificação taxonômica nestes trabalhos, bem como da maior disponibilidade e facilidade de obtenção desses dados, já que dados de coleções muitas vezes não são confiáveis quanto à identificação e, também, podem ser de difícil acesso. Neste banco de dados constam as categorias: família; gênero; espécie (epíteto específico); sp (nome binominal da espécie); autor; data; país; sigla do estado; estado; município; localidade; sexo; referência bibliográfica; coordenadas; latitude (graus decimais); longitude (graus decimais); critério (critério de georreferenciamento, ver Figura 1); registro (número identificador de cada registro no banco de dados).

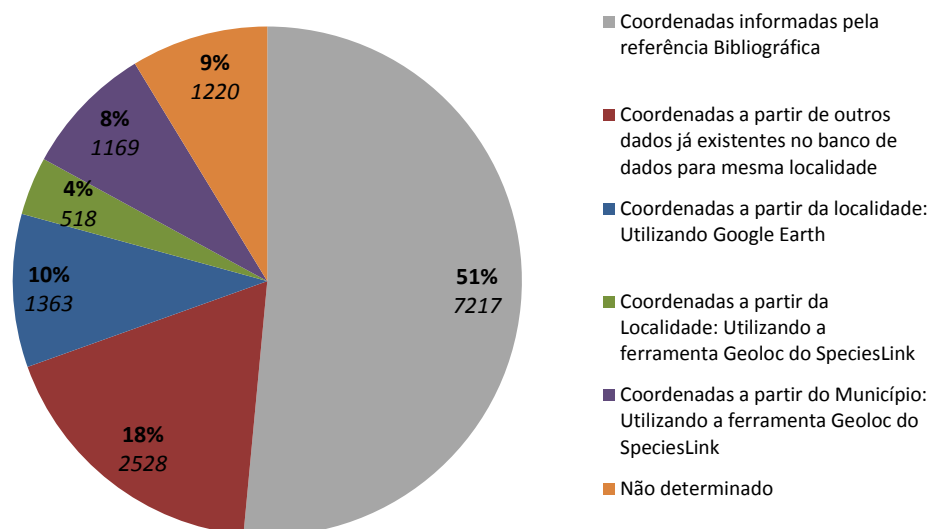


Figura 1: Frequência de registros de ocorrência de espécies de aranhas presentes no banco de dados, de acordo com os critérios de georreferenciamento empregados neste estudo. Números em itálico indicam o número de registros de cada categoria.

O banco de dados contém 2.299 localidades (descrição de área geográfica mais precisa que município ou mesmo de município no caso dos registros que não apresentavam essa informação), sendo que 1.336 localidades (6.796 registros, 49%) não apresentavam coordenadas geográficas nas publicações utilizadas. Esses dados foram georreferenciados de acordo com quatro critérios de georreferenciamento (Figura 1). Destas 1.336 localidades, 933 (2.528 registros, 18%) apresentavam localidades que apresentavam coordenadas em outras publicações consultadas. Nesses casos, foram utilizados os dados disponíveis em publicações como fonte de coordenadas geográficas para os registros não georreferenciados. Este critério foi utilizado por uma questão de coerência, já que uma mesma localidade deveria ter as mesmas coordenadas para todos os registros. Neste critério só foram considerados os dados que apresentaram no campo “Localidade” exatamente a mesma informação presente em outros registros. Para as localidades que apresentavam apenas a informação da localidade, mas essa não estava presente em nenhum outro registro bibliográfico, então foi utilizada a ferramenta Geoloc (disponível em <http://smlink.cria.org.br/tools?criaLANG=pt>) para obtenção das coordenadas geográficas, por meio dos dados do IBGE e do SpeciesLink (disponível em <http://smlink.cria.org.br/tools?criaLANG=pt>). Neste caso, quando o registro apresentava a informação da localidade essa era utilizada para o georreferenciamento, mas quando essa informação não estava disponível o registro era georreferenciado por meio de consultas ao Google Earth®, quando possível. Nos casos em que a coordenada da registro não foi localizada com o Google Earth® ou não existia a informação da localidade, o registro era georreferenciado pelas coordenadas para os municípios disponíveis na página do IBGE (<http://www.ibge.gov.br>). Foram excluídos das análises geográficas 767 registros que não apresentavam informações de localidade e/ou do município, o que impossibilitou seu georreferenciamento. Nesta categoria encontram-se espécies para as quais a literatura informa apenas que ocorrem no Brasil, em um determinado estado do país ou mesmo apenas para a América do Sul.

Para verificar se as coordenadas presentes no banco de dados estavam corretas, os registros obtidos foram dispostos em um mapa de divisão política dos estados e municípios do Brasil (IBGE) usando um SIG (Sistema de Informação Geográfica) (ArcGIS 9.3), e as coordenadas discrepantes foram corrigidas por meio de

uma nova consulta às fontes de dados geográficos. Com este procedimento, foi possível corrigir pelo menos erros grosseiros, como localidades cujas coordenadas se encontravam fora dos limites dos estados para os quais foram registradas ou mesmo fora do Brasil.

É importante ressaltar que os dados de coordenadas geográficas obtidos das publicações podem estar em diferentes referências geodésicas. Entretanto, como as análises aqui propostas foram feitas com resolução mínima de 0,5°, o erro proveniente das diferenças entre as projeções geográficas não é significativo.

Critérios taxonômicos

Para detectar erros de entrada de nomes científicos no banco de dados, foram utilizados os registros de LSID (Life Science Identifiers) propostos em Platnick (2009). O LSID é uma chave de referência ou identificador de recursos biológicos, utilizado para nomear, por exemplo, espécies em banco de dados on-line. Este recurso é utilizado, por exemplo, para obter um registro atualizado da situação taxonômica de uma espécie, pois permite a atualização rápida das informações no banco de dados. Com isso espécies nominais consideradas sinônimas apresentam o mesmo número LSID, o que permite determinar com precisão o número de espécies válidas em um banco de dados. Todas as análises foram feitas utilizando o LSID como referência à espécie.

Foram excluídos das análises 106 registros representando 45 táxons consideradas como *nomina dubia* em Platnick (2009). Uma vez que essas espécies são consideradas não-identificáveis, elas não forneceriam registros confiáveis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. 2004. A Global Species Assessment. The IUCN Species Survival Commission: 191.

Brown, J. H., & Lomolino, M. V. 1998. Biogeography.

Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.

Chapman, A. D. 2005a. Principles of Data Quality, version 1.0 (A. D. Chapman, Ed.). Copenhagen: Report for the Global Biodiversity Information Facility.

Chapman, A. D. 2005b. Principles and Methods of Data Cleaning (A. D. Chapman, Ed.). Copenhagen: Report for the Global Biodiversity Information Facility.

Diniz-Filho, J. A. F., De Marco Jr, P., & Hawkins, B. A. 2010. Defying the curse of ignorance : perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3: 172-179.

Freitag, S., Hobson, C., Biggs, H. C., & Jaarsveld, A. S. V. 1998. Testing for potential survey bias : the effect of roads , urban areas and nature reserves on a southern African mammal data set. *Animal Conservation* 1: 119-127.

Funk, V. A., Richardson, K. S., & Ferrier, S. 2005. Survey-gap analysis in expeditionary research : where do we go from here? *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 549-567.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Grand, J., Cummings, M. P., Rebelo, T. G., Ricketts, T. H., & Neel, M. C. 2007. Biased data reduce efficiency and effectiveness of conservation reserve networks. *Ecology Letters* 10: 364-374.

Hijmans, R. J., Schreuder, M., Cruz, J. D. L., & Guarino, L. 1999. Using GIS to check co-ordinates of genebank accessions. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 291-296.

Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J. F., Lobo, J. M., & Baselga, A. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos* 17: 847-858.

Kerr, J. T. 1997. Species richness, Endemism, and the Choice of areas for Conservation. *Conservation Biology* 11: 1094-1100.

Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H., & Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107-1116.

Kozak, K. H., Graham, C. H., & Wiens, J. J. 2008. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 141-148.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, A., & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564-571.

Langhammer, P. F., Bakarr, M. I., Bennun, L. A., Brooks, T. M., Clay, R. P., Darwall, W., Silva, N. D., Edgar, G. J., Eken, G., Fishpool, L. D. C., Fonseca, G. A. B. da, Foster, M. N., Knox, D. H., Matiku, P., Radford, E. A., *et al.* 2007. Identification and Gap Analysis of Key Biodiversity Areas. Gland, Switzerland: IUCN: 135.

Lewinsohn, T. M., & Prado, P. I. 2005. How Many Species Are There in Brazil? *Conservation Biology* 19: 619-624.

Lomolino, M. V. 2004. Conservation biogeography. In M. V. Lomolino & L. R. Heaney (Eds.), *Frontiers of biogeography*. Sunderland: Sinauer (pp. 293-296).

Machado, A. B. M., Drummond, G. M., & Paglia, A. P. 2008. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção (A. B. M. Machado, G. M. Drummond, & A. P. Paglia, Eds.). Brasília, DF: MMA; Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas.

Oatham, M. P., & Boodram, N. 2006. Gap analysis of neotropical dry forests in protected areas using geographical information systems and global datasets. *Tropical Ecology* 47: 271-278.

Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., & Harrison, P. A. 2002. SPECIES : A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling* 154: 289- 300.

Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103: 599-605.

Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.

Platnick, N. I. 2009. The world Spider catalog, version 10.0. American Museum of Natural History. Retrieved April 20, 2009, from <http://research.amn.org/entomology/spiders/catalog/index.html>

Possingham, H., Ball, I., & Andelman, S. 2000. Mathematical Methods for Identifying Representative Reserve Networks. In S. Ferson & M. Burgman (Eds.), *Quantitative methods for conservation biology*. Springer-Verlag. New York (pp. 291-305).

Raedig, C., Dormann, C. F., Hildebrandt, A., & Lautenbach, S. 2010. Reassessing Neotropical angiosperm distribution patterns based on monographic data : a geometric interpolation approach. *Biodiversity & Conservation* 19: 1523-1546.

Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. 2010. SAM : a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.

Rangel, T. F. L. V. B., & Diniz-Filho, J. A. F. 2007. SAM Spatial Analysis in Macroecology. Manual: 1-56.

Sastre, P., & Lobo, J. M. 2009. Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns. *Biological Conservation* 142: 462-467.

Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11: 3-24.

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

Willis, K. J., Araújo, M. B., Bennett, K. D., Figueira-Rangel, B., Froyd, C. A., & Myers, N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B* 362: 175-186.

CAPÍTULO I

INFLUÊNCIA DO EFEITO AMOSTRAL NA PERCEPÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES: UM ESTUDO DE CASO COM ARANHAS NO BRASIL

RESUMO

O conhecimento sobre a distribuição geográfica de espécies é fundamental para a construção de hipóteses biogeográficas e macroecológicas. Entretanto, informações a este respeito não são distribuídas de forma uniforme no espaço e, muitas vezes, apresentam algum tipo de viés de amostragem. Neste capítulo analisa-se a influência do histórico de coletas e da distribuição espacial de esforço amostral sobre a percepção da riqueza de espécies de aranhas no Brasil. Além disso, são identificadas áreas potencialmente mais ricas em espécies, excluindo-se o efeito do viés de coleta. Para essas análises foi utilizado um banco de dados com registros de ocorrência de aranhas para o Brasil com base em registros bibliográficos. Os resultados mostram que apenas um quarto do território do país foi amostrado, e que grande parte dessa área ainda apresenta poucos registros de ocorrência de espécies. A Mata Atlântica foi o bioma melhor amostrado e apresentou o maior número de espécies. A Amazônia, apesar de apresentar grandes lacunas de coleta e grande concentração das coletas nos centros urbanos e ao longo do curso dos rios, apresentou a segunda maior riqueza em espécies. O Pampa apresenta um grande número de registros, entretanto esses encontram-se concentrados na região urbana. O Cerrado, a Caatinga e o Pantanal são os biomas que apresentaram menor esforço amostral. Uma análise de correlação mostrou que a riqueza em espécies de aranhas em quadrículas de $0,5^\circ$ é fortemente correlacionada ao número de registros. A partir dos resíduos de uma análise de regressão linear foi possível identificar áreas potencialmente mais ricas, descontando-se diferenças de esforço amostral entre as quadrículas.

INTRODUÇÃO

A biodiversidade não está distribuída uniformemente sobre a terra (Gaston, 2000) e o conhecimento sobre ela também não (France & Rigg, 1998). Notavelmente algumas áreas foram mais e melhor estudadas, que outras (Kier *et al.*, 2005) e isso pode influenciar em muito a forma como percebemos os padrões da biodiversidade e, conseqüentemente, as hipóteses propostas para explicar esses padrões (Henderson, 1991; Trejo-Torres & Ackerman, 2001; Walther & Moore, 2005; Soria-Auza & Kessler, 2008; Sastre & Lobo, 2009) bem como ações relacionadas à conservação (Grand *et al.*, 2007). Apesar do conhecimento taxonômico e sobre a distribuição de muitos táxons tropicais ainda ser muito escasso e imprecisos (Lomolino, 2004; Whittaker *et al.*, 2005; Collen *et al.*, 2008) e de grandes áreas ainda permanecerem desconhecidas (Kier *et al.*, 2005), a grande biodiversidade dos trópicos é relativamente bem documentada (Collen *et al.*, 2008; Kent *et al.*, 2000; Ferrier *et al.*, 2010; Brooks *et al.*, 2006; Kier *et al.*, 2005). Isto significa que as regiões mais diversas do planeta são exatamente aquelas em que há menos informações confiáveis para seu estudo e conservação.

O conhecimento sobre táxons, habitats e biomas tropicais é particularmente heterogêneo (Brandon *et al.*, 2005; Whittaker *et al.*, 2005), o que dificulta estudos biogeográficos e de conservação em grande escala (Grand *et al.*, 2007). Além disso, alguns táxons vêm sendo negligenciados historicamente em estudos taxonômicos (Diniz-Filho *et al.*, 2010), destacando-se nesse contexto os invertebrados terrestres (Lewinsohn *et al.*, 2005). Apesar de constituírem cerca de 77% das espécies conhecidas (Ruppert *et al.*, 2005), os invertebrados terrestres são alvo de poucos estudos, se comparados aos vertebrados (Gaston & May, 1992). Um bom exemplo disso são os Artrópodes que, apesar de constituírem cerca de 66% das espécies conhecidas, não são incluídos na maioria dos estudos de biodiversidade global (ex: Gaston, 2000; Myers *et al.*, 2000).

Revisões que mostram o estado do conhecimento da diversidade de táxons são fundamentais para direcionar esforços de coleta, bem como para estabelecer prioridades para conservação. Trabalhos como Carbayo & Froehlich (2008); Culik & Zepellini-Filho (2003); De Marco e Vianna (2005) e Sobral & Stehmann (2009) tem mostrado a falta de uniformidade amostral e as necessidades de mais estudos

taxonômicos em diversos táxons, tanto animais quanto vegetais, para o Brasil. Muitas lacunas de conhecimento taxonômico e de distribuição de espécies permanecem e merecem atenção especial (Lewinsohn & Prado, 2005). Portanto são necessários também investimentos focados em pesquisas biogeográficas sobre espécies ameaçadas e outras tantas que podem direcionar esforços de conservação (Brandon *et al.*, 2005). Além disso, é fundamental que se saiba qual a influência do efeito amostral (viés de coleta, em que algumas áreas são melhor amostradas que outras) no conhecimento da biodiversidade em países tropicais (Grand *et al.*, 2007).

Nesse contexto o Brasil merece destaque por ser o maior dos países tropicais com cerca de 8.5 milhões de quilômetros quadrados (IBGE, 2007) e apresentar uma grande variedade de biomas e formações vegetacionais, como formações semi-desérticas (caatinga), savanas (cerrados e campos rupestres), florestas ombrófilas (floresta amazônica e floresta atlântica), formações estépicas (campos sulinos ou pampa) e ecossistemas inundáveis (pantana). Além disso, possui dois hotspots de biodiversidade, o Cerrado e a Mata Atlântica (Kent *et al.*, 2000), além da maior área tropical inundável do mundo, o Pantanal, e cerca de 40% da área de remanescentes de florestas tropicais do mundo, o bioma Amazônico (Peres, 2005). Devido à sua enorme extensão territorial e sua diversidade de ecossistemas, o Brasil é considerado um país megadiverso (Mittermeier & Robles-Gil, 1997) que, segundo estimativas conservadoras, abarca mais de 13% da biota mundial (Lewinsohn & Prado, 2005) e tem a maior biodiversidade continental da Terra (Brandon *et al.*, 2005). Isso faz do Brasil um território fértil para pesquisas sobre a biodiversidade. Há também uma grande urgência de ações de conservação neste país, devido às grandes pressões antrópicas sobre seus ecossistemas (Brandon *et al.*, 2005; Harris *et al.*, 2005; Klink & Machado, 2005). Tendo em vista esse panorama, estudos que visem à compilação do atual conhecimento sobre a diversidade brasileira são de extrema importância (Lewinsohn & Prado, 2004), pois podem apontar os principais problemas e carências na percepção da biodiversidade em regiões tropicais.

Este trabalho tem como objeto de estudo a ordem Araneae, das quais, atualmente, são conhecidas 41.253 espécies, incluídas em 3.777 gêneros e 109 famílias (Platnick, 2010). As aranhas são organismos ubíquos (Foelix, 1996) e estão entre os mais abundantes invertebrados predadores em ecossistemas terrestres (Wise, 1993), o

que as torna um interessante objeto de estudo sobre o estado do conhecimento da biodiversidade. Apesar da grande diversidade da região tropical (Gaston, 2000; Wiens & Donoghue, 2004), a fauna de aranhas dessa região ainda não é bem conhecida. Por exemplo, estima-se que de 60% a 70% dos espécimes de aranhas orbitelas neotropicais disponíveis em coleções representem espécies novas (Coddington & Levi, 1991), o que evidencia a falta de conhecimento sobre o grupo. O percentual de espécies novas neotropicais é certamente ainda maior para grupos de aranhas menos conspícuas, presentes em habitats pouco estudados, como a serapilheira e o dossel principalmente na Amazônia brasileira (Adis *et al.*, 2002).

Essa falta de conhecimento sobre a sistemática e distribuição geográfica de aranhas dificulta a tomada de decisão em relação à conservação deste grupo. Apenas recentemente as aranhas foram incluídas na lista vermelha brasileira de espécies ameaçadas, com apenas oito espécies (Machado *et al.*, 2008). O número de espécies ameaçadas de extinção de invertebrados ainda é muito pequeno, visto que uma parcela insignificante destes foi avaliada para proposição dessas listas vermelhas (Baillie *et al.*, 2004).

Este capítulo tem como principal objetivo verificar a influência do esforço amostral na percepção espacial de padrões de riqueza de espécies, bem como compilar o atual conhecimento taxonômico sobre aranhas a partir de dados publicados e verificar a evolução numérica e espacial do esforço amostral ao longo do tempo.

MATERIAL E MÉTODOS

Evolução temporal do conhecimento taxonômico

Para verificar a progressão numérica e espacial do esforço amostral ao longo do tempo, foi feito um mapa temático de quadrículas de 0,5° ($\approx 2.916 \text{ Km}^2$) com os registros de ocorrência de espécies de aranhas publicados entre 1757 e 2009. As quadrículas foram classificadas de acordo com quatro intervalos de tempo, referentes à data de publicação do primeiro registro de ocorrência no local (1757–1900, 1901–1950, 1951–1999, 2000–2009). Uma vez que o acúmulo de registros não é linear ao longo do tempo, esses intervalos foram delimitados de forma a mostrar os períodos em que ocorreram os maiores aumentos no conhecimento da fauna de aranhas do país.

Influência do esforço amostral

O número e a densidade de registros de ocorrência foram utilizados como indicadores de esforço amostral. A variação espacial do esforço amostral e da riqueza de espécies foi expressa em mapas com grades de quadrículas de 0,5°. Este tamanho de quadrículas foi considerado ideal porque mapas com quadrículas maiores em geral ocultavam lacunas de coleta. Por outro lado, quadrículas menores seriam inapropriadas tendo em vista a baixa precisão de georreferenciamento de muitos registros, além da perda de percepção dos padrões. Para cada variável analisada, as quadrículas foram classificadas em cinco categorias segundo a divisão natural de intervalos, que classifica valores em intervalos que apresentem maior variação, calculada pelo programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2004) e ArcGIS 9.3. Destinamos a primeira classe para aquelas quadrículas que apresentavam um único registro, com a finalidade de diferenciá-las das outras áreas pouco amostradas.

Para expressar a distribuição espacial do esforço amostral foram confeccionados mapas temáticos com a rede de polígonos de Thiessen (polígonos cujas bordas são definidas pelas mediatrizes de retas perpendiculares entre um ponto e seus vizinhos mais próximos, sendo esse procedimento repetido para todos os pontos). Nesta representação, o tamanho dos polígonos é inversamente relacionado à densidade de registros (Schulman *et al.*, 2007).

Para verificar se a distribuição do esforço amostral é agregada espacialmente, foi utilizado o índice de autocorrelação espacial de Moran I para todos os registros e para os registros de cada bioma separadamente. Para analisar as diferenças de esforço amostral por bioma, foram utilizados mapas dos biomas brasileiros disponíveis na página do Ministério do Meio Ambiente (<http://siscom.ibama.gov.br/shapes>).

Para verificar se a distribuição de esforço amostral é homogênea entre os biomas brasileiros, a frequência observada de registros de cada um foi comparada à frequência esperada através de teste χ^2 . A distribuição esperada foi obtida através da divisão do total de registros para o país entre os biomas, de forma proporcional à área de cada um. Assim, esta distribuição esperada expressa uma hipótese nula, segundo a qual a distribuição do esforço é homogênea entre os biomas.

A relação entre o esforço amostral e a riqueza de espécies foi analisada através de Regressão linear entre o número de registros e o número de espécies por quadrículas. A relação entre a riqueza de espécies e a área amostrada nos biomas foi analisada através de correlação de Spearman entre o número de espécies e a soma da área (km²) das quadrículas com pelo menos um registro em cada bioma.

Para identificar áreas potencialmente ricas em espécies, descontando-se o efeito de variações de esforço amostral, foi feita uma regressão linear entre o número de registros e o número de espécies em cada quadrícula. A variação de riqueza para cada quadrícula em relação ao esperado, de acordo com seu número de registros, foi obtida através do desvio de cada quadrícula em relação ao valor esperado, resíduo da regressão, pela equação da reta. Os valores de desvio de cada quadrícula foram inseridos em mapa, mostrando os locais com riqueza maior ou menor que o esperado de forma comparativa.

RESULTADOS

Mais de 50% dos registros de espécies de aranhas para o Brasil foram publicados nas duas últimas décadas (Figura 2A). Somente o intervalo entre 2000 a 2009 concentra 38% dos registros de aranhas publicados para o país, enquanto que 46% foram publicados entre 1951 e 1999. Além disso, nesse período houve um aumento contínuo na área amostrada ao longo do tempo (Figura 2B), direcionado predominantemente do litoral para o interior. Historicamente a mata atlântica foi o

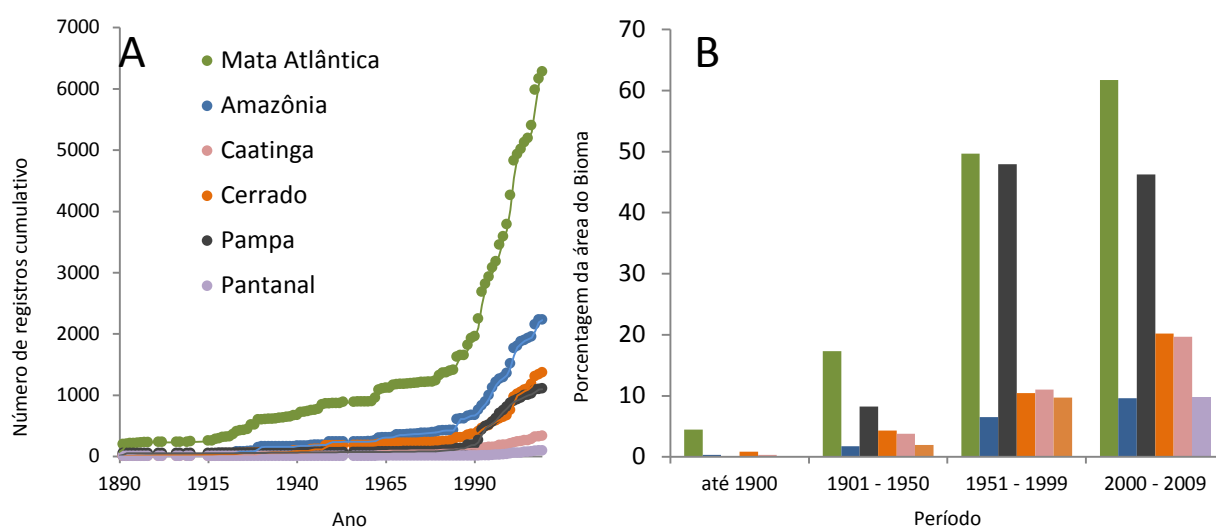


Figura 2: A: Acumulação de registros de ocorrência de espécies de aranhas nos biomas brasileiros. Entre 1758 e 1890, acumularam-se apenas 37 registros. B: Área relativa de cada bioma contendo registros de ocorrência de espécies, por período. A área amostrada de cada bioma foi estimada pela soma da área de quadrículas de 0,5 ° que apresentassem pelo menos um registro.

bioma mais intensamente amostrado, mostrando um acúmulo de registros muito acima daquele observado para outros biomas (Figura 2A). A partir de 1980, o acúmulo de registros aumentou para todos os biomas a Caatinga e o Pantanal mostram um incremento linear e moderado no número de registros (Figura 2A). A maioria das quadrículas em torno das áreas mais populosas e próximas ao litoral receberam seus primeiros registros antes de 1950. Por outro lado, pelo menos metade das quadrículas amostradas nos biomas sem contato com o litoral tiveram seu primeiro registro publicado entre 1951 e 2009 (Figura 3).

