

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 09/11/2020



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Câmpus de São José do Rio Preto

Tiago Nascimento Bernabé

**DA ESCALA FINA À MACRO: AVALIAÇÃO DA INFLUÊNCIA
DOS FATORES AMBIENTAIS SOBRE AS MÚLTIPLAS
FACETAS DA BIODIVERSIDADE EM OPILIÕES**

São José do Rio Preto
2019

Tiago Nascimento Bernabé

**DA ESCALA FINA À MACRO: AVALIAÇÃO DA INFLUÊNCIA
DOS FATORES AMBIENTAIS SOBRE AS MÚLTIPLAS
FACETAS DA BIODIVERSIDADE EM OPILIÕES**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

FAPESP 12/51143-3

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

Coorientador: Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza

São José do Rio Preto
2019

B517e

Bernabé, Tiago Nascimento

Da escala fina à macro : avaliação da influência dos fatores ambientais sobre as múltiplas facetas da biodiversidade em opiliões / Tiago Nascimento

Bernabé. -- São José do Rio Preto, 2019

107 f. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Coorientador: Thiago Gonçalves Souza

1. Ecologia. 2. Biodiversidade. 3. Comunidades biológicas. 4. Biogeografia.

I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Tiago Nascimento Bernabé

DA ESCALA FINA À MACRO: AVALIAÇÃO DA INFLUÊNCIA
DOS FATORES AMBIENTAIS SOBRE AS MÚLTIPLAS
FACETAS DA BIODIVERSIDADE EM OPILIÕES

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

FAPESP 12/51143-3

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero
UNICAMP – Campinas
Orientador

Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva
UFSCAR – Sorocaba

Prof. Dr. Michel Varajão Garey
UNILA – Foz do Iguaçu

Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry
UFPEL – Pelotas

Prof. Dr. Cristiano Agra Isenhard
UFPEL – Pelotas

Campinas
09 de maio de 2019

AGRADECIMENTOS

Tenho muito a agradecer e peço desculpas se eventualmente eu possa ter esquecido de alguns nomes.

Agradeço aos meus pais, Maria da Penha e Ednei, por sempre me incentivarem e por inúmeras vezes custearem parte da minha pesquisa. Eles foram, sem dúvidas, o principal suporte para que eu conseguisse chegar até o fim desse processo.

Aos meus irmãos, Felipe e Eduardo pelos momentos de descontração e parceria, inclusive pela ajuda nos trabalhos de campo.

À todos da minha família que sempre me ajudaram e me apoiaram de todas as formas. Agradeço em especial aos primos Milton e Júbio e aos tios Lurdinha e Firmino por cederem suas propriedades para eu realizar as minhas coletas de campo. Estas áreas foram muito importantes para o meu resultado final.

Ao Gustavo Romero, por aceitar orientar o meu projeto de doutorado mesmo não sendo sua área de maior conhecimento. Agradeço pelos momentos de discussões e trocas de ideias, sempre instigantes e estimulantes. Pelas críticas e pela paciência durante todo o processo do meu doutorado.

Um agradecimento especial para minha companheira Paula M. Omena, pela parceria incondicional e pelos incentivos nos momentos mais difíceis. Obrigado por ajudar em todos os processos, desde as coletas em campo até as discussões e correções do trabalho final. Te amo minha pequena. Agradeço também à sua família, a dona Sônia, seu Djalma, Cida, Lu e Sophia, que sempre me receberam em sua casa de portas abertas e me deram todo o suporte e apoio quando precisei de uma morada para eu cursar algumas disciplinas em Goiânia.

Ao grande amigo e exemplo, o qual considero como pai neste meio acadêmico, Adriano Kury. Obrigado por você me mostrar como pode ser divertido e intrigante estudar opiliões. Agradeço por não me tratar como um mero aluno insignificante de graduação quando nos conhecemos em 2005. Embora eu fosse mais um boçalzinho de mer... rsrs, você contribuiu bastante para que eu seguisse nesta linha de pesquisa com opiliões, sempre disposto a discutir e bolar projetos de trabalhos que estamos tocando juntos. Agradeço por se dispor a passar semanas identificando os opiliões comigo na sua casa. Agradeço imensamente por estender a mão no momento que estava sem bolsa no início do meu Doutorado, fornecendo uma vaga como bolsista em um projeto do seu laboratório. Graças a sua ajuda eu mudei o meu projeto de pesquisa, voltei a trabalhar com opiliões e pude finalizar esta tese. CANÁÁÁRIO VÉI, muito obrigado Adrik!!