Aproximadamente 24% da área do Brasil apresenta pelo menos um registro de ocorrência de espécies de aranhas, sendo evidentes as diferenças de esforço amostral para o Brasil (Figura 4A e B). As regiões Sudeste (particularmente os estados de São

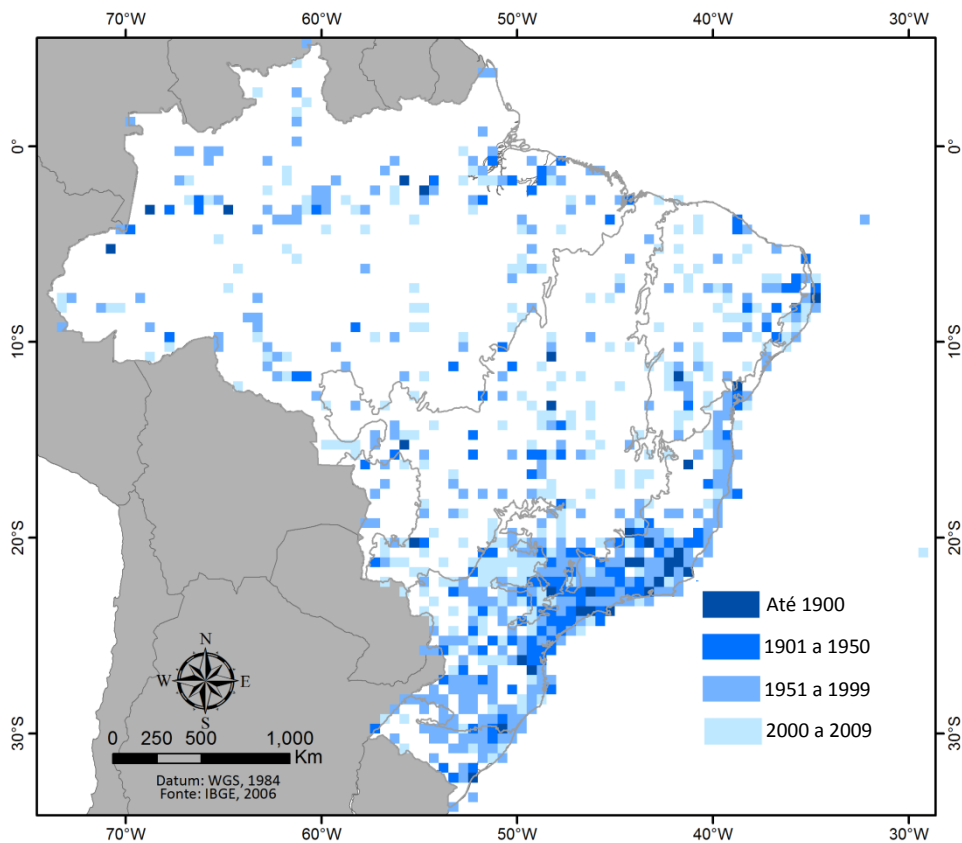


Figura 3: Progressão temporal de registros de ocorrência de espécies de aranhas no Brasil. As cores das quadrículas representam o ano de publicação do primeiro registro em cada quadrícula.

Paulo e Rio de Janeiro) e Sul apresentam maior densidade de registros de ocorrência, se comparados a outras regiões (Figura 4A). As dimensões dos polígonos de Thiessen mostram que nas regiões Norte, Nordeste e Centro-oeste há poucos pontos amostrados, e estes são em geral distantes entre si (Figura 4A). Vários desses pontos (como as quadrículas próximas às cidades de Manaus, Tefé e Belém) apresentam mais de cem registros, mostrando que eles foram intensamente estudados, embora estejam cercados de áreas completamente sem registros (Figura 4B).

A densidade de registros dentro desta área amostrada no país é variável, com 30% das quadrículas amostradas com apenas um registro. O número de registros por quadrícula não está distribuído ao acaso dentro da área amostrada. Ao contrário, o índice de autocorrelação espacial de Moran I para o número de registros ($I = 0,28$; $Z = 37,96$; $p < 0,001$) mostrou que a distribuição dos registros de ocorrência é fortemente agregado espacialmente.

A compilação dos dados mostrou a presença de 71 famílias, 649 gêneros e 3.103 espécies de aranhas para o Brasil (Anexo 1). A distribuição espacial da riqueza de espécies (Figura 4A) é semelhante à observada para o número de registros (Figura 4B). A Mata Atlântica foi o bioma que apresentou o maior número de espécies (54%), bem como o maior número de registros (50%). Este bioma engloba a maioria das

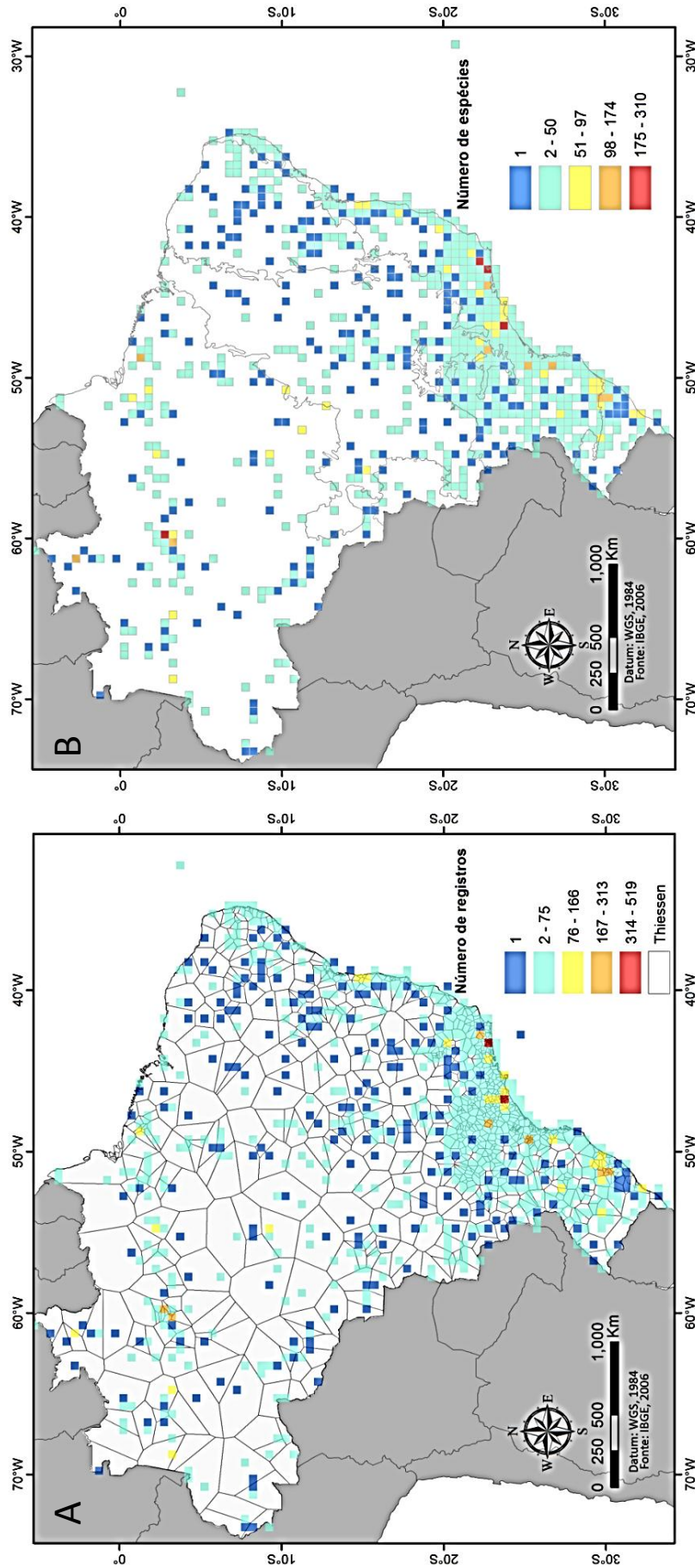


Figura 4: A: Número e distribuição espacial de registros de ocorrência de espécies de aranhas no Brasil. As cores indicam o número de registros em quadrículas de 0,5°. Os polígonos de Thiessen indicam a concentração de registros no espaço, com o tamanho de cada polígono inversamente proporcional ao número de localidades por unidade de área. B: Riqueza em espécies de aranhas por quadrículas de 0,5° nos biomas brasileiros.

quadrículas com alta concentração de registros, principalmente nas regiões Sudeste e Sul. Entretanto, mesmo as áreas de Mata Atlântica fora dessas regiões, ao longo do litoral do Nordeste, apresentam concentração alta de registros e espécies. Comparado aos demais biomas, a Mata Atlântica é o mais estudado, com maior densidade de registros (Figura 4A), maior porcentagem de sua área amostrada ($\approx 92\%$) e a menor porcentagem de área amostrada com apenas um registro ($\approx 16\%$). A Amazônia, em contraste, é relativamente menos conhecida que a Mata Atlântica, embora seja o segundo bioma em número de espécies e de registros (33% e 18%, respectivamente). Cerca de 12% da área deste bioma apresenta registros de ocorrência de aranhas e 30% da área amostrada apresenta apenas um registro. As áreas com maior concentração de registros e espécies neste bioma coincidem com suas maiores cidades (Manaus e Belém) e com o curso dos principais rios e estradas. O Pampa apresentou $\approx 25\%$ da sua área amostrada com apenas um registro, apesar de $\approx 80\%$ de sua área ser amostrada, apresentando uma grande concentração dos registros na capital Porto Alegre (Figura 4A).

O Pantanal foi o bioma que apresentou o menor número de espécies (3%), assim como o menor número de registros (menos de 1%). Apenas 18% de sua área foi amostrada, e esta apresenta baixa densidade de registros. O Cerrado e a Caatinga apresentaram cada um $\approx 26\%$ de área amostrada, entretanto apresentaram as maiores porcentagens de área amostrada com apenas um registro, 37% para o Cerrado e $\approx 50\%$ para a Caatinga (Figura 4A).

A comparação entre o número de registros observado e esperado para cada bioma mostra que a Mata Atlântica e o Pampa apresentam um número de registros superior ao esperado se os registros estivessem distribuídos uniformemente pelo Brasil. A Amazônia, o Cerrado e a Caatinga apresentam um número muito inferior de registros do que o esperado (Figura 5), sendo significativa a diferença entre número de registros observados e esperados ($\chi^2 = 6730,29$; $p < 0,001$). A área amostrada em cada bioma é significativamente correlacionada ao número de espécies (Coeficiente de Spearman $r = 1,00$, $p < 0,001$).

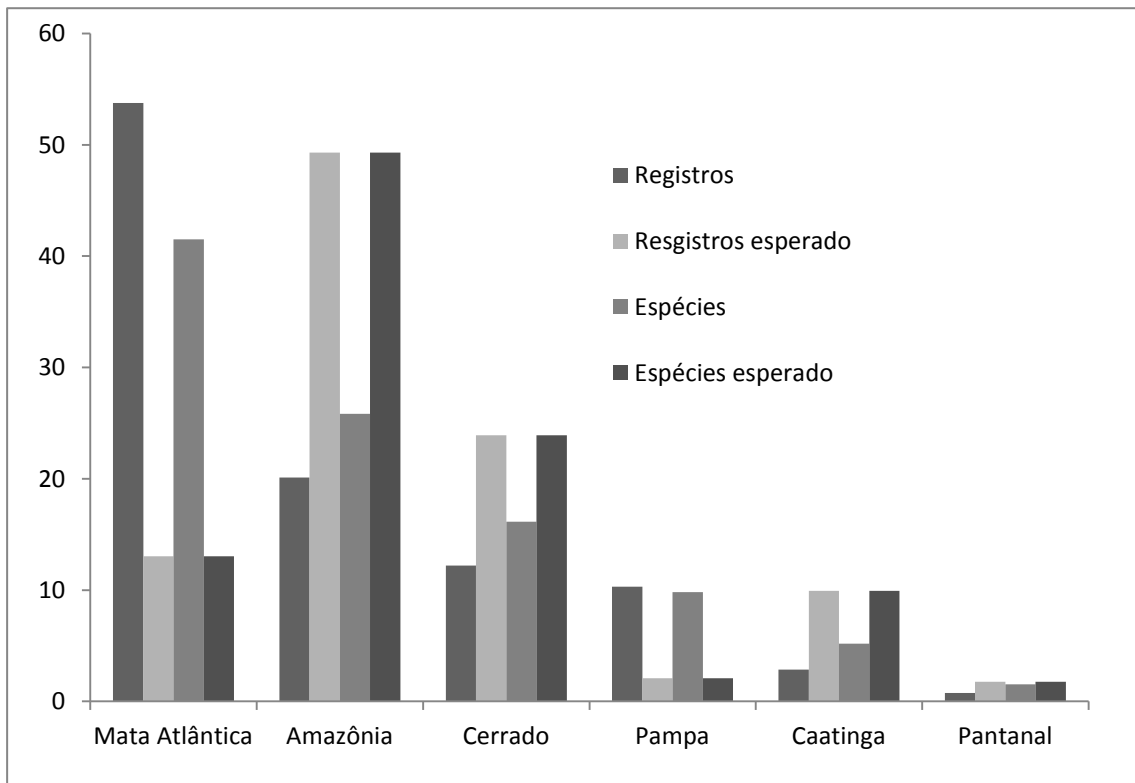


Figura 5: Porcentagem de registros de ocorrência de espécies de aranhas observado, esperado e porcentagem de riqueza em espécies, observada e esperada para cada bioma brasileiro. O número esperado foi calculado pela divisão do número total de registros para o Brasil, de forma proporcional à área de cada bioma. Os números sobre as barras indicam o número de espécies conhecidas para cada bioma.

O número de espécies por quadrículas é significativamente correlacionado com o número de registros ($r = 0,97$, $p < 0,001$) (Figura 6A). A reta na Figura 6A mostra o número esperado de espécies para cada quadrícula, de acordo com um modelo de relação linear entre esforço e riqueza em espécies. Várias quadrículas apresentaram riqueza acima do esperado pelo seu número de registros, como Manaus e algumas regiões do Rio de Janeiro. Essas quadrículas ocorrem em vários biomas, mas principalmente na Mata Atlântica e na Amazônia. Por outro lado, algumas quadrículas apresentam riqueza abaixo do esperado, particularmente nas áreas com maior concentração de registros nas regiões Sudeste e Sul, por exemplo, São Paulo e do Rio Grande do Sul.

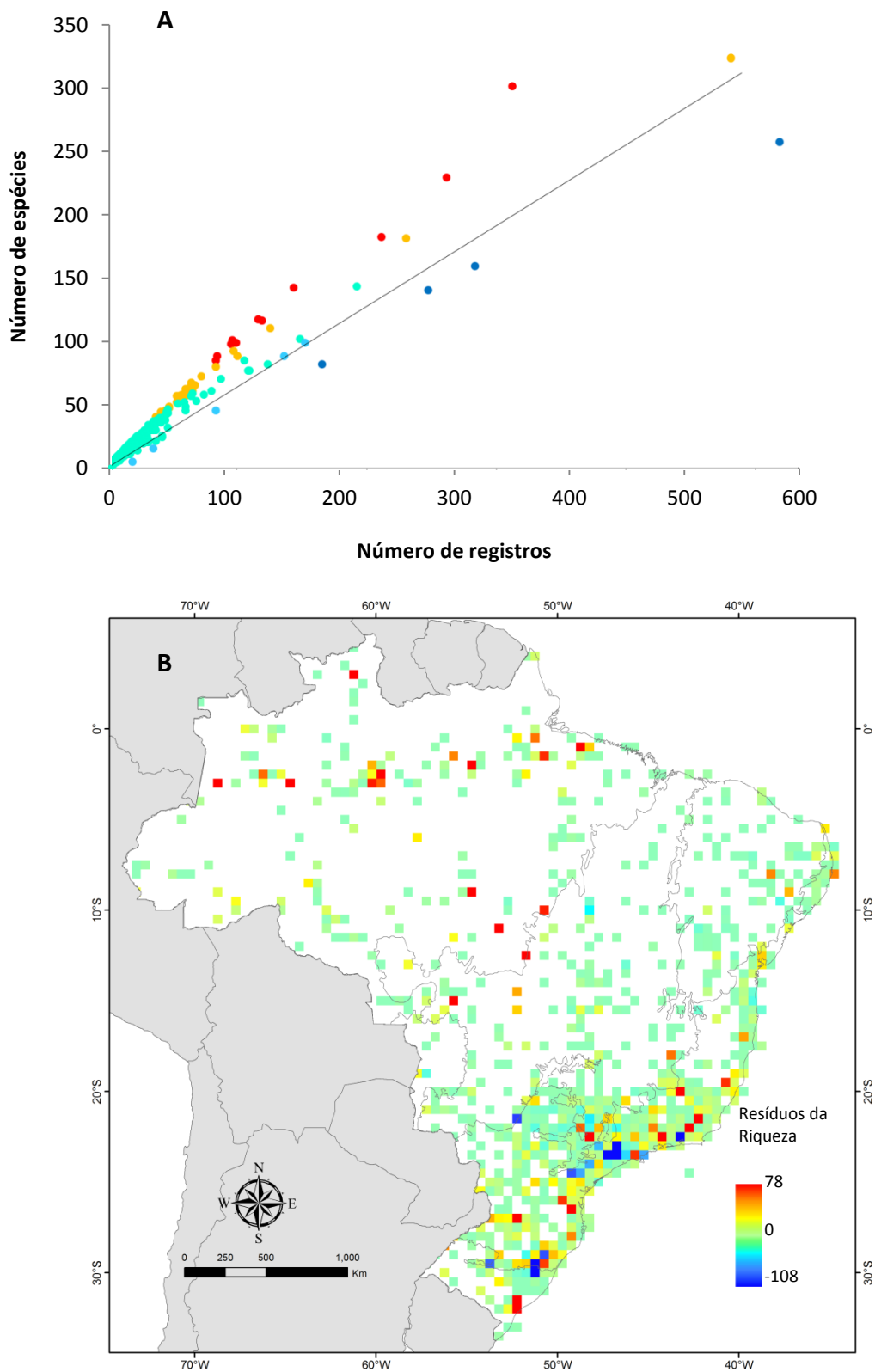


Figura 6: A: Relação entre o número de registros de ocorrência e o número de espécies de aranhas em quadrículas de 0,5° no Brasil. As cores dos pontos indicam as categorias de desvios da reta, usadas no mapa. B: Desvios no número de espécies, em relação ao esperado pelo modelo de regressão, em cada quadrícula.

DISCUSSÃO

Histórico de coletas e o efeito museu

O aumento nos registros de aranhas para o Brasil nos últimos anos e o grande aumento nas áreas do território brasileiro que foram amostradas (Figura 2 e Figura 3) podem estar relacionados ao aumento em investimentos, estudos taxonômicos e no número de especialistas (Marques & Lamas, 2004). As áreas melhor amostradas no Brasil são as que apresentam um longo histórico de coletas, e centros de pesquisa antigos e com coleções bastante representativas (principalmente Rio de Janeiro, São Paulo e Porto Alegre) (Brescovit, 1999; Lewinsohn & Prado, 2004). Isso reflete o chamado “efeito museu”, segundo o qual áreas próximas a centros de pesquisa são em geral melhor conhecidas (Hopkins, 2007; Sobral & Stehmann, 2009; Lewinsohn & Prado, 2004; Schulman *et al.*, 2007). As áreas com maior concentração de registros no país são, em geral, aquelas que apresentam registros mais antigos, e estão localizadas em torno de cidades mais ricas e populosas, próximas ao litoral. Essas foram, também, as áreas de colonização inicial do país. A concentração dessas áreas na Mata Atlântica explica o fato desse bioma brasileiro ser melhor amostrado (Figura 5). A maior riqueza em espécies na Mata Atlântica já foi observada também para Angiospermas (Sobral & Stehmann, 2009), platelmintos (Carbayo *et al.*, 2008), libélulas (De Marco & Vianna, 2005), colêmbolos (Culik & Zeppelini-Filho, 2003) e abelhas (Pinheiro-Machado *et al.*, 2002). Isso se deve provavelmente a um mesmo motivo, a influência do efeito amostral sobre a riqueza de espécies observada. Entretanto, os resultados da análise de resíduos da regressão entre riqueza em espécies e número de registros (Figura 6) mostram que a diversidade não é distribuída de forma homogênea neste bioma, mas que há regiões mais ricas em espécies que outras. Em particular, a região no entorno da capital do Rio de Janeiro apresentou a maior riqueza em espécies entre as quadrículas, muito acima do que seria esperado considerando seu número de registros (Figura 4 e Figura 6). De fato, essa região vem sendo reconhecida como uma área de grande riqueza também para outros grupos taxonômicos (Sobral & Stehmann, 2009; De Marco & Vianna, 2005).

Diferente da Mata Atlântica, os demais biomas brasileiros são muito pouco conhecidos quanto à riqueza e composição de sua fauna de aranhas. A maior parte desses biomas permanece sem registros e, mesmo a maioria das áreas já amostradas,

apresentam muito poucos registros. A variação de tamanho dos polígonos de Thiessen para os outros biomas mostra que eles foram amostrados até o momento de forma muito esporádica, com poucos locais concentrando a maioria dos registros. Em geral essas áreas representam localidades de fácil acesso, próximas a cidades ou a estradas e rios. Essa situação se repete pelo menos para libélulas que, embora melhor conhecidas na Mata Atlântica, apresentam poucos registros em outros biomas (De Marco & Vianna, 2005). Isso evidencia o próprio padrão de coletas nas regiões tropicais, onde, seja por difícil acesso, seja por falta de recursos financeiros, há no geral uma grande concentração de estudos em pequenas áreas, geralmente de acesso mais fácil, como rodovias ou na beira dos rios, como no caso da região amazônica (Ex: Freitag *et al.*, 1998; Kress *et al.*, 1998; Heyer *et al.*, 1999; Hopkins, 2007; Madeira *et al.*, 2008).

O padrão descrito acima é particularmente evidente na Amazônia. Embora este seja o segundo bioma em riqueza em espécies e número de registros, a maior parte de seu território permanece sem registros de ocorrência de aranhas. As áreas com mais registros estão próximas às maiores cidades, como Manaus e Belém (que também abrigam coleções – Brescovit, 1999) ou em áreas amostradas em projetos de inventários de longo prazo, como a Ilha de Maracá, em Roraima (Lise, 1998) e a Reserva Florestal Adolpho Ducke, em Manaus (Bonaldo *et al.*, 2009). Essas áreas provavelmente representam pontos de alta diversidade, já que elas apresentaram riqueza em espécies superior à esperada pelo modelo de regressão. Kier *et al.* (2005) demonstraram também que essa região se desvia do padrão geral de influência do esforço amostral sobre a riqueza observada, já que apesar de apresentar-se pobremente amostrada apresenta uma grande riqueza de espécies em escala global. Outras áreas com registros de ocorrência na Amazônia estão, em geral, associadas a vias de acesso, principalmente rios e estradas. Este parece ser um padrão comum não apenas para aranhas, mas para diferentes grupos taxonômicos estudados neste bioma (Ex: Freitag *et al.*, 1998; Kress *et al.*, 1998; Heyer *et al.*, 1999; De Marco & Vianna, 2005; Schulman *et al.*, 2007; Hopkins, 2007; Madeira *et al.*, 2008). A falta de informações sobre grande parte da biota dificulta seu estudo em escala geográfica, assim como a proposição de prioridades para conservação (Nelson *et al.*, 1990; Trejo-Torres & Ackerman, 2001; Henderson, 1991; Grand *et al.*, 2007; Soria-Auza & Kessler,

2008;Sastre & Lobo, 2009), o que é particularmente preocupante tendo em vista o atual ritmo de desmatamento da Amazônia (Fearnside, 2005).

A maior parte dos registros de ocorrência para o Pampa está concentrada nas proximidades de Porto Alegre (RS). Esta concentração se explica não somente pelo fato desta ser uma das maiores cidades do sul do Brasil, mas também por nela estarem duas importantes coleções de aranhas (Brescovit, 1999). Entretanto, é importante mencionar que esta área bem amostrada se encontra na área de transição entre o Pampa e a Mata Atlântica. Assim, é possível que muitas das espécies desta região não sejam típicas do Pampa. Se por um lado o entorno de Porto Alegre pode ser considerado muito bem amostrado, como mostram os resultados da análise de resíduos, a maior parte do Pampa permanece pobremente amostrada. Os resultados deste estudo mostram que o Pampa é um bioma relativamente bem conhecido, tanto em termos de riqueza em espécies e número de registros, considerando-se a sua área.

Apesar do bioma Cerrado ser considerado um *hotspot* da biodiversidade (Myers *et al.*, 2000) e ser o segundo maior bioma brasileiro em extensão (IBGE, 2007), apenas um quarto deste bioma apresenta registros de ocorrência de aranhas. Mesmo sua área estudada é pouco conhecida, já que quase metade das quadrículas amostradas apresenta apenas um registro. Entretanto, esse bioma apresentou o terceiro maior número de espécies, e apenas recentemente esse começou a ser investigado. Embora este bioma não apresente quadrículas com altíssima riqueza local, as regiões mais amostradas concentram-se próximo às cidades de Brasília e Goiânia, aproximadamente no centro do bioma. Assim, seria recomendável uma intensificação da amostragem de áreas periféricas do cerrado. Como o Cerrado ainda apresenta cerca de 44 % de sua cobertura vegetal original (Klink & Machado, 2005), está claramente sub-amostrado quanto a fauna de aranhas e sofre grandes pressões com perda de áreas naturais (Klink & Machado, 2005), ele deve ser considerado como prioritário para estudos futuros.

Dentre todos os biomas brasileiros, a Caatinga e o Pantanal são os menos conhecidos quanto à riqueza em espécies de aranhas. Diferente de todos os outros biomas, eles não mostram um grande crescimento no número de registros e sua área relativa amostrada permanece muito baixa. No que se refere à Caatinga, a presença de algumas quadrículas com riqueza acima do esperado para seu número de registros

(Figura 6), sugere que este bioma pode ser bem mais rico em espécies do que os dados disponíveis atualmente sugerem. De fato, embora este bioma tenha sido negligenciado em estudos taxonômicos para diversos grupos (Leal et al., 2005), alguns estudos recentes tem revelado uma biota distinta daquele de outras áreas do país (Bellini & Zeppelini, 2008; Cardoso & Queiroz, 2008; Leal *et al.*, 2005). Quanto ao pantanal, o número de registros para este bioma é tão baixo, que é virtualmente impossível com os dados disponíveis atualmente determinar o quão rico ele seria.

Relação de riqueza de espécies com esforço amostral

Os resultados deste estudo mostram que a percepção da riqueza em espécies de aranhas para o Brasil, em escala geográfica, é fortemente influenciada pela distribuição do esforço amostral. A correlação positiva observada entre a riqueza em espécies local e o número de registros não é restrita a aranhas, mas foi também observada para vários grupos taxonômicos (Costa *et al.*, 2000; Hopkins, 2007; Schulman *et al.*, 2007; Sobral & Stehmann, 2009). Uma vez que a relação entre esforço amostral e riqueza em espécies pode influenciar negativamente resultados de estudos biogeográficos (Sastre & Lobo, 2009; Soria-Auza & Kessler, 2008; Trejo-Torres & Ackerman, 2001; Henderson, 1991; Dennis *et al.*, 1999), é recomendável que o histórico de coletas dos táxons, e sua distribuição espacial, sejam levados em conta em estudos deste tipo (Soria-Auza & Kessler, 2008; Rosen, 1988; Costa *et al.*, 2000). Esse problema provavelmente é comum a toda a região tropical (ex: Freitag *et al.*, 1998) visto que esse padrão já foi observado em estudos de diversidade global (Kier *et al.*, 2005).

Os resultados deste estudo indicam que é possível quantificar a interferência do efeito amostral e obter informações mais seguras sobre a real distribuição da riqueza de espécies. A partir de um diagnóstico inicial como este, é possível tirar conclusões gerais sobre a distribuição espacial da diversidade (Ex: Soria-Auza & Kessler, 2008; Diniz-Filho *et al.*, 2010), seja pelo uso de estratégias estatísticas (Rangel *et al.*, 2010) ou de modelos preditivos de distribuição geográfica de espécies (Graham & Hijmans, 2006). Em particular, essas ferramentas podem ser úteis para direcionar esforços futuros de coleta, de modo a reduzir o viés amostral entre diferentes regiões e biomas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

Adis, J., Bonaldo, A. B., Brescovit, A. D., Bertani, R., Cokendolpher, J. C., Condé, B., Kury, A. B., Lourenço, W. R., Mahnert, V., Pinto-da-Rocha, R., Platnick, N. I.; Reddell, J. R., Rheims, C. A., Rocha, L. S., Rowland, J. M., Weygoldt, P., *et al.* 2002. Arachnida at “Reserva Ducke”, Central Amazonia/Brazil. *Amazoniana* 17: 1-14.

Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. 2004. A Global Species Assessment. The IUCN Species Survival Commission: 191.

Bonaldo, A. B., Brescovit, A. D., Höfer, H., Gasnier, T. R., & Lise, A. A. 2009. A araneofauna (Arachnida, Araneae) da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. In: C. R. V. D. Fonseca, C. M., J. A. Rafael, & E. N. Franklin (Eds.), A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke Estado Atual do Conhecimento Taxonômico e Biológico. Manaus.

Brandon, K., Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., & Silva, J. M. C. 2005. Brazilian conservation: challenges and opportunities. *Conservation Biology* 19: 595–761.

Brescovit, A. D. 1999. Araneae. In C. A. Joly & C. E. M. Bicudo (Eds.), Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX. Vol. 5, Invertebrados Terrestres. São Paulo (pp. 47-56).

Brooks, T. M., Mittermeier, R A, Fonseca, G. A. B. D., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C G, Pilgrim, J. D., & Rodrigues, A. S. L. 2006. Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313: 58-61.

Carbayo, F., Froehlich, M., Bettio, A., & Universit, C. 2008. Estado do conhecimento dos macroturbelários (Platyhelminthes) do Brasil. *Biota Neotropica* 8: 177-197.

Cardosa, D. B. O. S., & Queiroz, L. P. 2008. A New Species of *Senna* (Leguminosae, Caesalpinoideae) from Eastern Brazil. *A Journal for Botanical Nomenclature* 18: 140-143.

Coddington, J. A., & Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 565-592.

Collen, B., Ram, M., Zamin, T., & McRae, L. 2008. The tropical biodiversity data gap: addressing disparity in global monitoring. *Tropical Conservation Science* 1: 75-88.

Costa, L. P., Leite, Y. L. R., Fonseca, G. A. B., & Fonseca, M. T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872-881.

Culik, M. P., & Zeppelini-Filho, D. 2003. Diversity and distribution of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 12: 1119-1143.

De Marco, P., & Vianna, D. M. 2005. Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil – subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana* 6: 13-26.

Dennis, R. L. H., Sparks, T. H., & Hardy, P. B. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation* 3: 33-42.

Diniz-Filho, J. A. F., De Marco, P., & Hawkins, B. A. 2010. Defying the curse of ignorance : perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3: 172-179.

Fearnside, P. M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: History, Rates and Consequences. *Conservation Biology* 19: 680-688.

Ferrier, S., Powell, G. V. N., Richardson, K. S., Manion, G., Overton, J. M., Allnutt, F., Cameron, S. E., Mantle, K., Burgess, N. D., & P, D. 2010. Mapping More of Terrestrial Biodiversity for Global Conservation Assessment. *BioScience* 54: 1101-1109.

Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*. New York: Oxford University Press.

France, R., & Rigg, C. 1998. Examination of the “ founder effect ” in biodiversity research : patterns and imbalances in the published literature. *Diversity and Distributions* 4: 77-86.

Freitag, S., Hobson, C., Biggs, H. C., & Jaarsveld, A. S. V. 1998. Testing for potential survey bias : the effect of roads , urban areas and nature reserves on a southern African mammal data set. *Animal Conservation* 1: 119-127.

Gaston, K. J., & May, R. M. 1992. Taxonomy of taxonomists. *Nature* 356: 281-282.

Gaston, Kevin J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Graham, C. H., & Hijmans, R. J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15: 578-587.

Grand, J., Cummings, M. P., Rebelo, T. G., Ricketts, T. H., & Neel, M. C. 2007. Biased data reduce efficiency and effectiveness of conservation reserve networks. *Ecology Letters* 10: 364-374.

Harris, M. B., Tomas, W. M., Mourão, G., Silva, C. J., Guimarães, E., Sonada, F., & Fachim, E. 2005. Desafios para proteger o Pantanal brasileiro: ameaças e iniciativas em conservação. *Megadiversidade* 1: 156-164.

Henderson, I. M. 1991. Biogeography without Area ? *Australian Systematics Botany* 4: 59-71.

Heyer, W. R., Coddington, J., Kress, W. J., Acevedo, P., Cole, D., Erwin, T. L., Meggers, B. J., Pogue, M., Thorington, R. W., Vari, R. P., Weitzman, M. J., & Weitzman,

S. H. 1999. Amazonian biotic data and conservation decisions. *Environment and Biodiversity* 51: 372-385.

Hijmans, R. J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrantes, I., & Rojas, E. 2004. DIVA-GIS Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Manual: 91.

Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 34: 1400-1411.

IBGE. 2007. Área Territorial. Retrieved from [/www.ibge.gov.br/home/geociencias/cartografia/default_territ_area.shtm](http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/cartografia/default_territ_area.shtm).

Kent, J, with Myers, N, Mittermeier, R A, Mittermeier, C G, & Fonseca, G.A.B. 2000. Biodiversity and Hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H., & Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107-1116.

Klink, C. A., & Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.

Kress, W. J., Heyer, W. R., Acevedo, P., Coddington, J., Cole, D., Erwin, T. L., Meggers, B. J., Pogue, M., Thorington, R. W., Vari, R. P., Weitzman, M. J., & Weitzman, S. H. 1998. Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* 7: 1577-1587.

Leal, I. R., Silva, J. M. C., Tabarelli, M., & Lacher Jr, T. E. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade* 1: 139-146.

Lewinsohn, T. M., Freitas, V. L., & Prado, C. I. O. 2005. Conservação de invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Megadiversidade* 1: 62-69.

Lewinsohn, T. M., & Prado, P. I. 2004. Biodiversidade Brasileira: Síntese do estado atual do conhecimento. São Paulo: Contexto.

Lewinsohn, T. M., & Prado, P. I. 2005. How Many Species Are There in Brazil ? *Conservation Biology* 19: 619-624.

Lise, A. A. 1998. Arachnids of the Ilha de Maracá - Notes on the spiders of the Ilha de Maracá. In W. Milliken & J. Ratter (Eds.), *Maracá The biodiversity & environment of an Amazonian Rainforest*. (pp. 377-380).

Lomolino, M. V. 2004. Conservation biogeography. In M. V. Lomolino & L. R. Heaney (Eds.), *Frontiers of biogeography*. Sunderland: Sinauer (pp. 293-296).

Machado, A. B. M., Drummond, G. M., & Paglia, A. P. 2008. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção (A. B. M. Machado, G. M. Drummond, & A. P. Paglia, Eds.). Brasília, DF: MMA: Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas.

Madeira, J. A., Ribeiro, K. T., Oliveira, M. J. R., Nascimento, J. S., & Paiva, C. D. L. 2008. Distribuição espacial do esforço de pesquisa biológica na Serra do Cipó, Minas Gerais: subsídios ao manejo das unidades de conservação da região. *Megadiversidade* 4: 233-247.

Marques, A. C., & Lamas, C. J. E. 2004. Sistemática zoológica no Brasil: estado da arte, expectativas e sugestões de ações futuras.

Mittermeier, R. A., & Robles-Gil, P. 1997. Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations. In R. A. Mittermeier (Ed.), S.C., Mexico: CEMEX, Agrupación Serra Madre.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Nelson, B. W., Ferreira, C. A. C., Silva, M. F. da, & Kawasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.

Peres, C. A. 2005. Why We Need Amazonian Mega-reserves. *Conservation Biology* 19: 728-733.

Pinheiro-Machado, C., Santos, I. A. D., Imperatriz-Fonseca, V. L., Kleinert, A. D. M. P., & Silveira, F. A. D. 2002. Brazilian Bee Surveys: State of Knowledge, Conservation and sustainable use (P. Kevan & I. Fonseca, Eds.). Brasília: Pollinating Bees.

Platnick, N. I. 2010. The world spider catalog, version 10.5. American Museum of Natural History. Retrieved April 12, 2010, from <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>

Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. 2010. SAM : a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.

Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated approach to the Study of Animal and Plant distributions*. (pp. 437-481).

Ruppert, E. E., Fox, R. S., & Barnes, R. D. 2005. *Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva*. São Paulo: Roca.

Sastre, P., & Lobo, J. M. 2009. Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns. *Biological Conservation* 142: 462-467.

Schulman, L., Toivonen, T., & Ruokolainen, K. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography* 34: 1388-1399.

Sobral, M., & Stehmann, J. R. 2009. An analysis of new angiosperm species discoveries in Brazil (1990–2006). *Taxon* 58: 227-232.

Soria-Auza, R. W., & Kessler, M. 2008. The influence of sampling intensity on the perception of the spatial distribution of tropical diversity and endemism : a case study of ferns from Bolivia. *Diversity and Distributions* 14: 123-130.

Trejo-Torres, J. C., & Ackerman, J. D. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28: 775-794.

Walther, B. A., & Moore, J. L. 2005. The concepts of bias , precision and accuracy , and their use in testing the performance of species richness estimators , with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815-829.

Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11: 3-24.

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

Wise, D. H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press.

CAPÍTULO II

PREDIÇÃO DE RIQUEZA DE ESPÉCIES E ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA COLETA DE ARANHAS NO BRASIL A PARTIR DE MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA POTENCIAL

RESUMO

A definição de estratégias para conservação depende de informações sobre a taxonomia e a distribuição espacial da biodiversidade. Entretanto, esse conhecimento permanece incompleto, particularmente nos trópicos, onde se encontra a maior parte da biodiversidade e os recursos para pesquisas são escassos. Assim, a conservação e estudo da biodiversidade nesses locais seriam particularmente beneficiados pela aplicação de métodos que permitam o direcionamento de esforços de coleta em áreas prioritárias. Recentemente foi implementada uma ferramenta de estimativa de riqueza em escala geográfica no programa DivaGis que possibilita o uso de estimadores de riqueza tradicionais em escala geográfica. Apesar de ser uma alternativa para predição de riqueza de espécies em áreas pouco conhecidas, mesmo quando utilizado em escala geográfica, estes métodos não preveem riqueza em outras áreas. Além disso, esses estimadores são em geral influenciados por variações de esforço amostral. Os métodos de modelagem de distribuição potencial têm se mostrado poderosas ferramentas na predição da distribuição de espécies e podem ser uma alternativa para predição de riqueza de espécies em áreas desconhecidas. O objetivo deste capítulo é modelar a riqueza de espécies de aranhas no Brasil com base em variáveis ambientais, por meio da modelagem de distribuição potencial, testar a influência do viés de coleta no modelo de riqueza de espécies e comparar sua eficácia com os métodos tradicionais de estimativa de riqueza de espécies em escala geográfica, implementados no programa DivaGIS. Finalmente, a partir de um modelo preditivo de riqueza de espécies, propor áreas prioritárias para futuros inventários de aranhas. Para modelar a riqueza de espécies de aranhas do Brasil foram utilizadas 2402 espécies com 9285 registros. Foi utilizado o algoritmo de Distância Ambiental Euclidiana para modelar a distribuição potencial das espécies. Após a modelagem de todas as espécies, os mapas de distribuição potencial foram somados a fim de se obter a distribuição da riqueza potencial de espécies de aranhas para o Brasil. Para generalizar o mapa de riqueza, e suprimir possíveis problemas relacionados ao modelo, este foi interpolado por meio do método de kernel. A riqueza em espécies também foi calculada através de dois estimadores tradicionais, Chao2 e Jackknife, pelo programa DivaGis. A relação entre o esforço amostral e a riqueza estimada pelo Chao2, Jackknife e pela modelagem de riqueza foi analisada através regressão linear. O mapa do modelo de riqueza foi

subtraído de um mapa de esforço amostral (medido pelo número de registros) para gerar um mapa de áreas prioritárias para inventários. A modelagem de riqueza potencial indicou três grandes áreas, aproximadamente contínuas, de alta riqueza em espécies, localizadas principalmente na Amazônia, na Mata Atlântica e em parte do Cerrado do sudeste. O modelo de riqueza em espécies extrapolou consideravelmente a riqueza em grandes áreas do país, e foi mais acentuada em grande parte da Amazônia, na Mata Atlântica e no Cerrado do sudeste. Os resultados indicam que o modelo de riqueza em espécies foi menos influenciado pelo esforço amostral que os métodos tradicionais de estimativa de riqueza. O mapa de áreas prioritárias para inventários indicou que mais de 74% do território brasileiro apresenta um valor de prioridade superior a 0,5; numa escala de 0 a 1. As regiões do entorno das capitais de São Paulo, Rio de Janeiro e do Rio Grande do Sul foram aquelas com menor prioridade, enquanto que 90% da área da Amazônia (com exceção do entorno de Manaus), englobou áreas com maior prioridade. O Cerrado e o Pantanal também tiveram mais de 90% de sua área classificada com prioridade acima de 0,5. Em contraste, a Caatinga e o Pampa apresentaram as menores áreas com prioridade acima de 0,5, apenas 10 e 15%, respectivamente. Quanto à Mata Atlântica, cerca de 50% de sua área apresenta valores de prioridade acima de 0,5. Entretanto, apenas metade dessas têm prioridade alta (acima de 0,65), principalmente em áreas de floresta semidecídua no estado de Minas Gerais.

INTRODUÇÃO

As estratégias para conservação dependem de informações sobre a taxonomia e a distribuição espacial da biodiversidade (Grand *et al.*, 2007). Entretanto, esse conhecimento a cerca da biodiversidade permanece incompleto, particularmente nos trópicos, onde ainda há um grande número de espécies não descritas (Déficit Lineano) ou de distribuição geográfica muito pouco conhecida (Déficit Wallaceano) (Lomolino, 2004, Kier *et al.*, 2005; Whittaker *et al.*, 2005). Esses problemas são especialmente pronunciados em países tropicais em desenvolvimento, onde se concentra a maior parte da biodiversidade do planeta, mas também onde há poucos recursos para estudos taxonômicos, biogeográficos e de biologia da conservação; poucos especialistas e acelerado ritmo da destruição de áreas naturais (Myers *et al.*, 2000). Assim, a conservação e estudo da biodiversidade nesses locais seriam particularmente beneficiados pela aplicação de métodos que permitam o direcionamento de esforços de coleta em áreas prioritárias.

Embora informações sobre a distribuição geográfica de organismos sejam essenciais para a biologia da conservação, seu uso exige cautela, especialmente no que se refere à sua qualidade e completude. De fato, informações disponíveis sobre a distribuição das espécies são frequentemente enviesadas em termos espaciais e ambientais (Dennis *et al.*, 1999; Hortal *et al.*, 2008; Sastre & Lobo, 2009). Por exemplo, espécies facilmente detectáveis ou carismáticas frequentemente tem sua distribuição geográfica melhor conhecida. Da mesma forma, locais próximos a centros de pesquisa, áreas protegidas ou estradas e rios possuem maior densidade de registros de ocorrência de espécies (Possingham *et al.*, 2000). Como resultado, banco de dados de biodiversidade, apesar de extremamente úteis, podem apresentar fortes limitações para determinados grupos e/ou regiões geográficas (Hortal *et al.*, 2007; Soberón *et al.*, 2007). Esses fatores, assim como a falta de compilações do conhecimento sobre a distribuição das espécies (Capítulo I) dificultam e podem comprometer conclusões sobre a distribuição da riqueza de espécies e a proposição de áreas prioritárias para amostragem e conservação (Grand *et al.*, 2007).

Diante da escassez de informações sobre a distribuição de espécies, métodos de previsão de distribuição geográfica podem ser uma alternativa para projetos de

estudo e conservação da biodiversidade. Recentemente foi implementada uma ferramenta de estimativa de riqueza em escala geográfica no programa DivaGis (Hijmans *et al.*, 2004), que possibilita o uso de estimadores riqueza tradicionais em escala geográfica. Apesar de ser uma alternativa para predição de riqueza de espécies em áreas pouco conhecidas (ex: Schulman *et al.*, 2007), mesmo quando utilizado em escala geográfica, estes métodos não preveem riqueza em outras áreas. Além disso, esses estimadores são em geral influenciados por variações de esforço amostral (Palmer, 1990).

Métodos de modelagem de distribuição potencial têm se mostrado poderosas ferramentas na predição da distribuição de espécies (Ex: Pearson *et al.*, 2007; Siqueira *et al.*, 2009). Esses métodos utilizam dados georreferenciados de ocorrência de espécies e variáveis ambientais para produção de modelos de nicho ecológico a partir de um determinado algoritmo, que, posteriormente, são projetados em mapas, predizendo assim áreas potenciais de ocorrência da espécie (Elith *et al.*, 2006). Uma forma alternativa de utilização desse método é a predição da riqueza potencial das áreas por meio do somatório de modelos resultantes de várias espécies (Garcia, 2006), o que pode auxiliar no direcionamento de práticas conservacionistas (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005). Informações sobre riqueza potencial de áreas pouco conhecidas podem também indicar áreas prioritárias para inventários futuros (Raxworthy *et al.*, 2003; Gaubert *et al.*, 2006).

A utilização da modelagem de distribuição potencial de espécies assume como pressuposto que variáveis ambientais são as principais preditoras de riqueza de espécies, o que vem sendo sustentado por diversos estudos (ex: Costa *et al.*, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2008; Terribile *et al.*, 2009). Mesmo que esse pressuposto não seja totalmente verdadeiro, e outros fatores também influenciam na riqueza de espécies, no caso de dados de distribuição de espécies com grandes lacunas de coleta essa pode ser uma forma interessante de abordagem inicial para direcionar estudos posteriores, pois pode prever riqueza em áreas não amostradas a partir de pequenos conjuntos de dados de ocorrência (Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2007).

O atual conhecimento sobre a distribuição da maioria das espécies de aranhas ainda é insatisfatório e a distribuição espacial da riqueza de espécies é fortemente influenciada pelo esforço amostral (Capítulo I). Assim, o uso de modelos de

distribuição potencial com base em variáveis ambientais é uma boa alternativa para extrapolação desse tipo de dados e para proposição de áreas prioritárias para inventários. Este capítulo tem como objetivo modelar a riqueza de espécies de aranhas no Brasil com base em variáveis ambientais, por meio da modelagem de distribuição potencial. Como os dados apresentam um forte viés de esforço amostral, testamos a influência do viés de coleta no modelo de riqueza de espécies e comparamos sua eficácia com os métodos tradicionais de estimativa de riqueza de espécies em escala geográfica propostos no programa DivaGIS (Hijmans *et al.*, 2004). Finalmente, a partir de um modelo preditivo de riqueza de espécies, propomos áreas prioritárias para futuros inventários de aranhas.

MATERIAL E MÉTODOS

Modelagem de riqueza potencial

Para modelar a riqueza de espécies de aranhas do Brasil foram utilizadas 2210 espécies com 9285 registros (Anexo 2) obtidas do banco de dados de aranhas do Brasil (ver Introdução geral). Foram selecionadas apenas registros de ocorrência que apresentassem coordenadas geográficas na publicação original ou que tiveram suas coordenadas determinadas pelo critério 1 (Introdução geral). A maioria das espécies estudadas tem sua distribuição geográfica pouco conhecida, já que 1401 espécies apresentam apenas 1 registro de ocorrência. Apenas 210 espécies analisadas podem ser descritas como razoavelmente conhecidas, apresentando 10 ou mais registros. Embora este capítulo seja baseado em uma parte do banco de dados de aranhas do Brasil, o padrão de distribuição de registros e de riqueza em espécies no país são semelhantes àquele descrito no Capítulo I (veja Figura 4, capítulo I).

O fato da maioria das espécies estudadas neste capítulo serem representadas por poucos registros impossibilita o uso da maioria dos métodos de modelagem de distribuição potencial (Siqueira *et al.*, 2009). Entretanto, existem métodos que utilizam somente dados de presença avaliando a similaridade ambiental com as ocorrências observadas no espaço ambiental (Carpenter *et al.*, 1993; Skov, 2000). Esses métodos podem ser utilizados a partir de poucos pontos, devido à sua simplicidade (Siqueira *et al.*, 2009). Neste estudo usamos o algoritmo de Distância Ambiental Euclidiana (Carpenter *et al.*, 1993), que permite modelar de forma satisfatória até mesmo espécies representadas por apenas um registro (Siqueira *et al.*, 2009). Além disso, devido ao grande número de espécies utilizadas, espera-se que as imprecisões de cada modelo gerado não afetem muito o modelo de riqueza. Todas as análises de distribuição potencial foram feitas através do programa OpenModeller (Sutton *et al.*, 2010).

Os dados bioclimáticos incluídos no modelo foram obtidos no WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), com resolução de 2,5' (aproximadamente 5km no Equador). Foram selecionadas sete variáveis ambientais: temperatura média, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, pluviosidade média, pluviosidade máxima do mês mais úmido, pluviosidade mínima do mês mais

seco e altitude. Estas variáveis foram escolhidas por representarem informações climáticas gerais e abrangentes, indicando não só diferenças climáticas entre locais, mas também sua sazonalidade. Além disso, devido ao grande número de espécies utilizadas para modelagem de riqueza, foi inviável avaliar a correlação entre as variáveis climáticas para cada espécie. Logo, o número de variáveis foi limitado para diminuir a influência da multicolinearidade entre elas sobre os resultados. A escolha da resolução de 2,5' foi feita para corresponder com a acurácia dos registros de ocorrência das espécies.

Após a modelagem de todas as espécies os mapas de distribuição potencial foram somados a fim de se obter a distribuição da riqueza potencial de espécies de aranhas para o Brasil. Não foram utilizados pontos de corte para a distribuição potencial das espécies, já que esses seriam arbitrários e não totalmente confiáveis, já que são baseados principalmente em pseudo-ausências (Lobo *et al.*, 2008).