Ao irmão que esse meio acadêmico me deu, Thiago (Toyoyo). Agradeço pela grande parceria desde 2005, sempre me incentivando e discutindo ideias, projetos e ambições. Uma das ideias que discutimos e executamos em 2006 acabou virando um capítulo do meu doutorado. Agradeço por acreditar em mim, até mesmo quando eu não acreditava mais e por aceitar ser meu coorientador, assumindo um papel fundamental na minha orientação durante essa jornada. Obrigado pelas intermináveis discussões e revisões da tese, você é do FUTURO!!!

Aos grandes amigos de Santa Teresa – ES, Everson (Calouro) e Daniel (Shrek) por auxiliarem na coleta de campo do primeiro capítulo. Gloria e Pericles, por nos receberem em sua casa e contribuir com contatos de novas áreas para coletas.

Aos amigos dos diversos laboratórios que fiz parte nesse período de doutorado. Aos amigos do ECOFFUN, Paulo Gusmão, Pedro Sena, Theo, Cássio, Paulo Mateus. Obrigado pelas discussões ECOLógicas, Filogenéticas e FUNCionais. Aos amigos do LIMBIO, Pablo, Camila, Alexandre (Super Tramp), Sandra, Fátima (Paragua), Tháles, Felipe, Cauê. Muito obrigado pela amizade, pelas conversas e discussões cinetíficas regada a muito café e principalmente pelas incontáveis confraternizações. Agradeço muito ao Gustavo (Talharini) pela grande amizade e pela parceria que criamos nesse período, além das inúmeras ajudas com mapas e análises.

Aos amigos do Lab Aracno do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Alessandro (Sukrilhos), Osvaldo (Camomila), Amanda, Rafael (Pentelho), Miguel (Medrano), Andres, Carla, Debora, Denis. Sem a ajuda de vocês eu não poderia ter encontrado, identificado e obtido as informações dos opilhões. Agradeço também ao Gustavo (Bonzinho), pela boa vontade em ajudar sempre, contribuindo para os toques finais do meu resumo do ESA em que apresentei os meus resultados preliminares em 2015 e também por aceitar participar da banca de suplentes. Eu considero esta tese como uma homenagem ao MNRJ que foi destruído pelo incêndio de setembro de 2018 e em especial ao LAB ARACNO que teve sua coleção completamente destruída pelo fogo. A base de todas as informações da minha tese veio da coleção do MNRJ e que agora, infelizmente, se perdeu.

A todos os parques e reservas florestais que me receberam super bem e permitiram que conseguisse realizar as minhas coletas da melhor maneira possível. Ao João da RPPN Mata da Serra – ES, Robertson em Pancas, Eudis e Rosita por nos receberem em sua propriedade e nos ajudarem com indicações e contatos para coletas em Pedro Canário. Agradeço também ao IEMA e IBAMA pela liberação das licenças para as coletas.

Agradeço ao professor Glauco Machado, por disponibilizar dados morfológicos de algumas espécies estudadas em seu laboratório na USP. Professor Ricardo Pinto-da-Rocha, por permitir a visita e obtenção dos dados na coleção do Museu de Zoologia da USP. Ao Prof. Adalberto Santo pelos dados da coleção do Museu da Universidade de Minas Gerais. À UNICAMP por permitir a utilização de suas instalações durante grande parte do meu doutorado.

Ao amigo Thadeu, pelas discussões e análises de um terceiro capítulo que quase ficou pronto para a tese. Marquinhos, pela ajuda com a construção dos mapas. Nati, por me receber em sua casa durante meses e meses no Recife e aturar, eu e seu Marido discutindo e trabalhando na tese. Aos amigos da República, Marcinho, Mica e Rafael pela parceria e compreensão nos momentos finais da tese.

Ao Ibilce por proporcionar as condições necessárias para eu finalizar esta etapa. Aos amigos que fiz na UNESP. Sayuri e Michel, pessoas fantásticas e alto astral me ajudando sempre. Ao Adriano (Magrelo), grande amigo e parceiro que sempre me recebeu em sua casa quando precisei ficar por um tempo em Rio Preto e me ajudou bastante com as documentações de última hora que precisavam ser entregues na UNESP.