Uma vez que a distribuição do número de registros de espécies de aranhas ao longo do território brasileiro apresenta autocorrelação (ver capítulo I), seu uso poderia levar à predominância de algumas variáveis nos modelos gerados, produzindo assim mapas com mudanças abruptas de valores de riqueza na paisagem, além de ilhas de baixa riqueza. Mesmo que essas variações não sejam um artefato da modelagem, os dados usados como base neste estudo não são suficientemente detalhados a ponto de sustentar variações tão finas de riqueza. Assim, os valores de riqueza em espécies foram generalizados espacialmente através de interpolação. Foram marcados pontos equidistantes (Figura 7), distribuídos sobre todo o território brasileiro e separados 0,5° uns dos outros. Os valores do modelo de riqueza extraídos desses pontos foram interpolados com o interpolador de densidade kernel (Bailey & Gatrell, 1995). Como esse método pondera a interpolação por meio de uma variável de interesse e por meio da distância entre cada ponto e seus vizinhos, a utilização de pontos equidistantes retira a influência da distância entre os pontos e interpola os valores apenas com base na variável de interesse (Figura 7), neste caso, a riqueza potencial em espécies. Como esse interpolador utiliza uma área de busca de pontos vizinhos (Bailey & Gatrell, 1995), nós utilizamos o valor de 1° como área de busca, já que assim os valores dos pontos vizinhos estariam no limite da área de busca do interpolador, não interferindo assim nos resultados da modelagem de riqueza. Assim foi possível criar um mapa de

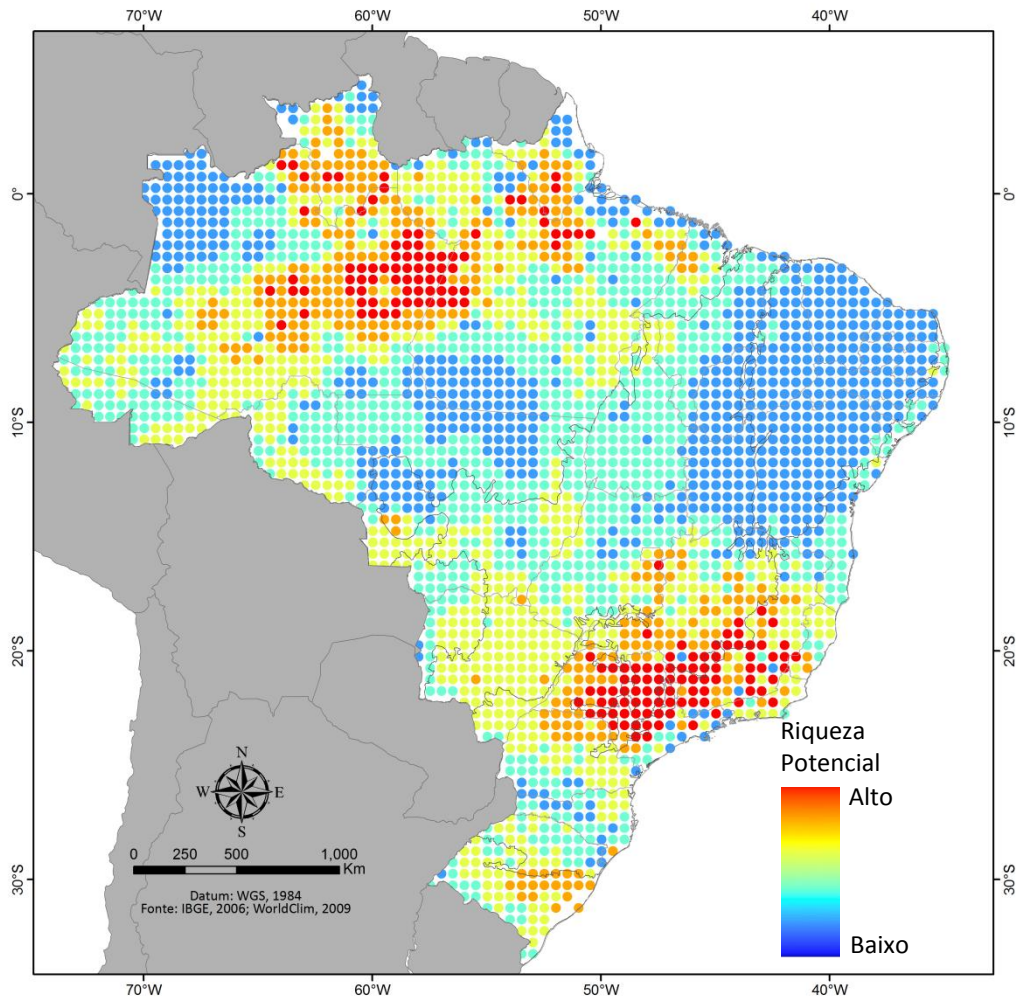


Figura 7 : Pontos equidistantes utilizados para interpolação do modelo, as cores indicam os valores de riqueza utilizados na interpolação de kernel.

distribuição de riqueza potencial com limites mais suavizados e sem grandes diferenças abruptas de valores sobre a paisagem.

Para descrever as diferenças entre a distribuição de riqueza observada e aquela predita pelo modelo, foi construído um mapa de riqueza em espécies de aranhas em quadrículas de 0,5° no programa DivaGis (Hijmans *et al.*, 2004). Os valores de riqueza de cada quadrícula foram interpolados pelo método kernel, através dos mesmos pontos equidistantes mencionados acima. Os mapas de distribuição da riqueza de espécies, observada e estimada pelo modelo, foram reclassificados para uma escala de 0 a 1. Os valores de riqueza dos dois mapas foram subtraídos pixel a pixel, gerando um mapa de diferenças entre riqueza observada e estimada.

Influência do efeito amostral e comparação de métodos

A riqueza em espécies ao longo do mapa do Brasil foi calculada também através de dois estimadores tradicionais, Chao2 e Jackknife, conforme implementados no programa DivaGis (Hijmans *et al.*, 2004). A riqueza em espécies de cada quadrícula de 0,5° foi estimada a partir da riqueza observada e do número de registros em cada quadrícula, para os dois métodos. Os valores de riqueza estimada para cada quadrícula, a partir de cada método, foram interpolados pelo método kernel com pontos equidistantes, como descrito acima. A relação entre o esforço amostral (medido pelo número de registros) e a riqueza estimada pelo Chao2, Jackknife e pela modelagem de nicho ecológico foi analisada através de regressão linear. O mapa da distribuição da riqueza estimada de espécies foi reclassificado para uma escala de 0 a 1. Para obtenção das amostras utilizadas na correlação foram extraídos os valores do número de registros, número de espécies estimadas pelos estimadores de riqueza e valor de riqueza da modelagem a partir de pontos equidistantes (0,5°) plotados sobre o Brasil com a ferramenta HawthTools (Beyer, 2007).

Áreas prioritárias para inventários

O mapa de áreas prioritárias para inventários de aranhas no Brasil foi construído a partir da comparação entre o mapa de riqueza potencial e o mapa de variação espacial de esforço amostral. O esforço amostral empreendido ao longo do território nacional foi expresso indiretamente pelo número de registros de ocorrência em quadrículas de 0,5°, usando o programa DivaGIS (Hijmans *et al.*, 2004). Para tornar este mapa comparável ao mapa de riqueza potencial, os valores de esforço amostral das quadrículas foram interpolados pelo método kernel, a partir dos mesmos pontos equidistantes usados acima. Este procedimento gerou um mapa de superfície de esforço amostral, que expressa o número de registros de forma contínua.

Os valores de número de registros e de riqueza potencial de espécies ao longo dos mapas foram reclassificados em uma escala de 0 a 1. Em seguida os valores de riqueza potencial foram subtraídos dos valores de esforço amostral, pixel a pixel, gerando um mapa de áreas prioritárias para inventários futuros. Esse mapa indica valores mais altos para áreas com maior riqueza potencial e menor esforço amostral (alta prioridade), e valores mais baixos para áreas com menor riqueza potencial e

maior esforço amostral (menor prioridade). Todas as etapas de confecção e edição de mapas foram feitas utilizando o programa ArcGis 10.

RESULTADOS

Modelagem de riqueza potencial

A modelagem de distribuição potencial de espécies gerou um mapa de riqueza potencial indicando três grandes áreas, aproximadamente contínuas, de alta riqueza em espécies (Figura 8 e Figura 9). Essas áreas englobam grande parte da Amazônia, a Mata Atlântica e parte do Cerrado do sudeste do Brasil. Essas áreas são limitadas por faixas de riqueza intermediária e baixa nas regiões central, sul e nordeste (Figura 9). As áreas de menor riqueza potencial se concentraram principalmente no sul e noroeste da Amazônia e no nordeste do Brasil (incluindo a Caatinga e partes do Cerrado). O mapa resultante do somatório da distribuição potencial das espécies apresentou faixas de mudança abrupta de riqueza e ilhas de baixa riqueza, especialmente na Amazônia e na região sudeste do Brasil (Figura 8). Em algumas regiões da Amazônia essas ilhas têm contornos aproximadamente circulares, enquanto que no sudeste e na região de

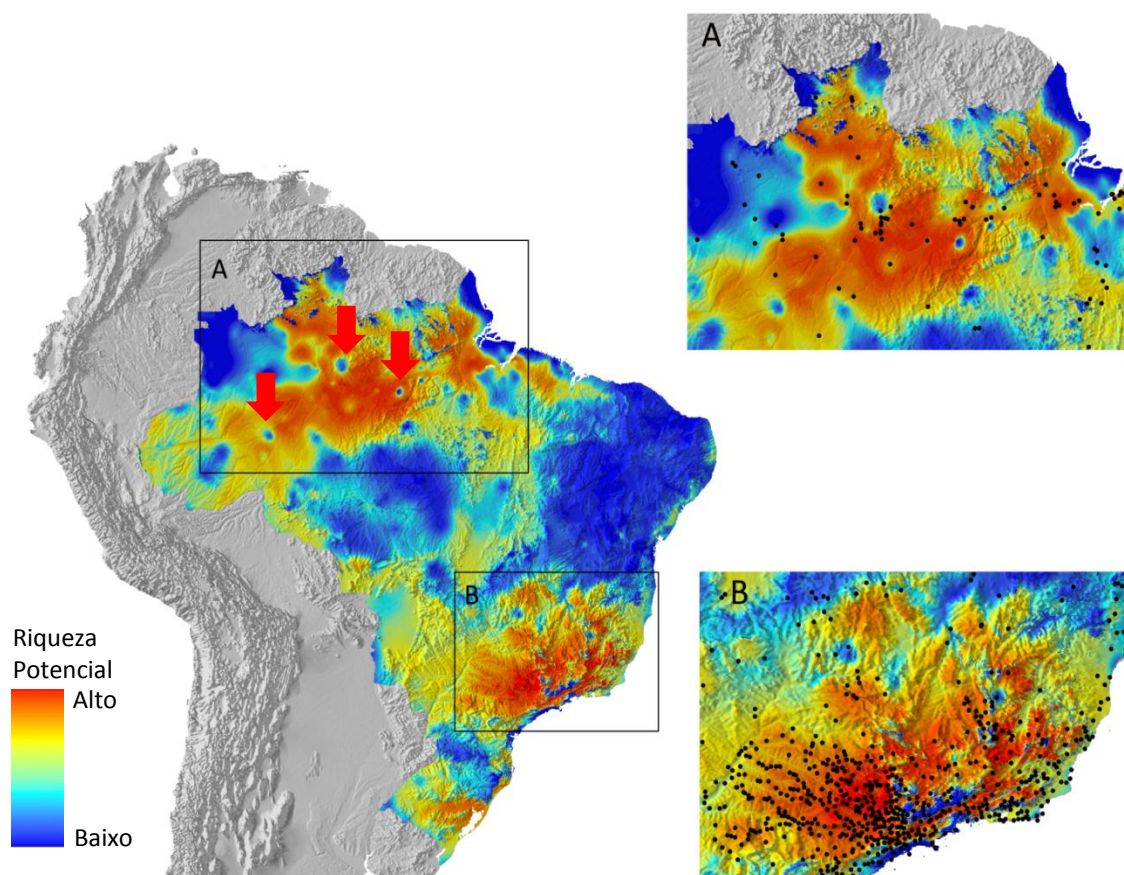


Figura 8: Estimativa de riqueza em espécies de aranhas para o Brasil, baseada no somatório de modelos de distribuição geográfica potencial de 2402 espécies. Setas vermelhas indicam ilhas de baixa riqueza potencial em meio a uma área de grande riqueza. A: detalhe da Amazônia, mostrando os pontos de ocorrência das espécies utilizados para modelagem. B: detalhe da região sudeste do Brasil, com os pontos utilizados para modelagem. Observe que há poucos pontos em regiões de grande altitude.

Roraima elas coincidem aproximadamente com localidades de grande altitude na Serra do Mar, na Serra da Mantiqueira, na Cadeia do Espinhaço e no Monte Roraima. A maioria dessas ilhas foram suprimidas com a interpolação dos valores de riqueza (Figura 9), embora algumas lacunas amplas tenham permanecido (por exemplo, na Amazônia ocidental).

O somatório dos modelos de distribuição potencial de espécies extrapolou consideravelmente a riqueza em espécies de grandes áreas do país (Figura 10A). Esta extrapolação foi mais acentuada em grande parte da Amazônia, na Mata Atlântica e no Cerrado do sudeste. As informações originais do banco de dados indicam que 75% da área amostrada do Brasil teria baixa riqueza em espécies. Os resultados da modelagem de riqueza reduzem este porcentual para 20%, enquanto que a área com alta riqueza aumentou de 1% para 8% do território do país (Figura 10B).

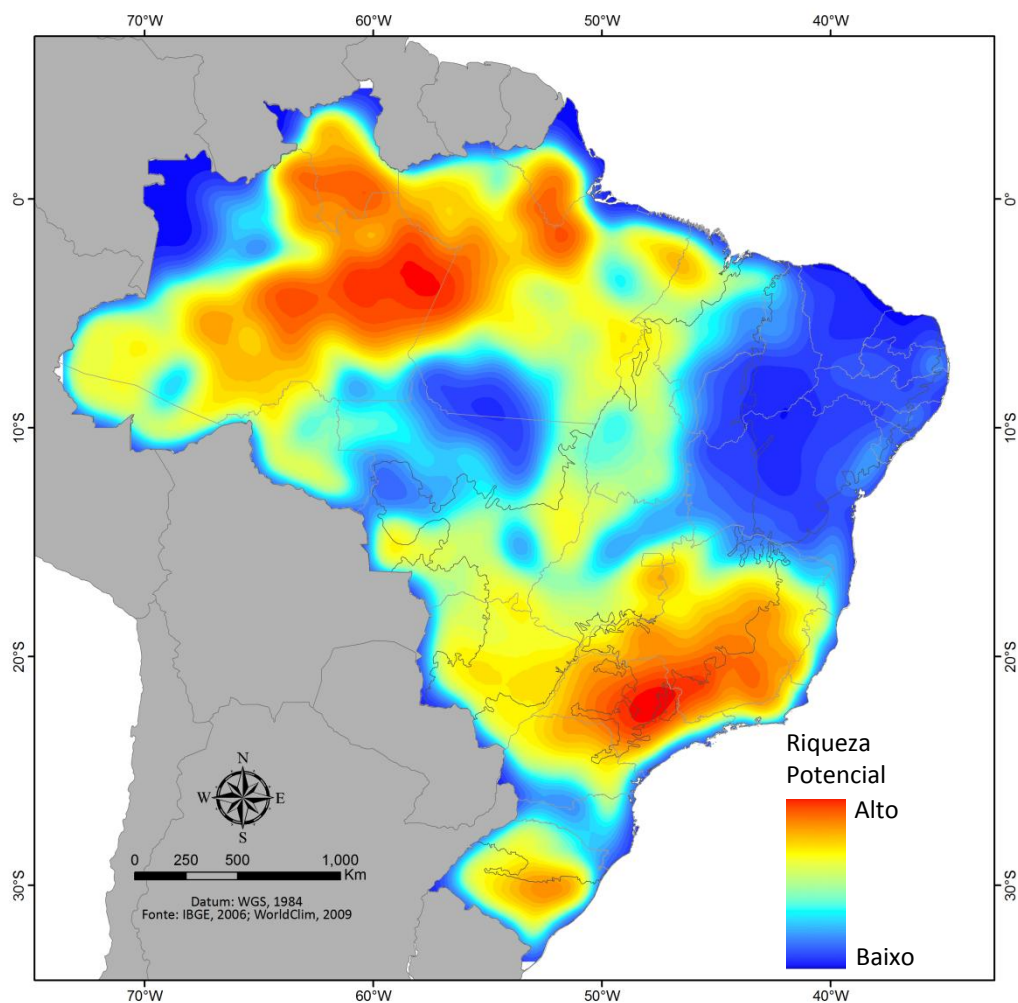


Figura 9: Estimativa de riqueza em espécies de aranhas para o Brasil, baseado somatório de modelos de distribuição geográfica potencial de 2402 espécies e interpolado através do método kernel para pontos equidistantes (para mais detalhes, veja Material e métodos).

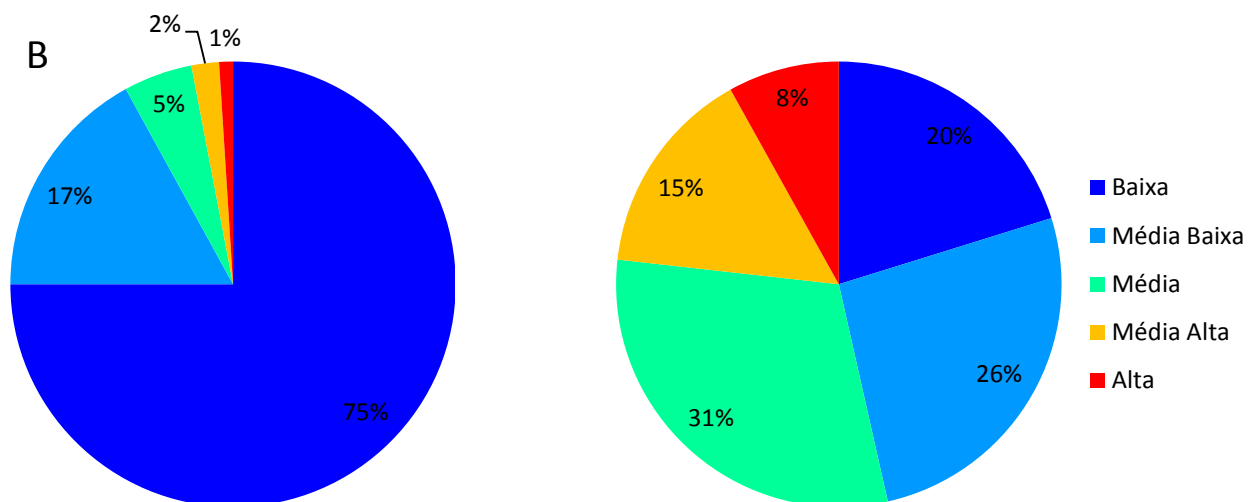
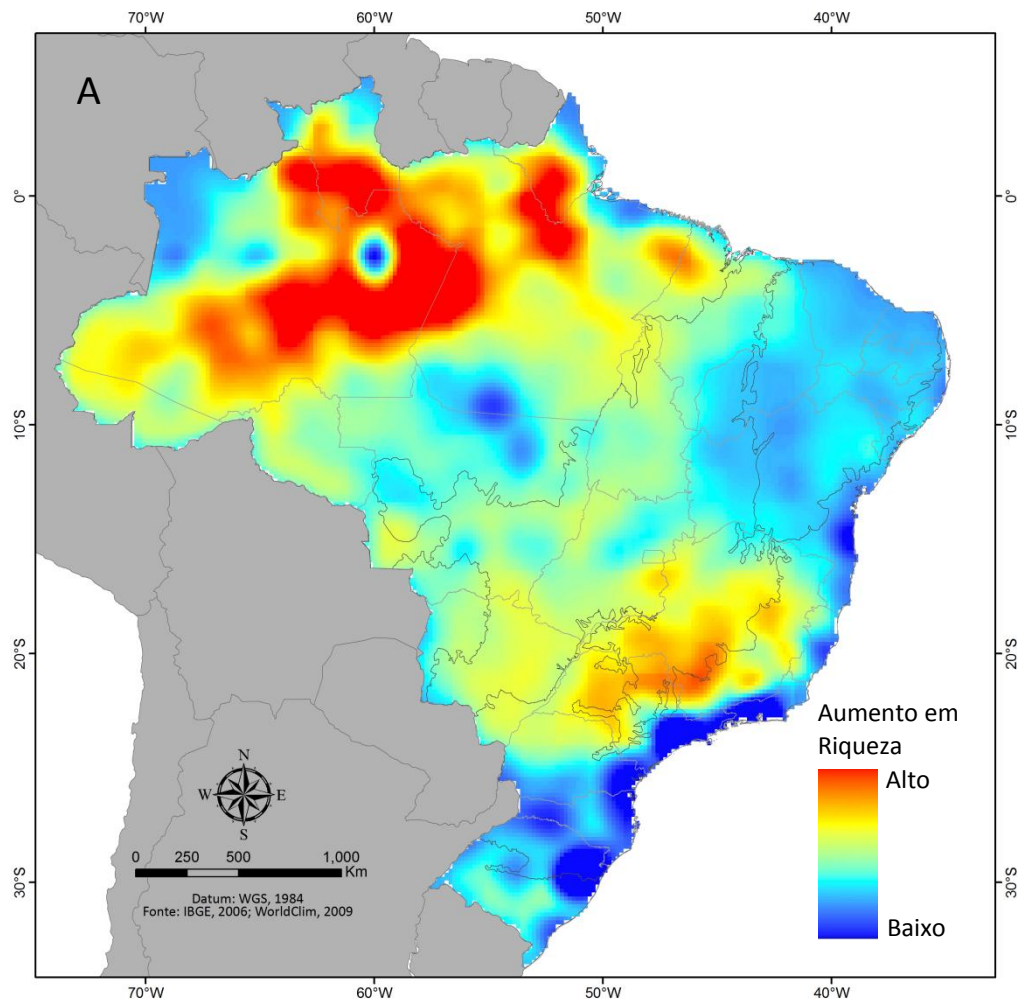


Figura 10: Diferença entre a riqueza em espécies de aranhas observada e estimada por modelagem de distribuição potencial. A: Mapa de diferenças entre riqueza observada e esperada. B: Porcentagem da área do país em categorias e riqueza observada (esquerda) e estimada (direita). As classes de riqueza foram definidas pela classificação em intervalos naturais do ArcGIS 9.3.

Todos os métodos de extrapolação de riqueza em espécies apresentaram resultados correlacionados ao número de registros (Figura 11). Entretanto, a influência

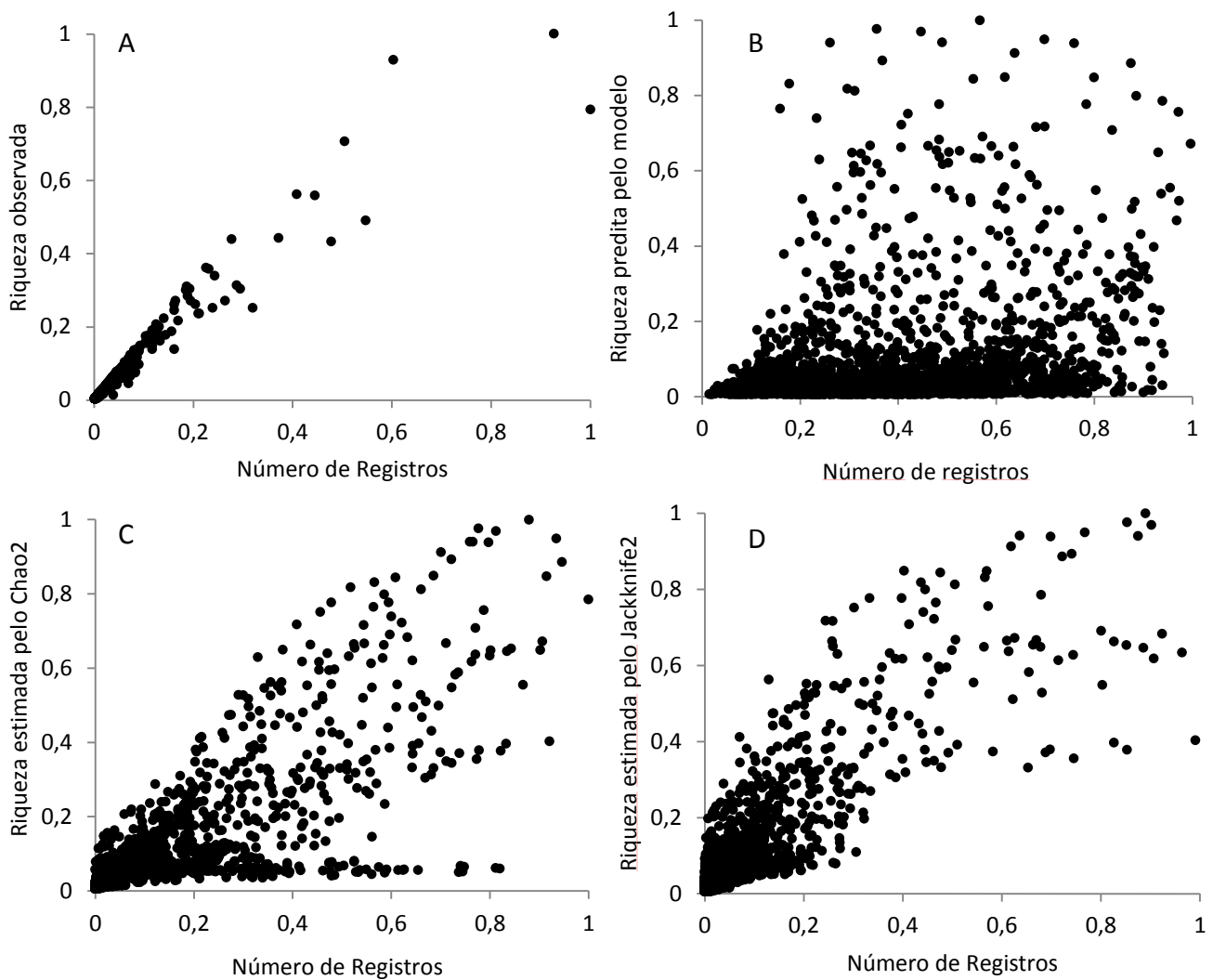


Figura 11: Relação entre número de registros e riqueza em espécies de aranhas no Brasil. A: Riqueza observada. B: Riqueza estimada através do somatório de modelos de distribuição potencial. C: Riqueza estimada através do Chao2. D: Riqueza estimada através do Jackknife2.

do esforço amostral foi menor para a modelagem de riqueza ($r=0,29$, $p<0,001$), se comparada ao Chao2 ($r=0,80$, $p<0,001$) e ao Jackknife2 ($r=0,86$, $p<0,001$).

Áreas prioritárias para inventários

O mapa de áreas prioritárias para inventários indicou que mais de 74% do território brasileiro apresenta um valor de prioridade superior a 0,5; numa escala de 0 a 1 (Figura 12). As regiões entorno das capitais de São Paulo, Rio de Janeiro e do Rio Grande do Sul foram aquelas com menor prioridade, enquanto que a maior parte da Amazônia (com exceção do entorno de Manaus), englobou as áreas com maior

prioridade. Nesse bioma, cerca de 90% do território foi classificado com prioridade acima de 0,5. Entretanto, áreas com baixa prioridade foram obtidas para o sul e noroeste do bioma, assim como para os extremos setentrionais dos estados de Roraima e Amapá.

O Cerrado e o Pantanal também tiveram mais de 90% de sua área classificados com prioridade acima de 0,5; embora os valores máximos de prioridade para esses biomas tenham sido muito inferiores aos obtidos para a Amazônia. Em contraste, a Caatinga e o Pampa apresentaram as menores áreas com prioridade acima de 0,5, apenas 10 e 15%, respectivamente. Quanto à Mata Atlântica, cerca de 50% de sua área

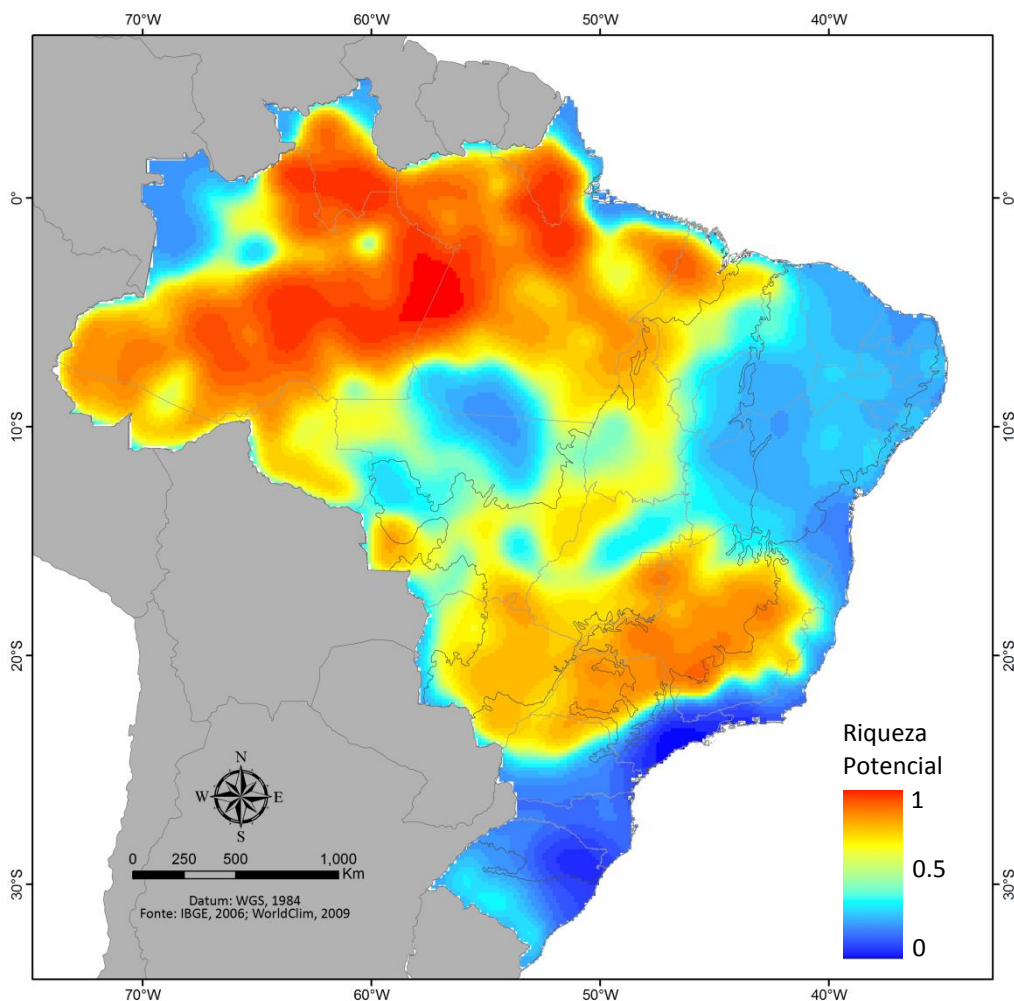


Figura 12: Grau de prioridade para inventários de aranhas no Brasil, calculado pela diferença entre a riqueza em espécies estimada e o número de registros de ocorrência.

apresenta valores de prioridade acima de 0,5, entretanto apenas metade desses tem prioridade acima de 0,65. As áreas de maior prioridade para inventário nesse bioma apresentam cobertura de floresta semidecídua, principalmente no estado de Minas

Gerais. Essa faixa de alta prioridade é contínua com as áreas mais prioritárias do Cerrado, nas regiões Sudeste e Centro-oeste.

DISCUSSÃO

Padrão de distribuição da riqueza de espécies predita

As áreas de alta riqueza preditas pelo modelo foram similares às aquelas obtidas, através de diferentes métodos, por Rahbek & Graves (2001) para aves, Hopkins (2007) e Kier *et al.* (2005) para plantas na região amazônica, Vieira *et al.* (2008) para mamíferos e aves e Costa *et al.* (2007) para lagartos no Cerrado. Existem duas explicações igualmente plausíveis para essa similaridade de padrões de riqueza. Isso pode indicar processos comuns, determinando os padrões de riqueza de espécies nos trópicos (Gaston, 2000). Assim, provavelmente, a riqueza de espécies de aranhas, assim como de outros grupos, pode estar associada a fatores climáticos e topográficos. Por outro lado, é possível que todos os métodos de estimativa empregados para esses grupos sejam sensíveis às variações de esforço amostral. Isto significaria que todos os grupos taxonômicos mencionados acima teriam distribuição de esforço amostral ao longo do território enviesada aproximadamente da mesma forma, o que levaria a resultados similares de estimativa de riqueza em espécies (Cayuela *et al.*, 2009). No capítulo I, sugerimos que a distribuição do número de registros no país estaria relacionada a fatores históricos, ligados principalmente à proximidade de regiões mais populosas e economicamente desenvolvidas, à proximidade de instituições de pesquisa e à facilidade de acesso das áreas. Uma vez que esses fatores podem influenciar o acúmulo de espécimes em coleção para diferentes grupos taxonômicos (Elith & Leathwick, 2007), é possível que grande parte dos padrões de riqueza observada estejam sob influência de desigualdades regionais de esforço amostral. Entretanto, não existem estudos similares ao Capítulo I para os grupos mencionados acima. Estudos deste tipo, que procuram descrever o estado do conhecimento de táxons em escala geográfica, são essenciais para avaliar a confiabilidade de estimativas de riqueza.

A distribuição espacialmente desigual de esforço amostral pode influenciar diretamente modelos de distribuição potencial, já que muitas vezes os limites climáticos do nicho das espécies não são bem conhecidos (Hortal *et al.*, 2008). No modelo apresentado neste estudo, áreas de grande altitude formaram ilhas de baixa riqueza em uma grande área de alta diversidade predita pelo modelo na região

sudeste (Figura 8). Possivelmente este resultado não reflete a realidade, já que menos de 5% dos registros incluídos no banco de dados são de áreas acima de 1.000m. O método de interpolação usado neste estudo permitiu suprimir este possível artefato do modelo, prevendo para as ilhas de grande altitude a mesma riqueza das áreas mais baixas no seu entorno. Sem, com isso, gerar problemas relacionados ao uso de quadrículas maiores para gerar os modelos (Graham & Hijmans, 2006). Esta é uma solução provisória, e recomenda-se que no futuro mais áreas de altitude do sudeste sejam inventariadas.

Embora a estimativa de riqueza a partir da modelagem de nicho tenha sofrido influência de variações de esforço amostral (Figura 11A), ele apresentou menor correlação com o número de registros que a riqueza observada (Figura 11B), e que a riqueza estimada através de dos estimadores Chao2 e Jackknife (Figura 11C, D). Embora sejam frequentemente propostos como alternativas à riqueza observada em estudos de diversidade, esses estimadores são conhecidos por serem influenciados por variações de esforço amostral (Palmer, 1990). Esses métodos geralmente são usados como base para calcular um índice de completude (Soberón *et al.*, 2007) para determinar áreas prioritárias para inventários. Entretanto, o índice é calculado apenas para quadrículas já amostradas. Por outro lado, estimativas de riqueza baseadas em modelagem de nicho permitem extrapolar estimativas para áreas não amostradas (Elith & Leathwick, 2007).

Áreas prioritárias para inventários

Neste estudo foi possível gerar um mapa de áreas prioritárias para inventários, levando-se em conta tanto a riqueza estimada quanto a distribuição de esforço amostral ao longo do país. A alta prioridade atribuída à Amazônia (Figura 12) seria esperada, tendo em vista a alta riqueza em espécies observada em alguns locais neste bioma, associada a extensas lacunas de coleta. Além disso, os resultados do Capítulo I mostram que as áreas melhor amostradas da Amazônia apresentam riqueza proporcionalmente mais alta que aquela observada para a Mata Atlântica, mas com menor número de registros. Entretanto, duas grandes áreas de baixa riqueza potencial foram observadas no sul e noroeste da Amazônia (Figura 8 e Figura 9), o que resultou em baixa prioridade para inventários atribuídos para essas áreas (Figura 12)

Possivelmente isto foi resultado de baixo esforço amostral nessas regiões, o que teria afetado os resultados da modelagem de riqueza.

Apesar da baixa prioridade para o bioma da Mata Atlântica, algumas regiões deste ainda apresentam alta prioridade de inventários. Em particular, as áreas de mata semidecídua do leste de Minas Gerais ainda encontram-se praticamente sem registros, e o modelo indicou uma alta riqueza potencial para essa região. Isso indica que mesmo no bioma melhor amostrado (capítulo I) ainda há grandes áreas pouco conhecidas e que merecem atenção para inventários futuros.

Entretanto esses resultados devem ser interpretados também em um contexto regional. Apesar da menor prioridade em escala nacional, algumas regiões de alguns biomas apresentam grande prioridade regional. Assim, trabalhos de campo podem ser direcionados a áreas potencialmente mais ricas e que apresentem uma maior viabilidade de coleta, visto que recursos para inventários são limitados. Um bom exemplo disso é a região sudoeste do Pampa, que é relativamente pouco amostrada e apresenta uma grande riqueza potencial no contexto do bioma. O mesmo também deve ser considerado para a Caatinga, já que mesmo que este apresente uma menor riqueza real, as espécies que ocorrem neste podem ser restritas a este bioma. Assim, as áreas potencialmente mais ricas deste bioma devem ser priorizadas para inventários.

Assim, deve-se considerar que esta foi uma primeira forma de abordagem desses dados tendenciosos, e a luz de novos dados os resultados desse tipo de modelagem podem ser alterados. Inventários direcionados às regiões prioritárias podem dar suporte para reanálise dos dados, gerando um novo modelo de riqueza, melhorado, que pode indicar novas áreas prioritárias.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bailey, T. C., & Gatrell, A. C. 1995. Interactive spatial data analysis. Longman Sc.

Beyer, H. L. 2007. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS.

Carpenter, G., Gillison, A. N., & Winter, J. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.

Cayuela, L., Golicher, D. J., Newton, A. C., Kolb, M., Albuquerque, F. S., Arets, E. J. M. M., Alkemade, J. R. M., & Pérez, A. M. 2009. Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science* 2: 319-352. Retrieved from www.tropicalconservationscience.org

Costa, G. C., Nogueira, C., Machado, R. B., & Colli, G. R. 2007. Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental – climatic associations. *Diversity and Distributions* 2030: 1-11.

Dennis, R. L. H., Sparks, T. H., & Hardy, P. B. 1999. Bias in butterfly distribution maps: the effects of sampling effort. *Journal of Insect Conservation* 3: 33-42.

Diniz-filho, A. F., Bini, L. M., Vieira, C. M., Blamires, D., Terribile, L. C., Bastos, R. P., Oliveira, G., & Barreto, B. S. 2008. Spatial Patterns of Terrestrial Vertebrate Species Richness in the Brazilian Cerrado. *Zoological Studies* 47: 146-157.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Jin Li, L. G. L., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.

Elith, J., & Leathwick, J. 2007. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions* 13: 265-275.

Garcia, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130: 25-46.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Gaubert, P., Papes, M., & Peterson, A T. 2006. Natural history collections and the conservation of poorly known taxa : Ecological niche modeling in central African rainforest genets (*Genetta* spp .). *Biological Conservation* 130: 106-117.

Graham, C. H., & Hijmans, R. J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15: 578-587.

Grand, J., Cummings, M. P., Rebelo, T. G., Ricketts, T. H., & Neel, M. C. 2007. Biased data reduce efficiency and effectiveness of conservation reserve networks. *Ecology Letters* 10: 364-374.

Guisan, A., & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.

Guisan, A., & Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.

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.

Hijmans, R. J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrantes, I., & Rojas, E. 2004. DIVA-GIS Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Manual: 91.

Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 34: 1400-1411.

Hortal, J., Lobo, J.M., & Jiménez-Valverde, A. 2007. Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife (Canary Islands). *Conservation Biology* 21: 853-863.

Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J. F., Lobo, J. M., & Baselga, A. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos* 17: 847-858.

Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H., & Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107-1116.

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

Lomolino, M. V. 2004. Conservation biogeography. In M. V. Lomolino & L. R. Heaney (Eds.), *Frontiers of biogeography*. Sunderland: Sinauer (pp. 293-296).

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Palmer, M. W. 1990. The Estimation of Species Richness by Extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Peterson, A Townsend. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records : a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.

Possingham, H., Ball, I., & Andelman, S. 2000. Mathematical Methods for Identifying Representative Reserve Networks. In S. Ferson & M. Burgman (Eds.), *Quantitative methods for conservation biology*. New York (pp. 291-305).

Rahbek, C., & Graves, G. R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS* 98: 4534-4539.

Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-huerta, M. A., & Peterson, A Townsend. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 33: 837-841.

Sastre, P., & Lobo, Jorge M. 2009. Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns. *Biological Conservation* 142: 462-467.

Siqueira, M. F., Durigan, G., De Marco, P., & Peterson, A Townsend. 2009. Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal for Nature Conservation* 17: 25-32.

Skov, F. 2000. Potencial plant distribution mapping based on climatic similarity. *Taxon* 49: 503-515.

Soberón, J., Jiménez, R., Golubov, J., & Koleff, P. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* 30: 152-160. Retrieved August 2, 2010, from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2006.0906-7590.04627.x>

Schulman, L., Toivonen, T., & Ruokolainen, K. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography* 34: 1388-1399.

Sutton, T., Jardim, A. C., Cavalcante, P. V. L., Brewer, P., & Giovanni, R. D. 2010. openModeller Desktop version: 1.1.0.

Terribile, L. C., Diniz-Filho, J. A. F., Rodríguez, M. Á., & Rangel, T. F. L. V. B. 2009. Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18: 123-136.

Vieira, C. M., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L M, & Rangel, T. F. L. V. B. 2008. Autoregressive modelling of species richness in the Brazilian Cerrado. *Braz. J. Biol.* 68: 233-240.

Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11: 3-24.

CAPÍTULO III

DELIMITANDO E EXPLICANDO ÁREAS DE ENDEMISMO: UM NOVO MÉTODO PARA SUA IDENTIFICAÇÃO E EFEITO DE FATORES CLIMÁTICOS COMO BARREIRAS BIOGEOGRÁFICAS

RESUMO

A definição de áreas de endemismo é considerada a tarefa mais elementar da biogeografia histórica, já que estas são consideradas como “unidades históricas”, assim como de grande importância na biologia da conservação. Entretanto, a delimitação das áreas de endemismo nem sempre é uma tarefa fácil. Nos últimos anos, vários métodos foram propostos para identificação dessas áreas. Dentre estes métodos, a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) destaca-se por ser o mais utilizado, embora sob críticas. Áreas de endemismo são fruto de processos de especiação ou de limitação de dispersão em diferentes grupos taxonômicos, causado por fatores comuns. Entretanto, como o conhecimento desses fatores não é um pré-requisito necessário para identificação de áreas de endemismo, os processos envolvidos na formação destas áreas vem sendo negligenciados na maioria dos estudos biogeográficos. O objetivo deste capítulo é identificar áreas de endemismo para o Brasil com base na distribuição das espécies de aranhas, propondo para isso um novo método, a Interpolação Geográfica de Endemismo (IGE). Este método utiliza o princípio da sobreposição distribucional das espécies por meio do uso de um interpolador de densidade ponderada pela distância entre pontos vizinhos, conhecido como Interpolação de densidade kernel. A eficiência do IGE em delimitar as áreas de endemismo foi comparada com a PAE por este ser o método mais utilizado para essa finalidade. Um segundo objetivo deste estudo é testar a hipótese de que fatores climáticos podem representar barreiras à distribuição das espécies, delimitando assim as áreas de endemismo. Também verificamos se fatores climáticos atuais e históricos estão relacionados à similaridade de composição de espécies entre as áreas de endemismo. A influência das variáveis climáticas nas áreas de endemismo foi testada por meio de análise discriminante. Além disso, foi utilizada modelagem de distribuição potencial para verificar se é possível prever as áreas de endemismo a partir de dados ambientais e verificar a influência destes dois cenários paleoclimáticos, de 21.000 e 140.000 anos atrás. Foram identificadas através do IGE 17 áreas de endemismo para o Brasil, sendo a maioria delas sustentada por pelo menos 8 sinendemismos. A maioria das áreas de endemismo identificadas coincide com áreas já identificadas para outros grupos taxonômicos. A PAE identificou apenas cinco áreas de endemismo, sustentadas

por poucos sinendemismos, e agrupou áreas disjuntas geograficamente. Foi possível diferenciar as áreas de endemismo com base em características climáticas, o que pode indicar que fatores climáticos podem representar barreiras para as espécies. A extrapolação do modelo para cenários paleoclimáticos mostrou que a separação das áreas de endemismo ao norte e ao sul do rio Doce, observada no cenário atual, já existia há pelo menos 140.000 anos. Os resultados indicaram que fatores atuais e históricos podem influenciar os padrões de endemismo observados atualmente.

INTRODUÇÃO

Áreas de endemismo, uma definição complexa

Biogeógrafos concordam que o endemismo (distribuição restrita de um táxon em uma dada região) é o mais significativo aspecto da distribuição das espécies (Rosen, 1988a). A distribuição restrita de um táxon a uma determinada região pode ser determinada por fatores históricos e atuais (Rosen, 1988a). Quando esses fatores afetam a distribuição de diversos grupos taxonômicos, eles podem gerar um padrão congruente de endemismo para diferentes grupos em certa área (Szumik *et al.*, 2002). Essas áreas, que compreendem um conjunto de espécies que apresentam congruência distribucional, são consideradas áreas de endemismo (Croizat, 1962; Axelius, 1991; Platnick, 1991; Harold & Mooi, 1994; Morrone, 1994; Humphries & Parenti, 1999). A definição de áreas de endemismo é considerada a tarefa mais elementar da biogeografia histórica (Nelson & Platnick, 1981), já que são consideradas como “unidades históricas” (Harold & Mooi, 1994), assim como de grande importância na biologia da conservação (Posadas & Miranda-Esquível, 1999; Cavieres *et al.*, 2002; Crisci *et al.*, 2003). Entretanto, a delimitação das áreas de endemismo nem sempre é uma tarefa fácil. Nem todos os grupos taxonômicos respondem exatamente da mesma forma a fatores que poderiam limitar sua distribuição (Szumik *et al.*, 2002). Uma consequência disso é que os limites das áreas de endemismo são muito difusos, sem uma sobreposição total da área de distribuição das espécies (Szumik *et al.*, 2002).

A primeira definição formal de áreas de endemismo foi proposta por Nelson & Platnick, (1981): *áreas delimitadas por limites congruentes de duas ou mais espécies*. Mais tarde, Platnick (1991) propôs uma modificação nesse conceito: *áreas com limites de distribuição de duas ou mais espécies minimamente congruentes*. A total congruência distribucional entre duas ou mais espécies, portanto, não deveria ser um pré-requisito para delimitação das áreas de endemismo (Harold & Mooi, 1994). Assim, para identificação das áreas de endemismo, os táxons utilizados deveriam apresentar distribuições extremamente restritas, com áreas de distribuição pequenas quando comparadas com a área de estudo (Platnick, 1991, 1992).

O conceito de Nelson & Platnick (1981) e Platnick (1991) foi adotado por vários autores, com várias modificações. Morrone (1994) define área de endemismo como

uma área não aleatória de congruência distribucional de diferentes táxons, introduzindo a necessidade de métodos para delimitação das mesmas. Harold & Mooi (1994) propuseram que áreas de endemismo seriam áreas com dois ou mais táxons monofiléticos que exibem congruência filogenética e distribucional, conceito este pouco operacional. Mais recentemente, Linder (2001) definiu áreas de endemismo como áreas com no mínimo duas espécies endêmicas com distribuição maximamente congruente, incluindo assim o máximo de espécies endêmicas possíveis sem a necessidade de sobreposição total de sua distribuição (Nelson & Platnick, 1981; Morrone, 1994; Morrone & Crisci, 1995).

Com base nessas propostas, Hausdorf (2002) propôs que o conceito de área de endemismo pode ser aplicado somente a espécies endêmicas originadas por vicariância e não por dispersão, pois este último processo não indicaria ancestralidade das áreas. Szumik & Goloboff (2004) criticaram o ponto de vista de Hausdorf, apontando que o conceito de áreas de endemismo não deveria ser baseado na vicariância. Esses autores propuseram que o acaso pode produzir um padrão distribucional congruente, não necessariamente histórico, mas que não afetaria a biota como um todo. Assim, os padrões de congruência distribucional seriam determinados tanto por vicariância quanto por dispersão, e em alguns casos até mesmo por acaso, e diferentes grupos podem apresentar diferenças de sobreposição de distribuição (Szumik & Goloboff, 2004).

Assim, apesar da aparente simplicidade conceitual relacionada à sua identificação (Platnick, 1991), o conceito de área de endemismo é controverso e os métodos para a identificação das mesmas também o são. Apesar de terem fornecido uma definição e reconhecido a importância da delimitação de áreas de endemismo para a biogeografia, Nelson & Platnick (1981) não apresentaram um método explícito para a sua identificação, pois consideravam que essa tarefa seria relativamente simples. No entanto, tornou-se cada vez mais evidente que este não é o caso (por exemplo: Axelius, 1991; Henderson, 1991; Morrone, 1994; Hausdorf, 2002; Szumik *et al.*, 2002; Crisci *et al.*, 2003).

Nos últimos anos, várias abordagens algorítmicas para a delimitação de áreas de endemismo foram propostas e investigadas. Estas incluem a agregação fenética das áreas de distribuição usando o índice de similaridade de Jaccard (por exemplo: Linder,

2001; García-Barros *et al.*, 2002) e Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE). Este método foi proposto originalmente por Rosen (1984) para estabelecer a relação histórica/ecológica entre áreas de endemismo pré-estabelecidas num contexto temporal, em camadas estratigráficas. Morrone (1994) propôs o uso da PAE para identificação de áreas de endemismo utilizando, como terminais, quadrículas dispostas sobre o mapa de distribuição das espécies e, como caracteres, os táxons. As árvores resultantes de análise de parcimônia da matriz são então enraizadas em uma área hipotética, que não apresenta nenhuma espécie (raiz de Lundberg). As áreas de endemismo são identificadas quando clados da árvore de consenso estrito são sustentados por pelo menos duas espécies endêmicas. Desde sua proposição, a PAE se tornou o método mais utilizado para delimitação de áreas de endemismo (Contreras-Medina *et al.*, 2007).

Mais tarde, surgiram diversas variações da PAE proposta por Morrone (1994), como CADE (Porzecanski & Cracraft, 2005). Entretanto, nenhum desses métodos foi amplamente utilizado. Outros métodos mais recentes como o NDM (endemismo), um método desenvolvido por Szumik *et al.* (2002), com posteriores modificações e atualizações (Szumik & Goloboff, 2004) e o Nested Clade Area (Deo & Desalle, 2006) também utilizam o princípio da parcimônia para delimitação das áreas de endemismo, tendo como unidades básicas para isso quadrículas, assim como no método de Morrone (1994). Esses métodos também não foram amplamente utilizados em estudos na identificação de áreas de endemismo.

Apesar da PAE ser o método mais utilizado para identificação de áreas de endemismo, vários autores têm levantado questionamentos sobre a eficiência desse método, principalmente no que diz respeito ao uso da raiz de Lundberg. O uso dessa raiz poderia agrupar áreas que apresentassem poucas espécies, ou mesmo não agrupar determinadas quadrículas (Rosen, 1988b). Além disso, seu desempenho para identificação de áreas de endemismo pode ser insatisfatório, principalmente por agrupar áreas disjuntas com base em espécies de ampla distribuição (Moline & Linder, 2006; García-Barros *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004; Santos, 2005; Linder, 2001). Existem ainda muitos problemas relacionados à forma de interpretação dos resultados, desvios conceituais e, fundamentalmente, à utilização deste como único

método para identificação e descrição das relações entre as áreas de endemismo (Nihei, 2006).

A exemplo da falta de consenso sobre o método mais adequado para identificação de áreas de endemismo, Szumik & Goloboff (2004) compararam o desempenho de NDM e da PAE a partir de um mesmo conjunto de dados. Seus resultados sugeriram que o desempenho do NDM é superior na identificação de áreas de endemismo, já que este identificou um maior número de endemismos sustentando as áreas identificadas. Entretanto Moline & Linder (2006) foram igualmente críticos do PAE e do NDM, pelos resultados obtidos em seu estudo. Portanto, é evidente que não há ainda um consenso sobre o método mais adequado para a delimitação de áreas de endemismo.

Processos biogeográficos e as áreas de endemismo

Áreas de endemismo são fruto de processos de especiação ou de limitação de dispersão em diferentes grupos taxonômicos, causado por fatores comuns. Entretanto, como o conhecimento desses fatores não é um pré-requisito necessário para identificação de áreas de endemismo (Szumik *et al.*, 2002), os processos envolvidos na formação destas áreas vem sendo negligenciados na maioria dos estudos biogeográficos (Kodandaramaiah, 2009).

Alguns autores têm sugerido a influência de barreiras geográficas como principais limitantes à distribuição dos táxons, assim como responsáveis pelo processo de especiação (Crisci *et al.*, 2003). Como o relevo brasileiro, em sua maior parte, é muito antigo, as principais barreiras geográficas sugeridas como limites para as áreas de endemismo tem sido grandes rios (Gascon *et al.*, 2000; Pellegrino *et al.*, 2005). Entretanto vários estudos tem mostrado a importância de fatores climáticos na distribuição das espécies (Pearson, 2007; Canhos *et al.*, 2004; Raxworthy *et al.*, 2007). Isto pode sugerir que estes fatores desempenham um importante papel como limitantes na distribuição dos táxons e, conseqüentemente, no surgimento de áreas de endemismo (Moritz *et al.*, 2000; Fjeldsa *et al.*, 1999; Fjeldså & Lovett, 1997).