Aos membros da banca, Fernando Rodrigues da Silva, Michel Varajão Garey, Sebastina Felipe Sendoya Echeverry e Cristiano Agra Isenhard por terem aceitado o convite, e pelas correções e ensinamentos.

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

À FAPESP - processo nº 12/51143-3 pelo recurso para a realização das atividades de campo.

RESUMO

No cenário atual de rápido declínio da biodiversidade e alterações nos ecossistemas, compreender os fatores que determinam os padrões macroecológicos de diversidade tornou-se um objetivo de especial relevância para a ecologia contemporânea. A teoria ecológica recente prevê que processos em diferentes escalas espaciais determinam conjuntamente os padrões de diversidade nas comunidades, destacando que fatores históricos, biogeográficos e climáticos contribuem para a adição de espécies via especiação e dispersão em escala regional, ao passo que condições abióticas, distúrbios e interações entre espécies podem determinar a diversidade em escala local. Nesta tese, busquei compreender as respostas das diversidades taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) aos efeitos de diversos fatores ambientais em diferentes escalas espaciais. No primeiro capítulo, investiguei o papel de gradientes ambientais e de heterogeneidade do habitat sobre a distribuição de opiliões em uma escala fina (i.e., 150 m²) e média (3.500 ha). Mudanças na temperatura, tipo de habitat e heterogeneidade ambiental apresentam efeitos relevantes sobre várias dimensões da diversidade de opiliões mesmo em uma pequena escala espacial. No segundo capítulo, investiguei a influência de fatores ambientais ao longo de um gradiente ambiental sobre as diversidades TD, FD e PD de comunidades de opiliões em múltiplas escalas, além de testar efeitos de barreiras vicariantes. Gradientes climáticos de temperatura e umidade apresentaram, de maneira distinta, forte influência sobre os padrões de diversidade alfa e beta TD, FD e PD de opiliões, registrarmos que grandes rios e suas bacias hidrográficas não afetam as múltiplas facetas da diversidade. Partindo de uma escala fina até uma escala macro, observamos que as respostas das diversidades taxonômica, funcional e filogenética não são homogêneas e destacamos a relevância de se considerar estas diferentes dimensões em estudos de ecologia de comunidades para inferirmos os processos envolvidos na estruturação das comunidades.

Palavras-chave: Opiliões. Múltiplas escalas. Diversidade taxonômica. Diversidade funcional. Diversidade filogenética. Comunidades

ABSTRACT

In the current scenario of rapid decline in biodiversity and ecosystem changes, understanding the factors that determine macroecological patterns of diversity has become a goal of particular relevance to contemporary ecology. Recent ecological theory predicts that processes at different spatial scales jointly determine patterns of community diversity, noting that historical, biogeographic, and climatic factors contribute to species addition through speciation and dispersion on a regional scale, whereas abiotic conditions, disturbances, and interactions between species can determine diversity on a local scale. In this thesis, I tried to understand the taxonomic (TD), functional (FD) and phylogenetic (PD) diversity responses to the effects of several environmental factors at different spatial scales. In the first chapter, I investigated the role of environmental gradients and habitat heterogeneity on the distribution of Opiliones on a fine (i.e., 150 m²) and medium (3,500 ha) scale. Changes in temperature, habitat type, and environmental heterogeneity have relevant effects on several dimensions of the diversity of Opiliones, even on a small spatial scale. In the second chapter, I investigated the influence of environmental factors throughout an environmental gradient on harvestmen TD, FD and PD diversities in multiple scales, as well as testing vicarious barriers effects. Climatic gradients of temperature and humidity presented, in distinct ways, a strong influence on the alpha and beta TD, FD and PD diversity patterns of harvestmen, we note that large rivers and their watersheds do not affect the multiple facets of diversity. From a fine to a macro scale, we note that the responses of the taxonomic, functional and phylogenetic diversities are not homogeneous and we highlight the relevance of considering those different dimensions of diversity in community ecology studies to infer the processes involved in community assemblage.

Keywords: Harvestmen. Multiple Scales. Taxonomic diversity. Functional diversity. Phylogenetic diversity. Communities.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Introdução geral

Figura 1 - Prancha representando a diversidade de formas e tamanhos presentes em opiliões da Floresta Atlântica 16

Capítulo 1

Figura 1 – Área de estudo na Reserva Biológica Augusto Ruschi (RBAR) 50

Figura 2 – Relação entre a temperatura e os índices de diversidade em escala local 51

Figura 3 – Similaridade taxonômica entre as sete áreas da RBAR, e entre os tipos de habitat 52

Figura 4 – Distribuição das variáveis temperatura e profundidade de serapilheira 53

Figura 5 – Similaridade funcional entre os dois tipos de habitats, e Padrão alométrico dos atributos biomassa/comprimento do fêmur IV 54

Figura 6 – Variabilidade dos atributos nas comunidades entre os tipos de habitats 55

Figura S1 – Prancha dos atributos morfológicos mensurados 56

Figura S2 – Árvore filogenética da comunidade de opiliões encontradas na RBAR 57

Figura S3 – Diversidade de espécies coletadas na RBAR 58

Capítulo 2

Figura 1 – Área de estudo com os 64 *grids* 95

Figura 2 – Relação entre as diversidades α_{TD} e α_{FD} e componentes climáticos 96

Figura 3 – Representação dos agrupamentos por sub-bacias, clima-topografia, composição taxonômica e filogenética 97

Figura 4 – Similaridade funcional na área de estudo 98

Figura S1 – Árvore filogenética da comunidade de opiliões encontradas na área de estudo 100

Figura S2 – Mapas com as duas propostas de regiões com barreiras geográficas 101

Figura S3 – Distribuição das diversidades dentro e entre as três regiões propostas no presente trabalho 102

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1 – Lista de atributos selecionados e interpretação funcional	48
Tabela 2 – Efeito das variáveis climáticas e de heterogeneidade sobre as diversidades	49
Tabela S1 – Lista de espécies coletadas na RBAR	59

Capítulo 2

Tabela 1 – Descrição dos eixos da PCA e variáveis ambientais relacionadas	91
Tabela 2 – Efeito das variáveis ambientais sobre as diversidades α TD, α FD e α PD	92
Tabela 3 – Efeitos das variáveis ambientais sobre as três facetas da diversidade β TD, β FD e β PD	93
Tabela S1 - Resumo das variáveis ambientais extraídas	99

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1	Escala local e regional e múltiplas diversidades	11
1.2	Fatores relacionados com a energia e heterogeneidade ambiental	12
1.3	Opiliões	14
1.4	Objetivos gerais	15
1.5	Figuras	16
2	CAPÍTULO 1: Fatores ambientais em escala fina afetam as múltiplas facetas da diversidade de opiliões	17
2.1	Resumo	19
2.2	Introdução	20
2.3	Métodos	24
2.4	Resultados	32
2.5	Discussão	34
2.6	Limitações e Conclusões	38
2.7	Referências	40
2.8	Tabelas	48
2.9	Figuras	50
2.10	Material Suplementar	56
3	CAPÍTULO 2: Gradientes ambientais geram padrões contrastantes nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética de opiliões	63
3.1	Resumo	65
3.2	Introdução	67
3.3	Métodos	71
3.4	Resultados	77
3.5	Discussão	78
3.6	Conclusão	83
3.7	Referências	84
3.8	Tabelas	91
3.9	Figuras	95
3.10	Material Suplementar	99
4	SÍNTESE	103
5	REFERÊNCIAS GERAIS	104

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Escala local e regional e múltiplas diversidades

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é o de compreender como as comunidades são estruturadas e quais são os mecanismos que ditam essa estruturação (Sutherland et al. 2013, Brown 2014). A enorme biodiversidade das regiões tropicais (Brown 2014) torna este objetivo um desafio ainda maior. Durante grande parte do século passado, pesquisadores interpretavam a diversidade e composição de comunidades como resultados de processos em escala local, levando em consideração as interações entre as espécies que coexistiam e a interação com o meio em que viviam (Swenson 2011, Sutherland et al. 2013, Mittelbach e Schemske 2015). Estas interpretações eram baseadas somente na riqueza de espécies (Swenson 2011). Entretanto, ao longo do tempo alguns ecólogos alertaram para a importância de uma abordagem mais regional considerando as características ecológicas, a história evolutiva e biogeográfica das espécies em grande escala como processos fundamentais para a estruturação de comunidades locais e regionais (Lawton 1999, Hubbel 2001, Cavender-Bares et al. 2009, Vellend 2010, Gonçalves-Souza et al. 2013). Desta forma, uma das maneiras de avaliar padrões de diversidade em diferentes escalas espaciais consiste na decomposição da diversidade biológica de uma região (γ) em diversidade local (α) e em um componente associado às diferenças entre comunidades locais, que podem ser geradas via substituição ou perda de espécies (diversidade β) (Jost 2007, Baselga 2010).