Apesar de muitos autores definirem áreas de endemismo como entidades fundamentalmente históricas (Harold & Mooi, 1994), a tradicional divisão da biogeografia em histórica e ecológica é puramente artificial (Szumik *et al.*, 2002;

Moline & Linder, 2006; Deo & Desalle, 2006). Os padrões atuais de distribuição das espécies não são completamente históricos nem completamente ecológicos (Santos & Amorim, 2007; Rosen, 1988b). Além de artificiais, a separação entre processos históricos e ecológicos tem prejudicado a descrição e o entendimento de processos biogeográficos (Wiens & Donoghue, 2004). Oscilações climáticas recentes na história da terra também parecem estar diretamente relacionadas aos padrões de distribuição atual das espécies (Fjeldsá & Lovett, 1997; Moritz *et al.*, 2000) assim como os fatores climáticos atuais (Pearson, 2007).

Nem todos os grupos taxonômicos respondem exatamente da mesma forma aos fatores que limitam a sua distribuição ou alteram a sua área de ocorrência. Por exemplo, nem todas as espécies expandem ou contraem suas distribuições exatamente da mesma forma frente a mudanças climáticas (Szumik *et al.*, 2002). Para compreensão dos processos envolvidos na limitação da distribuição das espécies é necessária uma análise que leve em conta tanto fatores atuais quanto históricos.

Entretanto pouco tem sido feito para elucidar os processos relacionados aos padrões de endemismo relacionados às áreas de endemismo, o que tem sido dificultado ainda mais pela grande dificuldade na identificação das áreas de endemismo. Além da longa divisão entre biogeografia histórica e biogeografia ecológica, que já vem sendo criticada por vários autores (Morrone, 2004; Crisci, 2001; Ebach & Morrone, 2005).

Este trabalho tem como objetivo identificar áreas de endemismo para o Brasil com base na distribuição das espécies de aranhas, propondo para isso um novo método, a Interpolação Geográfica de Endemismo. A eficiência desse método em delimitar as áreas de endemismo é comparada com a PAE (Morrone, 1994) por este ser o método mais amplamente utilizado para essa finalidade. Além disso, como dito acima, outros métodos propostos posteriormente apresentam basicamente os mesmos princípios e problemas da PAE.

Um segundo objetivo deste estudo é testar a hipótese de que fatores climáticos podem representar barreiras à distribuição das espécies, delimitando assim as áreas de endemismo. Também verificamos se fatores climáticos atuais e históricos estão relacionados à similaridade de composição de espécies entre as áreas de endemismo.

Como a região leste do Brasil encontra-se melhor amostrada (capítulo I), apenas as áreas de endemismo identificadas para essa região foram utilizadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Identificação de áreas de endemismo

Tendo em vista os problemas dos métodos já propostos para identificação das áreas de endemismo, aqui propomos um novo método com base na otimização da máxima co-ocorrência de espécies endêmicas pela distância entre os pontos de ocorrência. Diferente de muitos métodos já propostos (Morrone, 1994; Szumik *et al.*, 2002; Deo & Desalle, 2006), esta abordagem não depende do tamanho de quadrículas e permite a utilização de dados de ocorrência com lacunas.

Aqui nós utilizamos uma adaptação de um interpolador de densidade ponderada pela distância entre os pontos vizinhos, conhecido como Interpolação de densidade kernel, amplamente utilizado em análises de geoprocessamento e implementado em diversos Sistemas de Informação Geográfica (SIG). O estimador de densidade kernel é uma função bi-dimensional, na qual se define uma área circular de influência de um fenômeno, faz-se a contagem dos pontos dentro dessa região de influência, ponderando-os pela distância de cada um ao ponto central. Compõe-se então uma matriz de valores rasterizados, cujo valor será proporcional à densidade de pontos dentro área. Desse modo, obtêm-se uma superfície que indica estimativas quanto ao valor de densidade de pontos, por meio do índice kernel. Em resumo, na área circular de influência do ponto, são sumarizados os valores de densidade de outros pontos, pixel a pixel (Bailey & Gatrell, 1995). Esse procedimento é repetido para cada ponto. Ao final, com a sobreposição desses diversos círculos formados por pixels com valores de densidade, obtêm-se um mapa com valores altos e baixos de densidade de pontos. Na aplicação desse método para identificação de áreas de endemismo nós utilizamos como medida do raio pré-determinado a distância máxima conhecida entre dois pontos de ocorrência de uma espécie.

Para a adequação desse método para a identificação de áreas de endemismo, utilizamos a seguinte sequência de procedimentos:

- 1- Foi obtida a distancia máxima entre os pontos de ocorrência da distribuição de cada espécie, a partir da ferramenta “distância: estatística por classe”, do programa DIVA-GIS (Hijmans, *et al.* 2004). A tabela da matriz de

distância das espécies foi dividida em grupos de espécies com faixas de distribuição máxima.

- 2- Foram selecionados três grupos de espécies quanto ao diâmetro de sua área de distribuição: espécies com até 100 Km, entre 101 e 200 Km e entre 201 e 300Km de distância máxima entre os pontos conhecidos de distribuição (Figura 13). É importante mencionar aqui que a escolha destes raios de distribuição máxima foi feita por melhor se adequar à escala de trabalho proposta, que engloba todo o Brasil. Essa decisão é condizente com o proposto por Platnick, (1991, 1992): *“Os táxons devem ser maximamente endêmicos, com áreas de distribuição pequenas, quando comparadas com a área de estudo. O tamanho da área de distribuição, é claro, é relativo ao tamanho da área de estudo”*.
- 3- Foi obtido o ponto médio da distribuição de cada uma dessas espécies com um SIG (Figura 13) e este ponto foi utilizado para interpolação de densidade kernel. Como foi utilizado um interpolador de densidade, e essa densidade foi estimada pelo ponto médio de ocorrência de cada espécie, a generalização da utilização de intervalos de distância não prejudica a análise, pois nesse raio pré-definido será contabilizada a sobreposição da distribuição das espécies pela densidade de pontos. Vale lembrar que, uma vez que cada espécie é representada por apenas um ponto, a sobreposição de duas áreas de influência indica a sobreposição da ocorrência das espécies.
- 4- A partir do mapa com os pontos médios de cada classe de distância de distribuição máxima de espécies, foram interpolados todos os pontos considerando-se a distância máxima de distribuição entre os pontos de ocorrência da espécie para o valor de área de influência do Interpolador de densidade kernel (Figura 13). Não foi utilizada nenhuma variável como peso para o interpolador, sendo o resultado, portanto, influenciado apenas pela distância entre os pontos.
- 5- Assim foram obtidos três mapas de interpolação da distribuição da densidade de espécies, em diferentes níveis de distribuição restrita (diferentes escalas de áreas de endemismo). Posteriormente esses foram

reclassificados, com valores entre 0 e 1, para não dar peso a nenhum dos níveis de distribuição, e somados para obtenção das áreas de endemismo otimizadas de uma escala geral com um SIG (Figura 13).

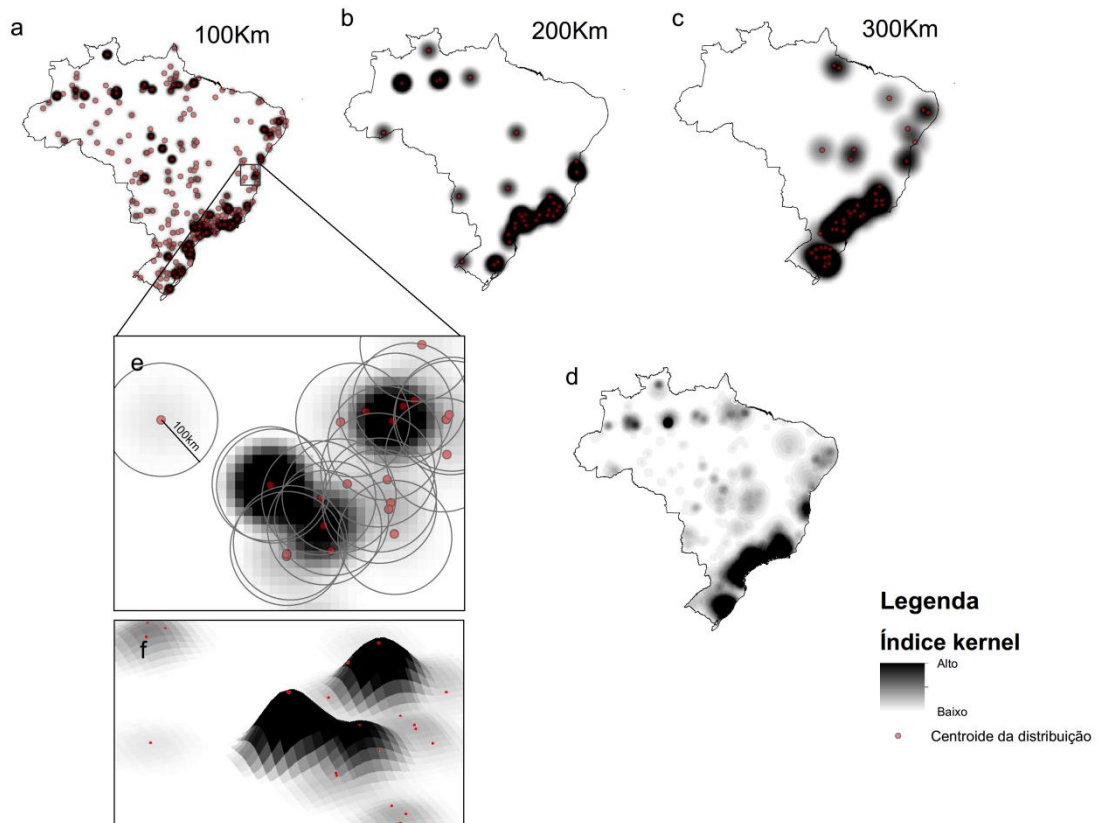


Figura 13: Pontos médios de área de ocorrência de espécies de aranhas e interpolação kernel. a: Pontos médios de ocorrência e interpolação para espécies com área de ocorrência de até 100 km de raio. b: Interpolação para espécies com área de distribuição com raio de até 200 km. c: Idem, até 300 km. d: Soma dos mapas a, b e c para composição de áreas de endemismo. e: Detalhe do mapa a, indicando os procedimentos de interpolação kernel, mostrando o raio de influência dos pontos médios de ocorrência de cada espécie. Cada ponto indica o ponto médio de ocorrência de uma espécie. f: Representação tridimensional do modelo kernel, indicando com o relevo o valor do índice kernel em relação à distância de outros pontos e a influência da sobreposição do raio de ocorrência de um ponto sobre o outro. O valor do índice kernel é ponderado pela distância do ponto vizinho mais próximo. Para mais detalhes, veja Material e Métodos.

Para testar a eficiência do IGE na identificação de áreas de endemismo com conjuntos incompletos de dados, as análises de interpolação foram repetidas após remoção sucessiva de conjuntos aleatórios de 10% das espécies, sem reposição.

Os resultados obtidos no método de Interpolação Geográfica de Endemismo foram comparados aos resultados obtidos pelo método PAE pelo número de espécies sinendêmicas (espécies endêmicas de ocorrência comum a uma dada área) que sustentavam as áreas de endemismo. Para isso foram consideradas apenas as espécies

exclusivas destas áreas. Foram comparados também o número de áreas identificadas e a congruência entre elas.

Identificação das áreas de endemismo por PAE

Para execução da Análise de Parcimônia de Endemismo (Morrone, 1994) foram construídas matrizes de presença/ausência de espécies de aranhas por quadrículas para todo o território brasileiro (Anexo 3). Como o tamanho das quadrículas pode interferir na percepção dos resultados (Morrone & Escalante, 2002), foram testados diversos tamanhos de quadrículas, até a obtenção de um tamanho que permitisse a identificação do maior número de áreas de endemismo. Assim, neste estudo apresentamos resultados de uma análise de PAE com quadrículas de 2°, resultando em um mapa com 2798 espécies por 168 quadrículas. Foram utilizadas todas as espécies, sem distinção entre distribuição restrita e ampla.

Para as buscas de árvores mais parcimoniosas foram utilizados os algoritmos intitulados como “Novas Tecnologias”, implementados no programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Esses algoritmos foram desenvolvidos para análise de grandes conjuntos de dados, principalmente matrizes com grande número de táxons terminais (neste caso, quadrículas) (Goloboff, 2002). Para adequar as configurações de busca desse método foram testados diversos parâmetros de busca em cada método, de forma a obter as árvores mais curtas para a matriz. A combinação de parâmetros mais eficiente obtida, e cujos resultados são apresentados aqui, foi: 5.000 replicações, 50 ciclos de Tree fusing, 99% de perturbação de Ratchet e 99% de substituição de Tree Drift (Goloboff, 2002). Como proposto por Rosen (1988a), as árvores obtidas foram enraizadas em uma raiz de Lundberg, que consiste em uma quadrícula hipotética com todos os táxons ausentes. As áreas de endemismo foram delimitadas a partir de clados sustentados por pelo menos duas espécies, identificados nas árvores de consenso estrito.

Relação entre as Áreas de Endemismo

Para testar a hipótese de que variáveis climáticas estão associadas à composição em espécies das áreas de endemismo, a similaridade entre as áreas de endemismo identificadas pelo IGE para a Mata Atlântica e o Pampa foi estimada através de PAE (como foi proposto originalmente por Rosen, 1988a). Esta análise foi

restrita às áreas de endemismo da Mata Atlântica e do Pampa porque estes são os únicos biomas brasileiros relativamente bem amostrados, sem grandes lacunas de registros de ocorrência de espécies (veja Capítulo 1).

Foi construída uma matriz de presença de espécies (Anexo 4), com base no banco de dados de ocorrências de aranhas para o Brasil, para as áreas de endemismo identificadas a partir do IGE. Para a obtenção da árvore mais parcimoniosa foi utilizado a busca exaustiva, implementando no TNT (Goloboff *et al.*, 2008). As árvores obtidas foram enraizadas com uma raiz de Lundberg, assim como proposto por Rosen (1988a). O suporte dos clados foi estimado pelo método do Bootstrap (5.000 replicações). As espécies sinendêmicas que sustentam essas áreas foram sumarizadas utilizando apenas as espécies que são exclusivas das áreas.

Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais

Para testar se os limites das áreas de endemismo estão relacionados a variáveis ambientais, foram sorteados 600 pontos dentro de todas as áreas identificadas pelo IGE com a ferramenta HawthTools (Beyer, 2007), implementada no programa ArcGis. A partir desses pontos, foram extraídos os valores atuais de variáveis ambientais, na resolução de 2.5 min ($\approx 5\text{Km}$). As variáveis utilizadas foram: temperatura média anual, variação média diurna, isotermas, temperatura sazonal, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, amplitude térmica anual, temperatura média da estação mais úmida, temperatura média da estação mais seca, temperatura média da estação mais quente, temperatura média da estação mais fria, precipitação anual, precipitação do mês mais chuvoso, precipitação do mês mais seco, sazonalidade da precipitação, precipitação da estação mais chuvosa, precipitação da estação mais seca, precipitação da estação mais quente e precipitação da estação mais fria. Todas as variáveis foram obtidas no WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005).

Os valores das variáveis climáticas tomadas nas amostras foram submetidos a uma Análise de Componentes Principais (PCA) a partir de matriz de correlação, a fim de verificar se há alguma forma de ordenação das áreas de endemismo em relação às variáveis ambientais. Para testar se as áreas de endemismo podem ser diferenciadas por variáveis ambientais, as amostras sorteadas do mapa foram submetidas a uma Análise Discriminante. Todas as análises multivariadas foram feitas no programa Jump.

Para verificar se a relação entre as áreas, obtida via PAE estático sensu Rosen (1988) está relacionada à similaridade ambiental entre as áreas, a similaridade climática entre as áreas foi estimada através de Análise de Agrupamento com base em Distância Euclidiana, obtidas a partir da média dos valores ambientais pelo mesmo procedimento também citado acima.

Relação entre as áreas de endemismo e o Paleoclima

Para verificar se os limites das áreas de endemismo estão relacionados também com fatores históricos recentes, relacionados a alterações climáticas do fim do pleistoceno, foram utilizados os mesmos pontos aleatórios mencionados acima para uma análise de modelagem de distribuição potencial das áreas de endemismo. Aqui consideramos que, caso as áreas de endemismo sejam limitadas ou estejam relacionadas a variáveis ambientais atuais, o algoritmo de modelagem de distribuição potencial poderá gerar um modelo que consiga prever os limites de distribuição das mesmas, pois estas apresentariam um “nicho ambiental”, já que estas áreas estariam limitadas por fatores climáticos, assim como ocorre com espécies (Vandermeer, 1972). Para verificar essa hipótese foi feita a modelagem de distribuição potencial das áreas de endemismo para o presente, com o intuito de verificar se as áreas de endemismo seriam preditas com sucesso pelo modelo. O modelo gerado foi projetado para dois cenários paleoclimáticos, 21.000 anos (último máximo glacial) e 140.000 anos atrás (último máximo interglacial). Foi utilizado o algoritmo: Maxent, por apresentar bons resultados na predição de diversas espécies (Ortega-Huerta & Peterson, 2008).

Para modelagem foram utilizadas variáveis ambientais obtidas do WorldClim (Hijmans *et al.* 2005) com 2,5' de resolução, sendo as mesmas variáveis citadas acima.

Como forma de validação do modelo foram obtidos 1000 pontos aleatórios (obtidos pela ferramenta HawthTools (Beyer, 2007) implementada para o ArcGis) de forma que cobrissem todas as áreas de endemismo costeira e as áreas entre estas, dos quais foram extraídos os valores de adequabilidade de cada área de endemismo e do valor do índice kernel, utilizado no método IGE para identificação das áreas de endemismo. A partir desses valores foi feita uma análise de correlação de Pearson, a fim de verificar a relação entre a predição do modelo e os limites das áreas de endemismo. Se o modelo obtivesse sucesso na predição, os valores do índice kernel

seriam positivamente correlacionados aos valores de adequabilidade, indicando que áreas de alta adequabilidade estariam nos limites das áreas de endemismo.

É conhecida a influência do número e da concentração de pontos de ocorrência no algoritmo Maxent (Wisz *et al.*, 2008). Assim, para verificar se o número de pontos aleatórios influenciaria os modelos produzidos, sub-amostras de 500, 250 e 100 pontos foram utilizadas para gerar modelos, e estes foram comparados ao modelo produzido com todos os 600 pontos de amostragem por meio da validação citada acima.

RESULTADOS

Áreas de endemismo identificadas pelo IGE

Foram identificadas no mínimo 17 áreas de endemismo para o Brasil, cada uma sustentada por um mínimo de oito espécies sinendêmicas (Acre e Pantanal), e um máximo de 760 espécies sinendêmicas (Serra do Mar/Serra da Mantiqueira) (Figura 14). Todas as áreas apresentaram-se bem separadas geograficamente, apresentando claros limites entre elas.

A região amazônica apresentou sete áreas de endemismo, cada uma contendo de oito a 169 espécies sinendêmicas (Figura 14). Essas áreas formaram pequenas ilhas relativamente isoladas e, na maioria, alinhadas longitudinalmente (Figura 14). O leste

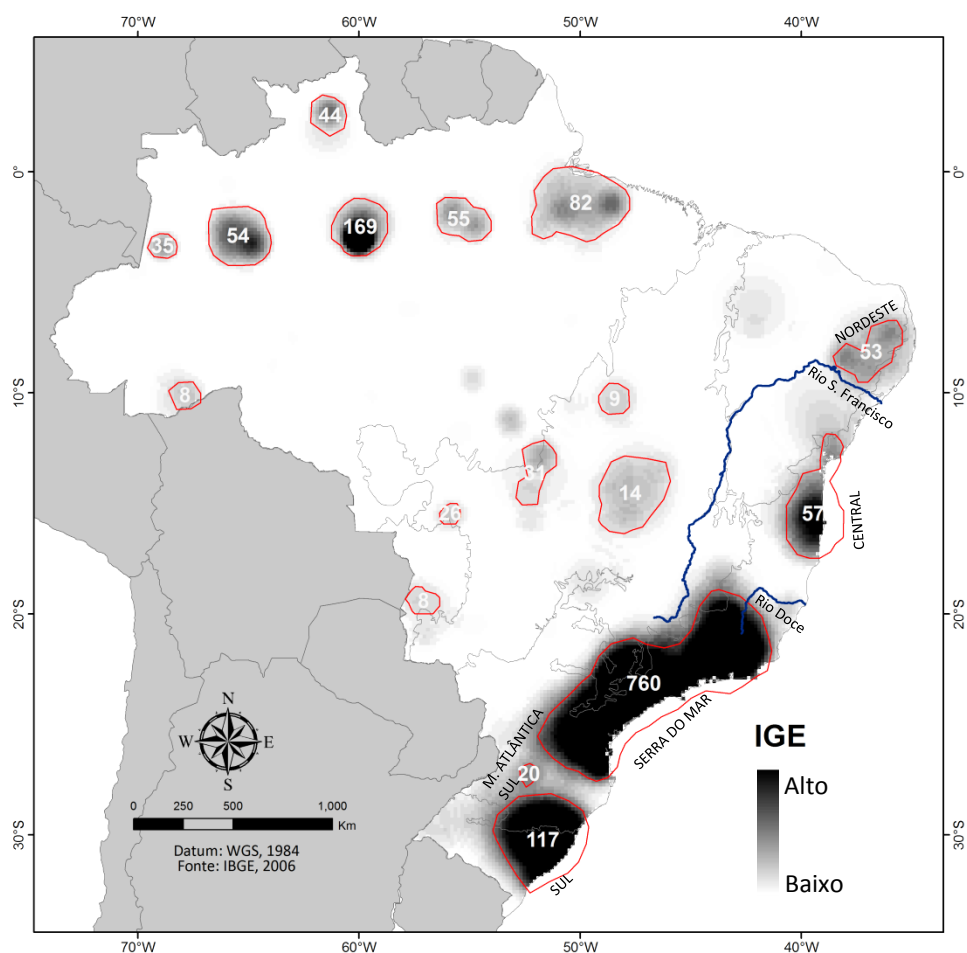


Figura 14: Interpolação Geográfica de Endemismos (IGE) de espécies de aranhas do Brasil, baseado em espécies com área de ocorrência de até 300 Km de raio. As linhas vermelhas indicam as áreas de endemismo identificadas e os números quantas espécies são endêmicas de cada uma.

do Brasil, compreendendo a Mata atlântica e o Pampa, apresentou cinco áreas de endemismo contendo entre 20 e 760 espécies sinendêmicas. A maior divisão observada entre as áreas de endemismo dessa região localiza-se na região do Rio Doce, que apresentou densidade zero de espécies endêmicas (Figura 14), indicando uma ausência de influência de espécies de ambas as áreas adjacentes. Quanto aos demais biomas brasileiros, foram identificadas quatro áreas de endemismo para o Cerrado, uma no pantanal e uma na interface Caatinga/Mata Atlântica.

Houve pouca influência da redução do número de espécies utilizadas para identificação das áreas de endemismo pelo método IGE, sendo possível identificar todas as áreas de endemismo obtidas com 100% dos dados mesmo com apenas 20% dos dados (Figura 15). Utilizando 10% dos dados, apenas uma área de endemismo deixou de ser identificada, sendo esta uma pequena área de endemismo que está mais ao norte do bioma cerrado sustentada por nove sinendemismos (Figura 14).

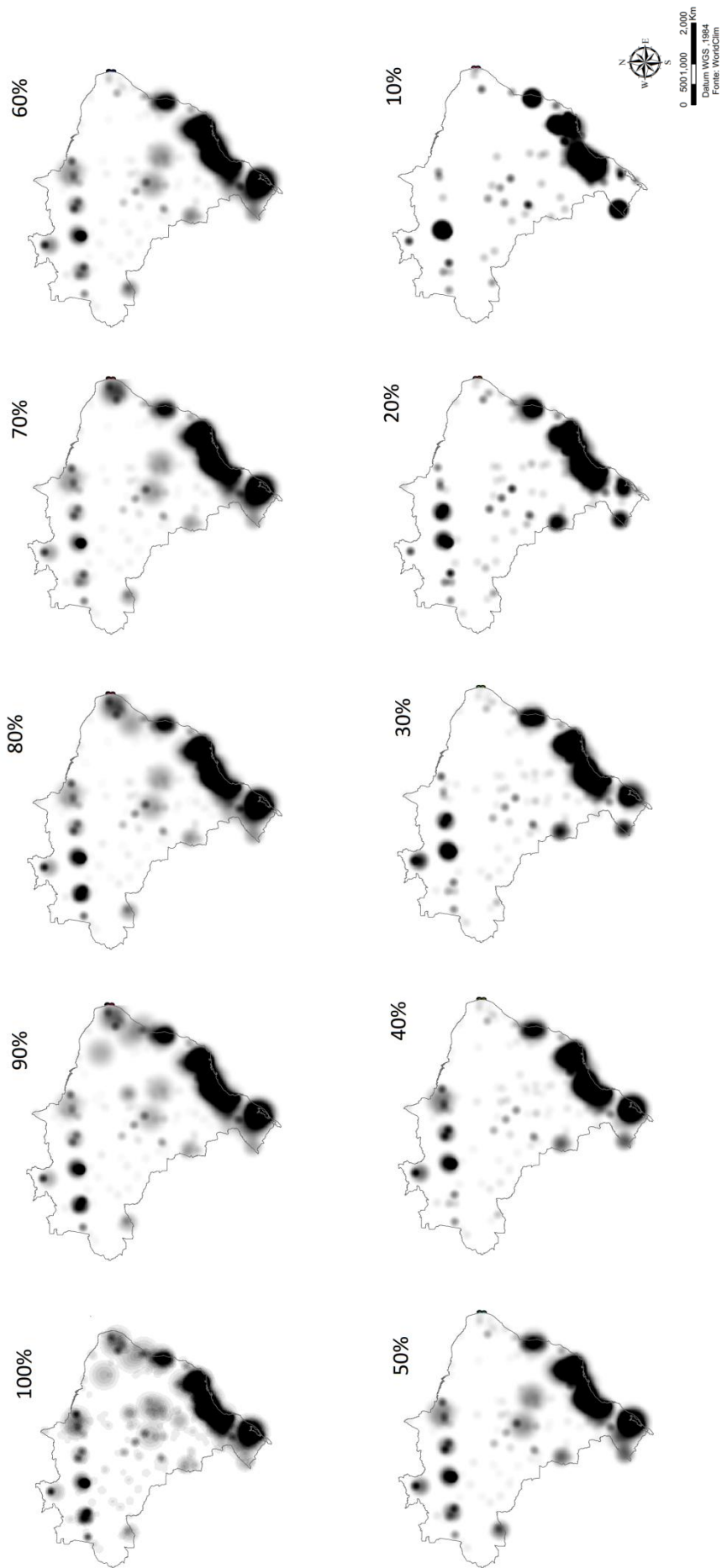


Figura 15: Interpolação Geográfica de Endemismos de espécies de aranhas do Brasil, baseado em conjuntos de dados reduzidos. Cada mapa representa as áreas de endemismos obtidas por interpolação, após remoção da porcentagem indicada de espécies.