Grande parte do desenvolvimento das teorias envolvendo ecologia de comunidades no século passado se baseou na contagem de espécies (Vellend 2010). Uma das limitações da utilização isolada da riqueza de espécies é o pressuposto de que todas as espécies são evolutivamente independentes e ecologicamente equivalentes (Chiarucci et al. 2011, Swenson et al. 2012, Magurran 2013). Nos últimos 20 anos, todavia, estas teorias têm ganhado maior poder preditivo com a inclusão de informações adicionais das espécies (Cavender-Bares et al.

2009, Swenson 2011). Por exemplo, argumenta-se que comunidades com riquezas similares podem ser muito diferentes quanto à diversidade dos caminhos evolutivos e características ecológicas das espécies que a compõem (Cianciaruso et al. 2009). Embora os estudos com riqueza de espécies tenham trazido grandes avanços para a teoria ecológica, os nomes das espécies transmitem pouca ou nenhuma informação sobre a função ou história evolutiva das mesmas. Este tipo de informação é vital para a compreensão dos processos ecológicos, evolutivos e biogeográficos que contribuem para a determinação da estrutura de comunidades (Swenson 2011, Peres-Neto et al. 2012). Portanto, integrar as três facetas da diversidade em múltiplas escalas como a alfa e beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) permite uma melhor compreensão dos processos subjacentes aos padrões de diversidade e ao longo dos gradientes ambientais em diferentes escalas (Devictor et al. 2010, Meynard et al. 2011).

1.2 Fatores relacionados com a energia e heterogeneidade ambiental

Dentre os diversos fatores relacionados aos padrões de distribuição de espécies e estruturação das comunidades, temos as condições climáticas, heterogeneidade ambiental, presença de barreiras geográficas e capacidade de dispersão das espécies (Wright 1983, Kerr e Packer 1997, Hawkins et al. 2003a, Jiménez et al. 2009, Stein et al. 2014). Em especial, podemos destacar que um dos padrões mais amplamente conhecidos consiste na relação entre a riqueza de espécies e o clima (Currie et al. 2004). O número de espécies e gêneros distribuídos em escalas espaciais amplas (e.g., continental) frequentemente apresenta uma correlação com temperatura, disponibilidade de água e produtividade (Hawkins et al. 2003a,b, Currie et al. 2004). Estes padrões podem estar atrelados às restrições fisiológicas das espécies (hipótese da tolerância fisiológica; Allen, 2002), a produtividade da região (hipótese da energia, Wright 1983) ou a maior taxa de especiação em regiões mais quentes em decorrência das taxas

evolutivas mais aceleradas e de interações bióticas mais fortes (Rohde 1992, Schemske 2002, Currie et al. 2004).

A heterogeneidade ambiental pode contribuir para a diversificação das espécies através de diferentes mecanismos. Um aumento da quantidade de tipos de habitats, disponibilidade de recursos e complexidade estrutural podem favorecer o aumento de nichos disponíveis e desta forma permitir uma maior coexistências de espécies (Currie et al. 1991, Tews et al. 2014). Áreas com maior heterogeneidade podem proporcionar mais opções de abrigos e refúgios contra condições ambientais adversas, principalmente em períodos de mudanças climáticas, favorecendo a manutenção das espécies em determinadas áreas (Seto et al. 2004, Kallimanis et al. 2010, Fjeldsa et al. 2012). Eventos de especiação que resultam de isolamento ou adaptações às condições ambientais diversas podem ser potencializados por uma maior heterogeneidade ambiental (Hughes e Eastwood 2006, Antonelli e Sanmartín 2011). Nos trópicos, podemos observar essa relação positiva em que o aumento na heterogeneidade do habitat favorece uma maior diversidade, em mamíferos (e.g., de Camargo et al. 2018), anfíbios (e.g., Oliveira e Scheffers 2018), aves (Poulsen et al. 2002) e invertebrados como borboletas, besouros, aranhas e opiliões (Gonçalves-Souza et al. 2011, Bragagnolo et al. 2007, Basset et al. 2003).

Estes fatores que envolvem gradientes climáticos e ambientais podem funcionar como filtros que contribuem para estruturação das comunidades locais e regionais (Capítulos 1 e 2). Além da questão envolvendo filtros ambientais, a limitação da dispersão é outro processo que contribui para explicar os padrões de diversidade, principalmente nos trópicos (Salisbury et al. 2012). Como espécies que vivem em regiões tropicais geralmente possuem nichos (Salisbury et al. 2012) ou interações mais especializadas (Salazar e Marquis 2012, mas veja Moles e Ollerton 2016), a probabilidade de dispersar entre barreiras geográficas é mais reduzida e, desse modo, a limitação da dispersão pode aumentar a especiação alopátrica e, portanto, contribuir para a variação na diversidade em determinadas regiões (Capítulo 2).

1.3 Opiliões

As comunidades de opiliões mais diversas são encontradas nas áreas tropicais, principalmente em florestas úmidas perfazendo cerca de 41% do total de 6.500 espécies descritas no mundo (Kury 2013, Curtis e Machado 2007, Giribet e Sharma 2015). Opiliões apresentam uma das mais altas taxas de endemismo exibidas para a Floresta Atlântica (~97%, Pinto da Rocha et al. 2005), além de apresentarem grande diversidade de formas, tamanhos e estruturas morfológicas (Figura 1). A maior parte dos opiliões são vulneráveis ao aumento da temperatura e diminuição de umidade (Curtis e Machado 2007), pois não apresentam controle espiracular e possuem uma baixa concentração de hemolinfa osmótica (Santos 2007). A sensibilidade microclimática destes organismos tem gerado alta especificidade de habitat e micro-habitat (e.g., serapilheira, estratos verticais de troncos de árvores e copa de vegetações altas; veja Curtis e Machado 2007) e o desenvolvimento de comportamentos como gregarismo e subsocialidade (Machado 2002, Santos 2007). Algumas adaptações morfológicas estão relacionadas ao uso do habitat como, por exemplo, (i) a redução ou perda completa de olhos e aumento no comprimento de pernas em espécies cavernícolas, e (ii) o aumento no número de segmentos nos tarsos das pernas III e IV em espécies arborícolas quando comparadas com as que vivem no solo (Curtis & Machado 2007).

De acordo com as informações que apresentei, podemos observar que tradicionalmente, os trabalhos que investigaram mudanças da biodiversidade em diferentes escalas espaciais focaram principalmente em riqueza de espécies (Rahbek et al. 2007). Além disso, os estudos que buscam compreender a relação entre as facetas taxonômica, funcional e filogenética da diversidade e gradientes ambientais são escassos e voltados, principalmente, às comunidades de plantas e de vertebrados em regiões temperadas (Devictor et al. 2010; Meynard et al. 2011; Bernard-Verdier et al. 2013; Teichert et al. 2018, Moreno et al. 2018). Para invertebrados, a

escassez de estudos empíricos é ainda mais marcante (e.g., Arnan et al. 2018, Iserhard et al. 2018).