Comparação dos métodos

Foram obtidas cinco árvores igualmente parcimoniosas com 6.391 passos, resultando em uma árvore de consenso estrito não resolvida na base (Figura 16). A partir da árvore de consenso, foram identificadas apenas cinco áreas de endemismo (Figura 16) e nove agrupamentos que poderiam representar diferentes pontos de corte de áreas de endemismo, por apresentarem no mínimo duas espécies sinendêmicas. Outros agrupamentos gerados não foram delimitados como áreas de endemismo por não apresentarem mais que uma espécie endêmica. Na Mata Atlântica foram identificadas três áreas de endemismo, sendo que duas destas estão dentro da área de endemismo Serra do Mar delimitada pelo IGE (Figura 16). A outra área de endemismo identificada para Mata Atlântica corresponde, em parte com a Mata Atlântica Central, mas estende-se até a região do Rio Doce (Figura 16). Na Amazônia foram identificadas apenas duas áreas de endemismo. Uma destas foi bastante congruente com a área de endemismo mais oriental da Amazônia (Figura 16 seta preta). A segunda área, agrupou duas quadrículas disjuntas, uma em Roraima e outra a sudoeste do Pará (Figura 16 setas vermelhas). Todas as áreas de endemismo identificadas pela PAE foram sustentadas por no máximo quatro sinendemismos.

Foi possível identificar 17 áreas de endemismo para o Brasil (Figura 14) com o Método da Interpolação Geográfica de Endemismo (Figura 13 e Figura 14) enquanto o PAE identificou apenas cinco áreas. O Método da IGE identificou um número maior de espécies sinendêmicas (Figura 14). Apresentando maior suporte para as áreas identificadas pelo método, indicando que o mesmo apresenta um critério melhor na otimização das áreas de endemismo quando comparado ao método da PAE.

A PAE demonstrou mais um grave problema em comparação ao método IGE, áreas disjuntas foram agrupadas na região amazônica (Figura 16A setas vermelhas), o que não pode ocorrer no método IGE, visto que este leva em consideração o componente espacial. Além de separar áreas contíguas de endemismo (Figura 16A seta preta) na Mata Atlântica.

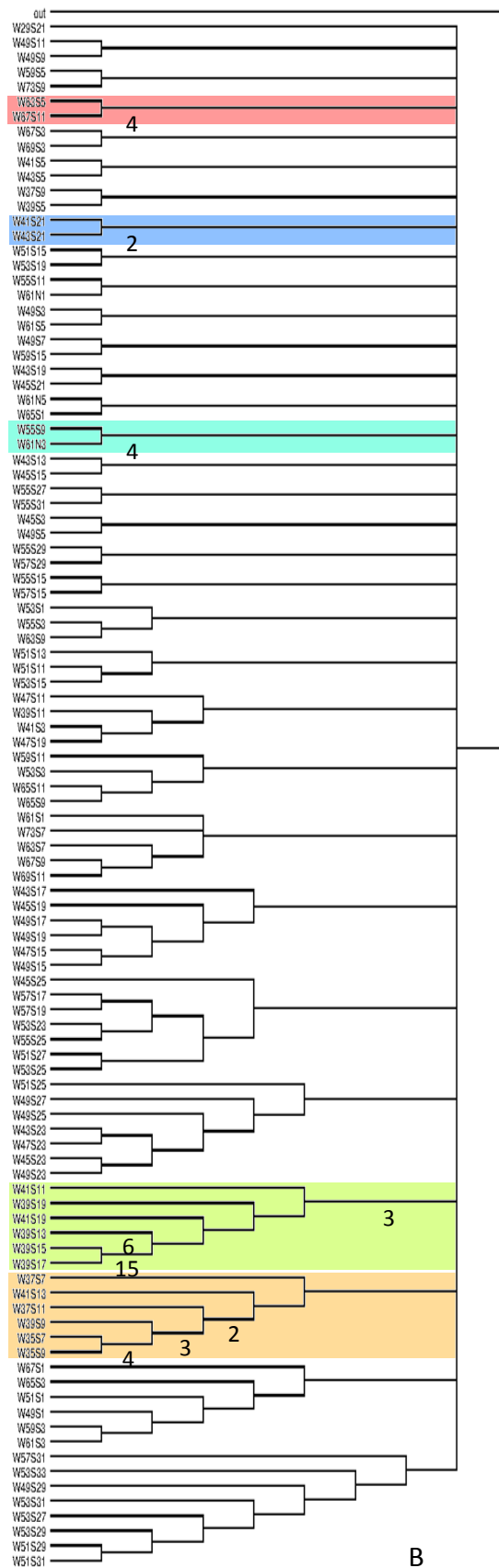
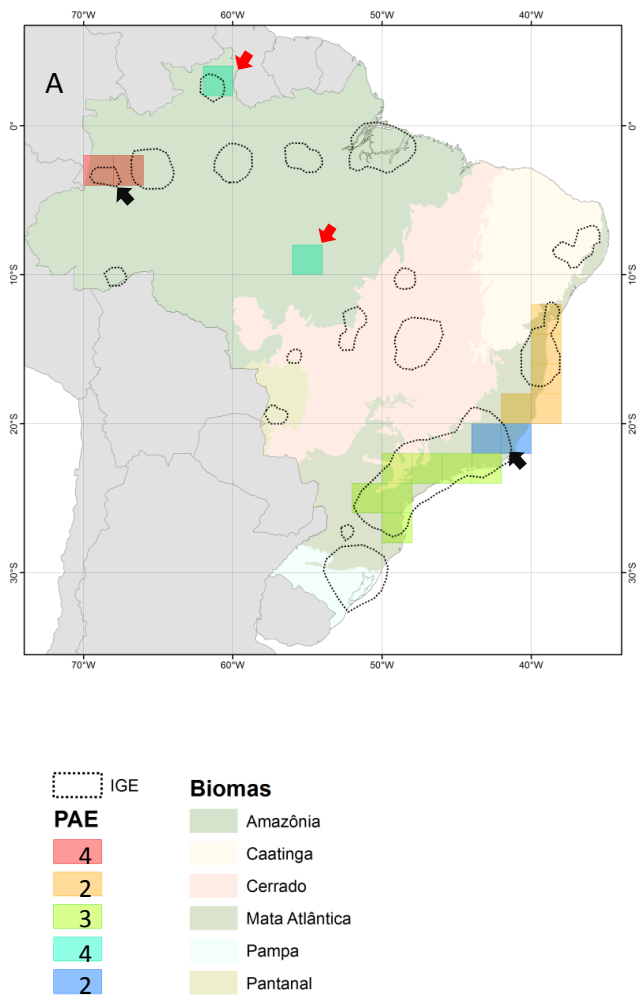


Figura 16: Áreas de endemismo de espécies de aranhas do Brasil, baseado em Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE) de quadrículas de 2°. A: Áreas de endemismo. Os números na legenda indicam o número de espécies sinemendicas que sustentam cada área. Setas vermelhas indicam quadrículas geograficamente disjuntas, mas agrupadas pela PAE. Setas pretas indicam áreas agrupadas devido à forma da quadrícula, englobando espécies da extremidade da quadrícula. Os polígonos tracejados indicam as áreas de endemismo segundo o IGE (Veja Figura 2). B: Cladograma de consenso da PAE. As cores correspondem às áreas de endemismo no mapa.

A partir das interpolações feitas com as espécies com raio de ocorrência de 100, 200 e 300Km (Figura 13) foi possível identificar diferentes escalas de áreas de endemismo. A exemplo disso, é possível identificar duas grandes áreas de endemismo na região da Serra do Mar, quando analisada a escala de 100km, enquanto com 200 e 300km uma única área é identificada.

Relação entre as áreas de endemismo

Foi obtida uma árvore mais parcimoniosa por meio da PAE sensu Rosen, (1988a), com clados suportados por entre uma e 252 espécies sinendêmicas e suporte de bootstrap sempre acima de 90% (Figura 17). Foram obtidos dois grandes grupos de áreas de endemismo, separados pela região do Rio Doce. Ao sul desta região

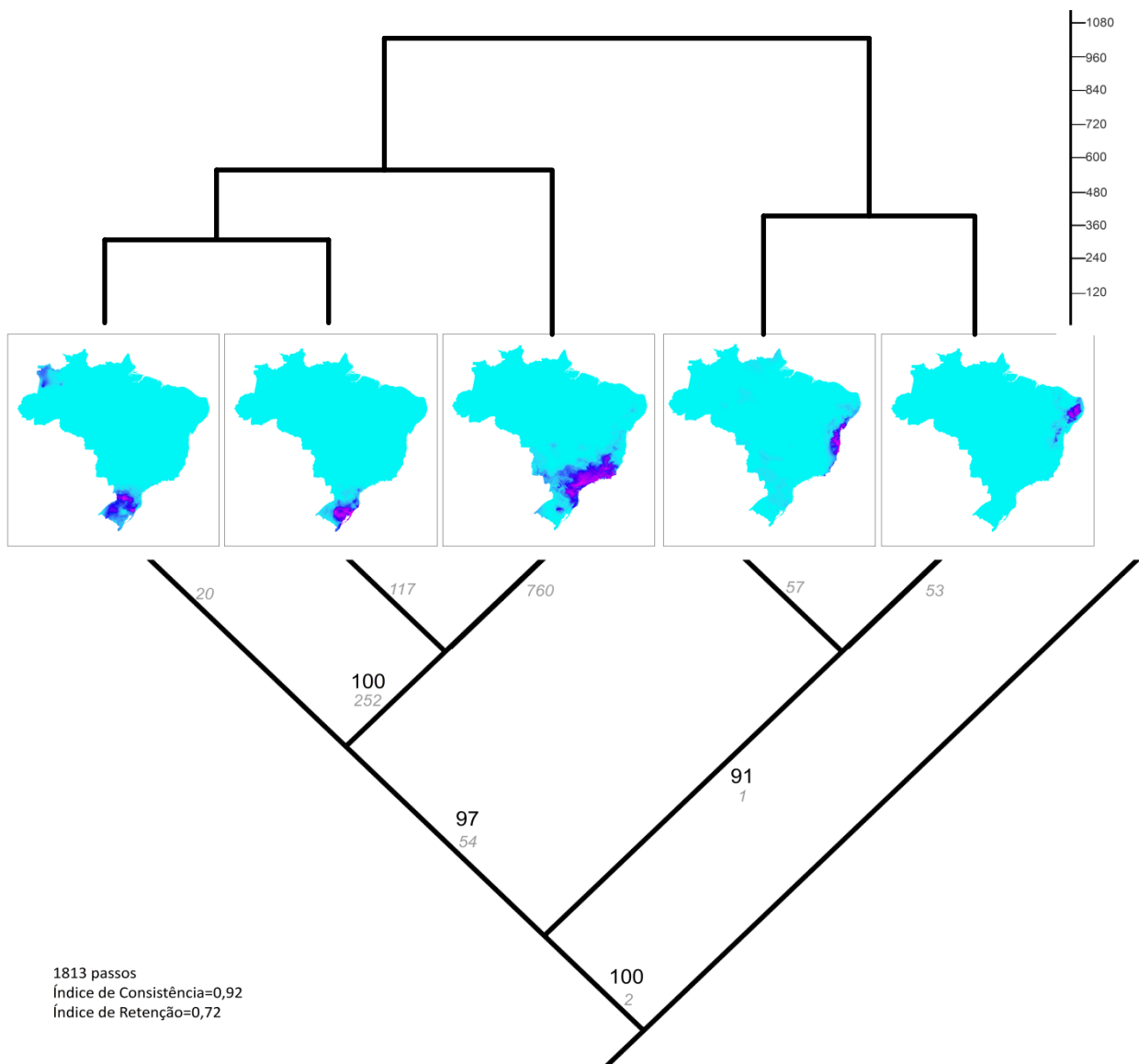


Figura 17: Distribuição potencial e similaridade entre áreas de endemismo para aranhas do leste do Brasil, com base na composição em espécies e em características climáticas. No centro: modelos de distribuição potencial das áreas de endemismo da região leste do Brasil, com base em modelagem MAXENT de dados climáticos. Abaixo: cladograma de PAE, indicando a similaridade de composição em espécies entre as áreas de endemismo. Números pretos indicam o suporte de bootstrap de cada clado, números em cinza indicam espécies endêmicas de cada área e para cada nó do cladograma. Acima: dendrograma de similaridade ambiental (medida por Distância Euclidiana), baseado em Análise de Agrupamento das áreas de endemismo.

agruparam-se as áreas da Serra do Mar e Pampa (sustentadas por 252 sinendemismos), formando o grupo irmão da área Sul Atlântica (54 espécies sinendêmicas). Ao norte do Rio Doce, as áreas Mata Atlântica Central e Nordeste se agruparam, apresentando uma espécie sinendêmica (Figura 17). Foram registradas 2 espécies sinendêmicas para todas as áreas de endemismo do litoral brasileiro.

Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais

O PCA indicou um contínuo de variação ambiental entre as áreas de endemismo, com uma separação evidente entre as áreas ao sul e ao norte do Rio Doce (Figura 18A). Os três primeiros eixos responderam por mais de 99% da variância, sendo 75,32, 17,78 e 6,01% da variância em cada eixo, em ordem crescente do primeiro ao terceiro eixo, respectivamente. A Tabela 1 indica a contribuição das variáveis para os eixos da PCA. As áreas de endemismo foram classificadas corretamente a partir das variáveis ambientais em 99% das amostras a partir da Análise Discriminante (Wilks' Lambda < 0,001) (Figura 18B), sendo os quatro primeiros eixos responsáveis por toda a classificação, sendo a contribuição de cada eixo = 58,17, 25,56, 15,48 e 0,77%, em ordem crescente do primeiro até o quarto eixo, respectivamente. A contribuição das variáveis para os eixos está listada na Tabela 2.

Tabela 1: Contribuição das variáveis climáticas para os eixos da PCA.

Variável Climática	Eixo1	Eixo 2	Eixo 3
temperatura média anual	0.32	-0.01	0.06
variação média diurna	-0.14	0.28	-0.35
isotermas	0.20	0.25	0.09
temperatura sazonal	-0.26	-0.15	-0.29
temperatura máxima do mês mais quente	0.24	-0.09	-0.23
temperatura mínima do mês mais frio	0.31	-0.10	0.17
amplitude térmica anual	-0.26	0.07	-0.39
temperatura média da estação mais úmida	0.23	0.10	-0.04
temperatura média da estação mais seca	0.29	-0.10	0.11
temperatura média da estação mais quente	0.28	-0.10	-0.03
temperatura média da estação mais fria	0.32	0.02	0.13
precipitação anual	-0.26	-0.02	0.40
precipitação do mês mais chuvoso	-0.13	0.32	0.32
precipitação do mês mais seco	-0.17	-0.34	0.15
sazonalidade da precipitação	0.10	0.39	-0.05
precipitação da estação mais chuvosa	-0.15	0.31	0.32
precipitação da estação mais seca	-0.17	-0.34	0.15
precipitação da estação mais quente	-0.21	0.25	0.24
precipitação da estação mais fria	-0.10	-0.36	0.20

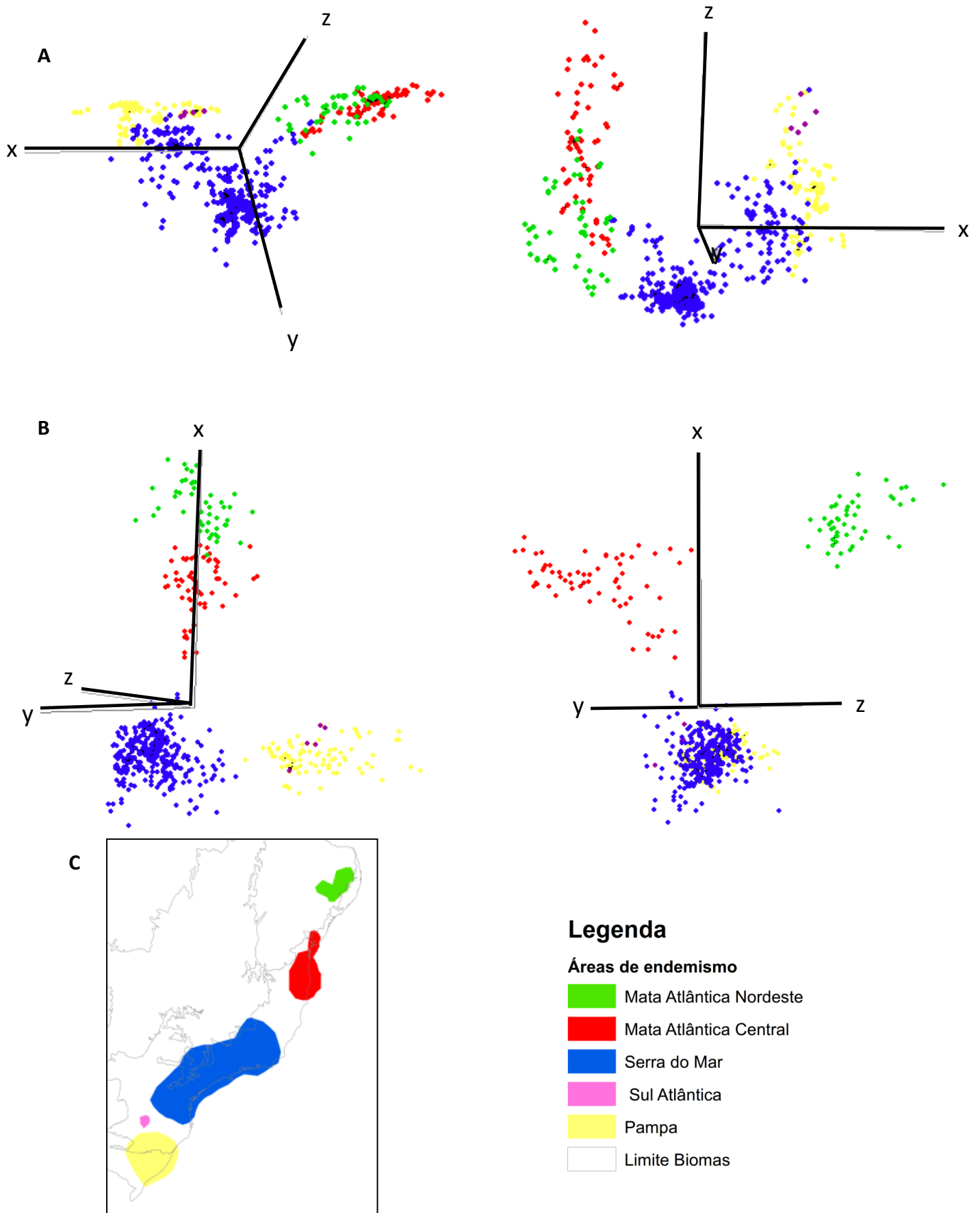


Figura 18: Ordenação de áreas de endemismo para espécies de aranhas do leste do Brasil, a partir de informações climáticas. As áreas foram delimitadas pelo método IGE (veja Figura 2). A: Ordenação nos três primeiros eixos de uma Análise de Componentes Principais, mostrado a separação entre pontos amostrados em cada área (X: eixo 1, Y: eixo 2 e Z: eixo 3). B: Classificação de pontos amostrados em cada área de endemismo, a partir dos três primeiros eixos canônicos de uma Análise Discriminante (X: eixo 1, Y: eixo 2 e Z: eixo 3). C: Áreas de endemismos identificadas na Mata Atlântica.

A análise de similaridade ambiental foi, em parte, congruente, em termos de distância ambiental, com a relação obtida para as áreas com base na PAE. O dendrograma de similaridade refletiu a separação das áreas ao sul e ao norte do rio Doce, bem como a separação entre a área Central e Nordeste, divididas pelo rio São Francisco. A única incongruência observada foi a maior distância ambiental da área Serra do Mar, em relação à área Sul (Figura 17).

Tabela 2: Contribuição das variáveis climáticas para os eixos da Análise discriminante.

Variável climática	Canon1	Canon2	Canon3	Canon4
temperatura média anual	0.55	-0.19	-0.22	0.03
variação média diurna	-0.35	-0.14	0.26	0.25
isotermas	0.74	0.27	-0.21	-0.16
temperatura sazonal	-0.01	-0.01	0.00	0.00
temperatura máxima do mês mais quente	0.21	-0.04	-0.19	-0.10
temperatura mínima do mês mais frio	-0.08	-0.23	0.22	0.19
amplitude térmica anual	0.00	0.00	0.00	0.00
temperatura média da estação mais úmida	0.01	0.03	0.03	0.01
temperatura média da estação mais seca	0.01	-0.01	-0.01	0.04
temperatura média da estação mais quente	-0.02	0.39	0.18	-0.04
temperatura média da estação mais fria	-0.68	0.06	-0.03	-0.11
precipitação anual	0.00	-0.01	0.01	0.00
precipitação do mês mais chuvoso	-0.01	0.02	-0.01	0.00
precipitação do mês mais seco	-0.05	-0.09	-0.06	-0.07
sazonalidade da precipitação	0.05	-0.12	0.15	0.07
precipitação da estação mais chuvosa	0.00	0.02	-0.03	0.00
precipitação da estação mais seca	0.02	0.03	-0.02	0.05
precipitação da estação mais quente	0.00	0.00	0.00	0.00
precipitação da estação mais fria	0.00	0.00	0.02	-0.01

Relação Histórica e o Paleoclima

Os modelos gerados pelo algoritmo Maxent não foram ao acaso ($AUC \geq 0,98$) e foram significativamente correlacionados ao índice kernel (Pearson $r=0,57$ $p<0,001$), indicando que os modelos conseguiram prever as áreas de endemismo a partir das variáveis bioclimáticas. Ocorreram pequenas sobreposições ambientais entre as áreas de endemismo, mas apenas em áreas de baixa adequabilidade (Figura 19). A contribuição relativa de cada variável para a construção do modelo foi consideravelmente distinta entre as áreas de endemismo (Tabela 3), a exemplo disso, a área de endemismo Nordeste, apresenta como principal variável para construção do

modelo a precipitação anual, que não foi importante para nenhum dos outros modelos. O uso de sub-amostras para produção dos modelos não influenciou os modelos significativamente, indicando que este número amostral provavelmente não prejudicou os modelos gerados. Com 400 amostras $r=0,50$ $p<0,001$; 300 amostras $r=0,52$ $p<0,001$ e 100 amostras $r=0,55$ $p<0,001$, enquanto o modelo com 600 amostras apresentou $r= 0,57$ $p<0,001$, como citado acima.

Tabela 3: Contribuição das variáveis climáticas para construção dos modelos no Maxent

Variável climática	Pampa	Sul da Mata Atlântica	Serra do Mar	Mata Atlântica Central	Nordeste
temperatura média anual	0.9	2.1	1.1	0.1	0
variação média diurna	8.3	0	0.2	23.5	25.4
isotermas	40.7	0.2	4	2.9	0.6
temperatura sazonal	22.9	0.9	35.5	25.2	0.8
temperatura máxima do mês mais quente	0.7	0	7.1	0.1	0
temperatura mínima do mês mais frio	0.3	0	1	0	0
amplitude térmica anual	2.9	0	0.6	10.2	0
temperatura média da estação mais úmida	0.5	0	0.3	0.1	0
temperatura média da estação mais seca	0.9	0	37.2	0	0.6
temperatura média da estação mais quente	9	0.2	0.7	0	0.4
temperatura média da estação mais fria	1.2	36	0.3	5.5	17.1
precipitação anual	0.6	0	0.5	1.5	40.4
precipitação do mês mais chuvoso	0.1	0	0	4.6	0.2
precipitação do mês mais seco	0.1	0	0	15.5	1.3
sazonalidade da precipitação	7.8	39.1	2.1	0	5.5
precipitação da estação mais chuvosa	1.6	0	0	5.6	3.5
precipitação da estação mais seca	0.3	21.6	0.1	1.2	0
precipitação da estação mais quente	0.6	0	0.2	3.3	0
precipitação da estação mais fria	0.5	0	9.1	0.6	4.2

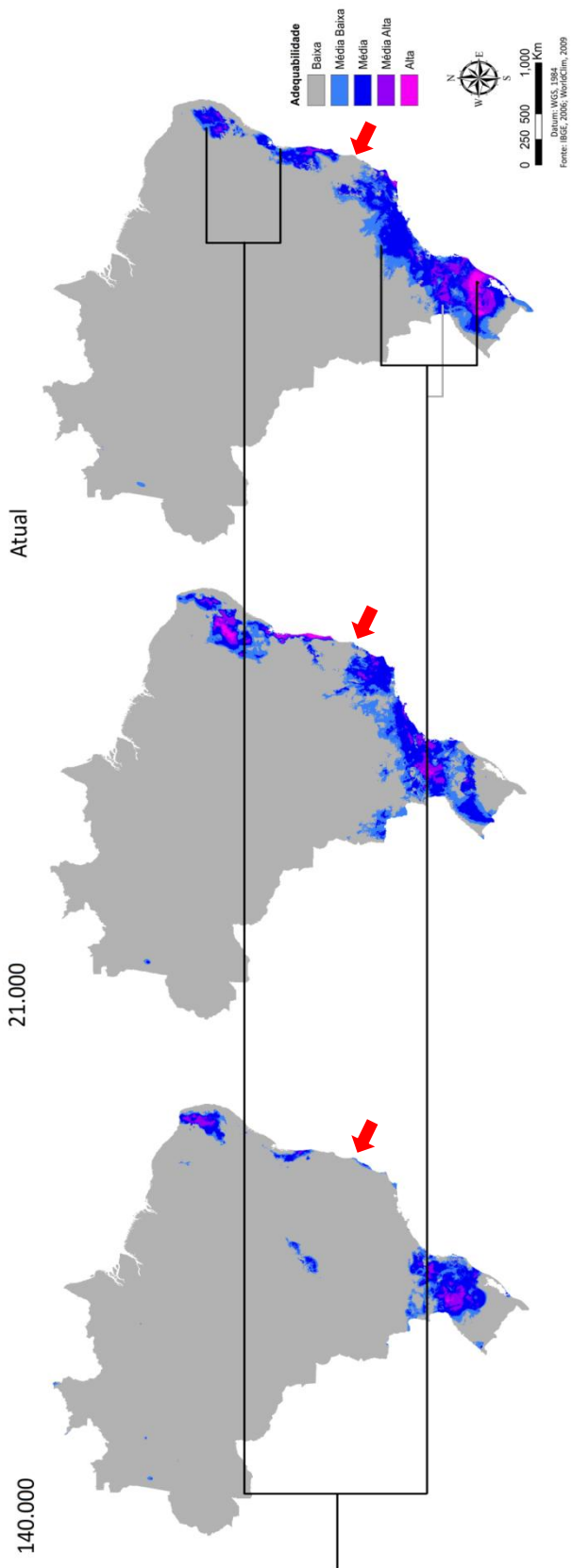


Figura 19: Distribuição potencial de áreas de endemismo de espécies de aranhas do leste do Brasil, com base em modelagem de dados climáticos atuais e para o último Máximo Interglacial (140.000 anos atrás) e o último Máximo Glacial (21.000 anos). A figura sobre os mapas mostra a similaridade de composição em espécies entre as áreas, com base em uma Análise de Parcimônia de Endemismos. A seta indica a localização do rio Doce.