1.4 Objetivos gerais

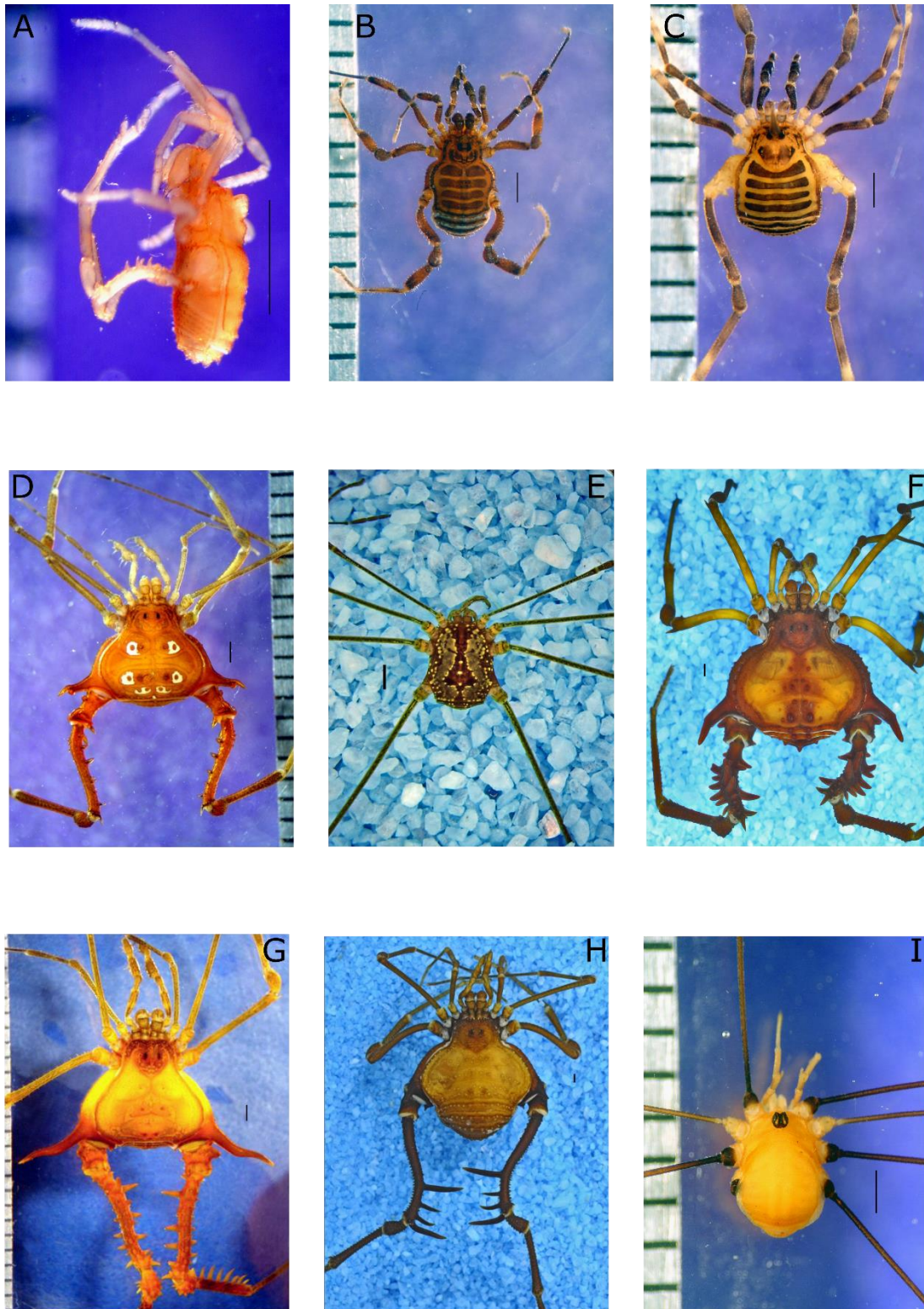
Nesta tese, utilizamos opiliões como grupo modelo para avaliar os efeitos dos fatores ambientais na estruturação da diversidade das comunidades distribuídas na Mata Atlântica. Além disso, investigamos o papel da escala espacial - diferenças dentro de um local (escala α) e entre locais (escala β) – para a determinação da diversidade regional. Ainda, comparamos e discutimos como as diferentes facetas da diversidade (i.e., taxonômica, funcional e filogenética) respondem aos gradientes ambientais nas diferentes escalas.

Esta tese está composta por dois capítulos (*i.e.* no formato de artigos), com os seguintes objetivos:

Capítulo 1: Avaliar se variações em componentes microclimáticos, tipo de habitat e heterogeneidade ambiental, são fatores determinantes na estruturação dos padrões de diversidade de opiliões.

Capítulo 2: Avaliar os efeitos de componentes relacionado com clima, topografia e presença de potenciais barreiras biogeográficas sobre padrões macroecológicos das diversidades taxonômica, funcional e filogenética de opiliões.

1.5 Figuras



Fonte: Bernabé 2019

Figura 1: Prancha representando a diversidade de formas e tamanhos presentes em opiliões encontrados na Floresta Atlântica. A) *Icaleptidae* sp; B) *Paratricommatus* sp; C) *Tibangara* sp; D) *Parapucroliia ocellata*; E) *Paecilaema* sp; F) *Caldasius nigripes*; G) *Carlotta serratipes*; H) *Liogonyleptoides tetracanthus*; I) *Jussara rosea*. Eslaca = 1 mm. Fotos Fig. A-E, G e I: Adriano B. Kury e Foto Fig. F e H: Tiago N. Bernabé.