DISCUSSÃO

Identificação das áreas de endemismo por Interpolação Geográfica de Endemismo (IGE)

A principal diferença entre a PAE e o IGE foi em relação ao número de sinendemismos que sustentam as áreas de endemismo (Figura 14 e Figura 16). Por exemplo, para a área de endemismo da Serra do Mar, compreendida entre o Rio Doce e o estado de Santa Catarina, o método PAE identificou apenas três sinendemismos, enquanto o IGE identificou 760. No PAE, nem todas as espécies que aparecem como sinapomorfias de um dado conjunto de quadrículas representam espécies realmente endêmicas porque elas podem ser homoplásicas de muitas outras áreas disjuntas, que não estão geograficamente contíguas (Szumik *et al.*, 2002).

Como o IGE utiliza critérios de proximidade geográfica na interpolação, isso impede agrupamentos de áreas disjuntas, o que ocorre no PAE (exemplo: seta vermelha Figura 16) devido à presença de espécies de ampla distribuição, ou mesmo de distribuição disjunta. No IGE a área de influência dos pontos otimiza a agregação de pontos de ocorrência das espécies, restringindo a área de distribuição em relação a distribuição real da espécie. Isto impede a geração de áreas de endemismos disjuntas, assim como a divisão de áreas contínuas em áreas de endemismo diferentes, devido à presença de espécies de ampla distribuição presentes também em quadrículas distantes. Isto aconteceu, por exemplo, na separação observada dentro da área de endemismo da Serra do Mar (Figura 16).

Os métodos tradicionalmente utilizados para delimitação de áreas de endemismo (ex: Morrone, 1994; Szumik *et al.*, 2002; Deo & Desalle, 2006) baseiam-se na ocorrência de espécies em quadrículas, o que pode prejudicar a percepção de padrões de endemismo. Espécies que ocorram na extremidade de uma quadrícula podem agrupá-la com a quadrícula vizinha, apesar da maior parte dessa área não ser similar, em composição de espécies endêmicas, à área vizinha (exemplo: setas pretas Figura 16). A utilização de um método alternativo para a identificação das mesmas e que possa determinar contornos mais próximos ao padrão real da distribuição das espécies pode ser útil para identificação dos processos que determinam esses padrões, já que quadrículas grandes podem apresentar grandes variações nas condições

ambientais, o que pode não ser condizente com o real padrão das áreas de endemismo. Nesse sentido o método da IGE soluciona esse problema, visto que trabalha com o princípio da área de influência geográfica dos pontos médios de ocorrência das espécies endêmicas.

Outro problema de outros métodos de delimitação de área de endemismo é a escolha do tamanho das quadrículas. Quando se utilizam quadrículas muito pequenas na PAE há uma maior dificuldade em se obter a relação entre as áreas (Morrone & Escalante, 2002), o que também ocorre em outros métodos dependentes de quadrículas (Szumik *et al.*, 2002), já que os registros de uma mesma espécie podem ficar “isolados” em quadrículas distantes. Como temos, de uma forma geral, a informação sobre a distribuição das espécies incompleta ou mesmo imprecisa, o IGE por trabalhar com uma área de influência dos pontos, permite que problemas relacionados à imprecisão dos pontos ou inexistência de pontos adjacentes seja suprimido. Além disso, esse método conseguiu identificar as áreas de endemismo mesmo com conjuntos muito pequenos de amostras enquanto é possível que na PAE isso pode ser muito mais prejudicial (Rosen 1988a).

Se muitas espécies de ampla distribuição forem utilizadas na PAE, este pode identificar áreas de endemismo incorretamente, devido a formação de clados que não representam bem as áreas de endemismo, não atendendo ao pressuposto da máxima co-ocorrência de espécies endêmicas (Brooks & Veller, 2003). Esse problema foi solucionado pelo IGE por utilizar para construção das áreas de endemismo apenas espécies de distribuição restrita, que possivelmente representam um marcador sobre a história dessas regiões. Na PAE, o uso de espécies endêmicas, de distribuição restrita em relação à área de estudo, pode levar a não formação de grupos, principalmente se estas apresentarem distribuição restrita a uma quadrícula. Por outro lado, no IGE até mesmo as espécies de distribuição extremamente restrita são informativas na análise, já que estas aumentaram a densidade de pontos nas áreas de endemismo.

O uso da raiz de Lundberg introduz um problema ainda maior no uso da PAE para identificação de áreas de endemismo, pois quando é construída a matriz de dados a ausência das espécies é plotada como zero. Assim, áreas pouco amostradas acabam sendo agrupadas como áreas basais, o que dificulta a obtenção de áreas de endemismo para essas quadrículas (Brooks & Veller, 2003; Garzón-Orduña *et al.*,

2008). Esse problema foi ressaltado por Rosen (1988b) para as relações obtidas entre áreas com grandes diferenças de esforço amostral. Como o principal componente da análise IGE é a densidade dos pontos centrais de distribuição das espécies endêmicas, este método é mais eficiente em formar agrupamentos de áreas de endemismo mais consistentes quanto ao número de sinendemismos, sendo pouco influenciado por diferenças de esforço amostral.

As áreas de endemismo são unidades relativas, portanto a escala depende apenas do objetivo do observador e da área de observação (Platnick, 1992). Em todos os métodos, a identificação da escala de áreas de endemismo é totalmente arbitrária, o que na verdade não é um problema, já que as áreas são relativas (Platnick, 1992). Isto fica evidente tanto no cladograma de PAE, onde pode-se delimitar uma área de endemismo como qualquer ramo que contenha mais de duas espécies como sinapomorfias, quanto no método aqui proposto, onde pode-se observar diferentes escalas de áreas de endemismo para uma mesma região (Figura 15a e b) quando utilizamos espécies com até 100, 200 e 300 km de raio de distribuição. Dessa forma o critério de corte para a escala da área de endemismo depende principalmente da escala de trabalho e dos objetivos do mesmo (Platnick, 1991b; Platnick, 1992; A Townsend Peterson & Watson, 1998).

O IGE demonstrou ser mais eficiente que a PAE na identificação das áreas de endemismo, na sustentação das mesmas por meio de sinendemismos e também na construção de limites mais claros entre as áreas. O princípio da área de influência do ponto gerado pelo método de interpolação kernel parece ser mais realista, visto que as áreas de endemismo, possivelmente, não devem apresentar limites totalmente discretos (Szumik & Goloboff, 2004) Szumik *et al.*, 2002). Além disso, o IGE é simples e de fácil acesso, visto que além dos programas comerciais tradicionais, como o ArcGis, programas gratuitos como o TerraView já apresentam ferramentas de interpolação de densidade kernel.

Áreas de endemismo

As áreas de endemismo identificadas para o Brasil foram muito congruentes com as propostas em outros trabalhos (Costa *et al.*, 2000; Silva *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2004; Cracraft, 1985; Haffer, 1985; Sigrist & Carvalho, 2008), indicando que esse

padrão deve ser geral para diversos grupos. Isto é plausível, visto que o processo de especiação em diferentes grupos pode ser influenciado por fatores comuns nessas áreas (Szumik *et al.*, 2002). Vale salientar que, até onde conhecemos para literatura, aqui foram obtidos os maiores números de espécies sustentando essas áreas, visto que este trabalho, até o momento, é o que utilizou o maior número de espécies para identificação dessas áreas de endemismo.

As sete áreas de endemismo identificadas para a Amazônia localizam-se dentro dos limites identificados para outros grupos taxonômicos (Cracraft, 1985; Haffer, 1985; Goldani *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2005). Estas áreas estão inseridas nos limites das áreas de endemismo propostas por Haffer (1978), sendo: Napo, Inambari, Imeri, Guiana, Rondônia, Tapajós e Xingu. Entretanto, os limites dessas áreas devem ser tomados com cautela, visto que toda a Amazônia apresenta uma baixa densidade de coletas e uma grande concentração de esforço amostral em pequenas regiões (Nelson *et al.*, 1990; capítulo I). Portanto os limites das áreas podem sofrer grandes mudanças com a adição de novas informações sobre a distribuição das espécies (Harold & Mooi, 1994), sendo necessário melhorar o conhecimento sobre a distribuição das espécies. É possível também que, à medida que surjam novas informações sobre a distribuição de espécies de aranhas na Amazônia, novas áreas de endemismo sejam descobertas. Entretanto, o grande número de espécies exclusivas de cada uma dessas áreas e o pequeno número de espécies em comum é um forte indicativo da existência de áreas de endemismo nessas regiões.

O pantanal apresentou uma pequena área de endemismo na área de transição desse bioma com o cerrado, o que parece, também, estar relacionado ao esforço amostral concentrado nessa região, visto que poucas espécies sustentaram essa área. Além disso, a fauna e a flora desse bioma são conhecidas pelo baixo endemismo (Harris *et al.*, 2005). O Cerrado apresentou cinco áreas de endemismo que não parecem ter sido muito influenciadas pelo esforço amostral, visto que essas não se encontram em áreas de grande densidade de coletas (ver capítulo I). Os limites dessas áreas são coincidentes com alguns dos limites de domínios florísticos propostos por Bridgewater *et al.* (2004) a partir de similaridade florística. Entretanto, até o momento nenhum trabalho se propôs a identificar áreas de endemismo para o Cerrado com base em métodos biogeográficos.

A região leste do Brasil, compreendendo a Mata Atlântica e o Pampa, apresentou limites de áreas de endemismo muito congruentes com os apresentados por outros autores, utilizando diversos métodos e diversos grupos taxonômicos (Silva *et al.*, 2004; Sigrist & Carvalho, 2008; Costa *et al.*, 2000). A divisão da Mata Atlântica em três grandes regiões, Serra do Mar, Central e Nordeste, foi corroborada pelos resultados. A descontinuidade observada entre as áreas de endemismo não representam artefatos de amostragem, pois há uma clara continuidade amostral por todo o litoral brasileiro (ver capítulo I). Essas áreas apresentam apenas espécies com áreas de distribuição geográfica com raio superior a 300 Km. Os rios Doce e São Francisco marcam as principais áreas de descontinuidade das áreas de endemismo, o que vem sendo observado para diversos grupos taxonômicos (Silva *et al.*, 2004; Sigrist & Carvalho, 2008; Costa *et al.*, 2000). Essas áreas de endemismo foram pouco influenciadas pelo esforço amostral, tendo em vista que as áreas de descontinuidade entre as áreas de endemismo não representam lacunas de amostragem (capítulo I).

Relação das áreas de endemismo com variáveis ambientais e o paleoclima

As relações de similaridade observadas para as áreas de endemismo do leste do Brasil por meio da PAE sensu Rosen (1988b) evidenciam a separação das áreas ao sul do Rio Doce das ao norte deste, pois estas compartilham poucas espécies endêmicas (Figura 17). A congruência entre a árvore de PAE entre as áreas de endemismo e a distância ambiental entre elas (Figura 17), bem como a discriminação entre as áreas por meio de variáveis ambientais (Figura 18) indicam que a composição de espécies das áreas está relacionada a fatores ambientais. O número de espécies sinendêmicas para as áreas ao sul do Rio Doce é maior do que o número de espécies que agrupam as duas áreas ao norte desse rio (Figura 17). Isso é congruente com os resultados da modelagem climática, já que a divisão entre as áreas do norte é bem mais evidente do que entre as áreas do sul (Figura 19). Isso indica, mais uma vez, que a composição de espécies e a relação entre as áreas estão refletindo os dados climáticos, assim como seus limites.

Tradicionalmente considera-se que áreas de endemismo são limitadas por barreiras físicas, como rios ou cadeias de montanhas, que limitariam a dispersão das espécies e promoveriam a especiação (Crisci *et al.*, 2003). Para o Brasil, rios são

frequentemente citados como barreiras físicas que delimitariam áreas de endemismo (Gascon *et al.*, 2000; Pellegrino *et al.*, 2005). Entretanto, uma vez que vários grupos de aranhas apresentam alta capacidade de dispersão através de balonismo (Bell *et al.*, 2005), é pouco provável que os rios da Mata Atlântica atuem como barreiras para este grupo. Os resultados deste estudo sugerem que o principal fator limitante à dispersão deste grupo seriam características climáticas, conforme proposto para outros grupos taxonômicos (Moritz *et al.*, 2000).

Assim apenas as espécies que apresentem um nicho ambiental mais amplo, com maior tolerância a variações climáticas, poderiam ultrapassar essas barreiras e conseguir se estabelecer em outras áreas de endemismo. Essa hipótese é reforçada pelo fato de que todas as espécies encontradas na interface entre duas áreas de endemismo são espécies de ampla distribuição.

Entretanto a grande distância ambiental existente entre as áreas ao sul do Rio Doce e as ao norte deste parece estar relacionada não apenas a fatores climáticos atuais, mas também a fatores climáticos históricos (Figura 19). A modelagem das áreas de endemismo com dados paleoclimáticos mostrou que as áreas de endemismo ao sul do Rio Doce estão separadas climaticamente das áreas ao norte por no mínimo 140.000 anos (Figura 19). Essa separação pode estar relacionada à segregação entre populações e especiação alopátrica em diferentes grupos taxonômicos. A longa separação climática entre esses conjuntos de áreas explicaria também o baixo número de espécies compartilhadas entre elas (Figura 17). Essa separação pode se refletir na estruturação genética de populações de espécies que ocorram tanto ao sul quanto ao norte do rio Doce, bem como na estruturação genética das mesmas, essa hipótese é corroborada por alguns estudos de filogeografia para outros táxons (Grazziotin *et al.*, 2006; Cabanne *et al.*, 2007).

Em parte, os resultados aqui obtidos, são congruentes com a hipótese de estabilidade ambiental (Fjeldsá & Lovett, 1997) e às áreas de estabilidade da Mata Atlântica (Carnaval & Craig Moritz, 2008), pois as regiões ao norte e ao sul do Rio doce mantiveram-se ao longo do tempo com condições ambientais próximas às atuais, entretanto com alguma expansão e retração das mesmas (Figura 19). A separação climática entre essas regiões foi mais intensa durante o último máximo glacial (Figura 19). Portanto, se as áreas de endemismo são determinadas, em parte, por fatores

climáticos, essas podem se deslocar ao longo do tempo, em resposta a alterações climáticas, como as flutuações climáticas do Pleistoceno. Assim, a composição da biota dessas áreas pode ser determinada por fatores climáticos, atuais e passados, e pelo isolamento das áreas ao longo do tempo, o que pode ser um fator de especiação.

Os dados aqui apresentados embasam de forma empírica a artificialidade da separação entre biogeografia histórica e ecológica, que já vinha sendo discutida de forma teórica por muitos autores (ver: Wiens & Donoghue, 2004)). Além disso, os resultados aqui obtidos são consistentes tanto com hipóteses de especiação por vicariância (ex: uma população ancestral de uma dada espécie foi separada em duas dessas áreas por mudanças climáticas e houve posterior especiação) quanto com hipóteses de dispersão para outra área de endemismo e posterior especiação por seleção diferencial. Assim a clássica separação entre biogeografia vicariante e dispersão é também artificial (Sánchez-González *et al.*, 2008; Kodandaramaiah, 2009), já que nem sempre é possível separar esses processos nas áreas de endemismo (Kodandaramaiah, 2009). Ao contrário do proposto por Hausdorf (2002), a diversificação de organismos entre e dentre áreas de endemismo deve ser muito mais complexa, com ambos eventos, vicariância e dispersão, ocorrendo e determinando a composição da biota. Áreas de endemismo são, portanto, unidades geográficas que apresentam e ou apresentaram pressões seletivas diferenciais (ambientais e ou bióticas) que determinaram a composição das espécies atuais nessas áreas. Essas pressões deixariam um sinal na composição das espécies. Assim, as espécies podem ser utilizadas como marcadores desses eventos. Os padrões atuais de distribuição não são completamente históricos nem completamente ecológicos (Rosen, 1988a; Santos & Amorim, 2007), indicando, mais uma vez, a dualidade dos processos que geram os padrões de endemismo, que muitas vezes é negligenciada (Wiens & Donoghue, 2004; Kodandaramaiah, 2009).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Axelius, B. 1991. Areas of Distribution and Areas of Endemism. *Cladistics* 7: 197-199.
- Bailey, T. C., & Gatrell, A. C. 1995. Interactive spatial data analysis. Longman Sc.
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M., & Weyman, G. S. 2005. Ballooning dispersal using silk : world fauna , phylogenies , genetics and models. *Bulletin of Entomological Research* 95: 69-114.
- Beyer, H. L. 2007. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS.
- Bridgewater, S., Ratter, J. A., & Ribeiro, J. F. 2004. Biogeographic patterns, biodiversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 2295-2318.
- Brooks, D. R., & Van -Veller, M.G.P., 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819-825.
- Cabanne, G. S., Santos, F. R., & Miyaki, C. Y. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes , Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 73-84.
- Canhos, V. P., Souza, S., Giovanni, R., & Canhos, D. A. L. 2004. Global biodiversity informatics: setting the scene for a "new world" of ecological modeling. *Biodiversity Informatics* 1: 1-13.
- 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.
- Cavieres, L. A., Arroyo, M. T. K., Posadas, P., Marticorena, C., Rodríguez, R., Squeo, F. A., & Arancio, G. 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone : application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region , northern Chile. *Biodiversity and Conservation* 11: 1301-1311.
- Contreras-Medina, R., Vega, I. L., & Morrone, J. J. 2007. Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions : grid-cells , biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 405-417.
- Costa, L. P., Leite, Y. L. R., Fonseca, G. A. B., & Fonseca, M. T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872-881.

Costa, L. P., L. Y., & Leite, R. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals : Endemism and Diversity in the Atlantic Forest '. *America* 32: 872-881.

Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. In F. G. Buckley, with M. S. Buckley, E. S. Foster, & R. S. Morton, Ridgely (Eds.), *Neotropical ornithology*. Washington, DC (p. 49–84).

Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168.

Crisci, J.V., Katinas, L., & Posadas, P. 2003. *Historical Biogeography: An Introduction*. Cambridge.

Croizat, L. 1962. *Space, time, form: The biological synthesis*. Caracas.

Deo, A. J., & Desalle, R. 2006. Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1511-1526.

Ebach, M. C., & Morrone, J.J. 2005. Forum on historical biogeography: what is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography* 32: 2179–2183.

Fjeldsa, J., Lambin, E., & Ivlerens, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22: 63-78.

Fjeldså, J., & Lovett, J. C. 1997. Biodiversity and environmental stability. *Biodiversity and Conservation* 6: 315-324.

García-Barros, E., Guerra, P., Luáñez, M. J., Cano, J. M., Munguira, M. L., Moreno, J. C., Sainz, H., Sanz, M. J., & Simón, C. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29: 109-125.

Garzón-Orduña, I. J., Miranda-Esquivel, D. R., Garzo, I. J., & Donato, M. 2008. Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique '. *Journal of Biogeography* 35: 903-913.

Gascon, C., Malcom, J. R., Patton, J. L., Silva, M. N. F. da, Bogart, J. P., Loughheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S., & Boag, P. T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 13672–13677.

Goldani, A., Carvalho, G. S., & Bica-Marques. J. C., 2006. Distribution Patterns of Neotropical Primates (Platyrrhini) Based on Parsimony Analysis of Endemism. *Braz. J. Biol.* 66: 61-74.

Goloboff, P. A. 2002. *Techniques for Analyzing Large Data Sets. Techniques in molecular systematics and evolution*.

Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.

Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigarauy, S., & Bonato, S. L. 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology* 15: 3969–3982.

Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. In M. S. Buckley, E. S. Foster, R. S. Morton, & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical ornithology*. (p. 113–146).

Harold, A. S., & Mooi, R. D. 1994. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. *Systematic Biology* 43: 261-266.

Harris, M. B., Tomas, W. M., Mourão, G., Silva, C. J., Guimarães, E., Sonada, F., & Fachim, E. 2005. Desafios para proteger o Pantanal brasileiro: ameaças e iniciativas em conservação. *Megadiversidade* 1: 156-164.

Hausdorf, B. 2002. Units in Biogeography. *Systematic Biology* 51: 648-652.

Henderson, I. M. 1991. Biogeography without Area ? *Australian Systematics Botany* 4: 59-71.

Hijmans, R. J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrantes, I., & Rojas, E. 2004. DIVA-GIS Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Manual: 91.

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.

Humphries, C. J., & Parenti, L. R. 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford: Oxford University Press.

Kodandaramaiah, U. 2009. Vagility: The Neglected Component in Historical Biogeography. *Evolutionary Biology (New York)*: 327-335.

Linder, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology* 50: 892– 912.

Moline, P. M., & Linder, H. P. 2006. Input data, analytical methods and biogeography of *Elegia* (Restionaceae). *Journal of Biogeography* 33: 47-62.

Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., & Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533–563.

Morrone, J.J. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF. 37.

Morrone, J. J., & Crisci, Jorge V. 1995. HISTORICAL BIOGEOGRAPHY: Introduction to Methods. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 26: 373-401.

Morrone, J. J., & Escalante, T. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. Journal of Biogeography 29: 1095-1104.

Morrone, J. J.. 1994. On the identification of areas of endemism. Systematic Biology 43: 438-441.

Nelson, B. W., Ferreira, C. A. C., Silva, M. F. da, & Kawasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. Nature 345: 714-716.

Nelson, G., & Platnick, N. I. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. New York: Columbia University Press.

Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. Journal of Biogeography 33: 2099-2106.

Ortega-Huerta, M. A., & Peterson, A T. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions : a test of six presence-only methods. Revista Mexicana De Biodiversidad 79: 205- 216.

Pearson, R. G. 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners.

Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. I., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y., & Sites, J. W. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest. Biological Journal of the Linnean Society 85: 13–26.

Peterson, A. T., & Watson, D. M. 1998. Problems with areal denitions of endemism: the effects of spatial scaling. Diversity and Distributions 4: 189-194.

Platnick, N. I. 1991a. On areas of endemism. Austra Systematic Botany 4: unnumbered.

Platnick, N. I. 1991b. On areas of endemism. Australian Systematic Botany 4: 11-12.

Platnick, N. I. 1992. Patterns of biodiversity. Systematics, ecology and biodiversity crisis. Columbia University Press, New York. 15-24.

Posadas, P., & Miranda-Esquivel, D. R. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.

Porzecanski, A. L., & Cracraft, J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32: 261-275.

Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N., & Pearson, R. G. 2007. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56: 907-923.

Rosen, B. R. 1988a. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. London (pp. 437-481).

Rosen, B. R. 1988b. Progress , problems and patterns in the biogeography of reef corals and other tropical marine organisms *. In A A Myers & P S Giller (Eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. London and NewYork (pp. 269-301).

Rosen, B. R. 1984. Reef coral biogeography and climate through the late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands. In P. J. Benchley (Ed.), *Fossils and climate*. New York: Wiley-Liss Inc (pp. 201-262).

Santos, C. M. D., & Amorim, D. S. 2007. Why Biogeographical Hypotheses need a Well Supported Phylogenetic Framework: a Conceptual Evaluation. *Papéis Avulsos de Zoologia* 47: 63-73.

Sigrist, M. S., & Carvalho, C. J. B. 2008. Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica* 8: 033-042.

Silva, J. M. C., Rylands, A. B., & Fonseca, G. A. B. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade* 1: 124-131.

Silva, J. M. C., Rylands, A. B., & Fonseca, G. A. B. 2005. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* 19: 689-694.

Silva, J. M. C., Souza, M. C., & Castelletti, C. H. M. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography* 13: 85 -92.

Szumik, C. A., Cuezso, F., Goloboff, P. A., & Chalup, A. E. 2002. An Optimality Criterion to Determine Areas of Endemism. *Systematic Biology* 51: 806-816.

Szumik, C. A., & Goloboff, P. A. 2004. Areas of Endemism : An Improved Optimality Criterion. *Systematic Biology* 53: 968-977.

Sánchez-González, L. A., Morrone, J. J., & Navarro-Sigüenza, A. G. 2008. Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 175-194.

Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 3: 107-132.

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

Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., & Guisan, A. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773.