4. SÍNTESE

Da escala fina para a Macro

Demostramos que fatores que ocorrem em escala de poucos metros apresentam um papel muito importante na estruturação da diversidade nas comunidades de opiliões. Aspectos estruturais e uma maior disponibilidade de microhabitats de uma dada localidade permitem a inclusão de um maior número de espécies, possibilitando entrada de novas características ecológicas e clados. Demostramos que para os opiliões as temperaturas em escala fina afetam negativamente a identidade das espécies e suas características morfológicas, evidenciando um forte filtro ambiental. Entretanto, em uma escala tão reduzida não é possível detectar mudanças de clados. Quando aumentamos nossa escala para uma visão intermediária observamos a ausência do efeito nas características funcionais, porém demonstramos que a semelhança entre os padrões filogenéticos e taxonômicos apresentados indicam a ocorrência de uma convergência de nichos ecológicos entre espécies distribuídas em diferentes clados contribuindo para o padrão homogêneo da diversidade funcional da região.

Em uma escala macroecológica observamos que gradientes climáticos de temperatura e umidade têm uma forte influência sobre os padrões de diversidade alfa e beta de opiliões. A diversidade taxonômica e funcional são afetadas dentro de uma mesma região enquanto a diversidade filogenética não apresenta relação com os gradientes. Quando comparamos entre regiões biogeográficas sugerimos que os gradientes climáticos são grandes responsáveis pelas modificações espaciais nas diversidades beta taxonômica e filogenética, mas os atributos apresentam alta redundância funcional. Reforçamos a hipótese de que a disponibilidade de água é um dos principais preditores da diversidade em regiões tropicais, além de registrarmos que grandes rios e suas bacias hidrográficas não afetam as múltiplas facetas da diversidade. Partindo de uma escala fina até uma escala macro, observamos que as respostas das três diversidades não são homogêneas e destacamos a relevância de se considerar as diferentes

dimensões da diversidade em estudos de ecologia de comunidades para inferirmos os processos envolvidos na estruturação das comunidades. Além disso, corroboramos (1) a limitação espacial dos opiliões no *hotspot* Floresta Atlântica, e (2) a dependência dos opiliões por amplitudes de temperatura e umidade específicas.

5. REFERÊNCIAS GERAIS

Antonelli A, Sanmartín I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *TAXON* 60:403–414. doi: 10.1002/tax.602010

Arnan X, Arcoverde GB, Pie MR, et al (2018) Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of The Total Environment* 631–632:429–438. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.03.037

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: Partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Basset Y, Hammond PM, Barrios H, et al (2003) Vertical stratification of arthropods assemblages. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (eds) *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*, 1st edn. Cambridge University Press, pp 17–27

Bernard-Verdier M, Flores O, Navas M-L, Garnier E (2013) Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. *Journal of Vegetation Science* 24:877–889. doi: 10.1111/jvs.12048

Bragagnolo C, Nogueira AA, Pinto-da-Rocha R, Pardini R (2007) Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: Evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. *Biological Conservation* 139:389–400. doi: 10.1016/j.biocon.2007.07.008

Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41:8–22. doi: 10.1111/jbi.12228

Camargo NF de, Sano NY, Vieira EM (2018) Forest vertical complexity affects alpha and beta diversity of small mammals. *Journal of Mammalogy* 99:1444–1454. doi: 10.1093/jmammal/gyy136

Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Chiarucci A, Bacaro G, Scheiner SM (2011) Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2426–2437. doi: 10.1098/rstb.2011.0065

- Cianciaruso MV, Batalha MA, Gaston KJ, Petchey OL (2009) Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90:81–89. doi: 10.1890/07-1864.1
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, et al (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121–1134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x
- Curtis DJ, Glauco M (2007) Ecology. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) *Harvestmen: the biology of Opiliones*, 1st edn. Harvard University Press, Cambridge, pp 280–308
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, et al (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. *Ecology Letters* no-no. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x
- Fjeldså J, Bowie RCK, Rahbek C (2012) The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:249–265. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113
- Gonçalves-Souza T, Almeida-Neto M, Romero GQ (2011) Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. *Austral Ecology* 36:476–484. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02177.x
- Gonçalves-Souza T, Romero GQ, Cottenie K (2013) A critical analysis of the ubiquity of linear local-regional richness relationships. *Oikos* 122:961–966. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00305.x
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- Hughes C, Eastwood R (2006) Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:10334–10339. doi: 10.1073/pnas.0601928103
- Iserhard CA, Duarte L, Seraphim N, Freitas AVL (2019) How urbanization affects multiple dimensions of biodiversity in tropical butterfly assemblages. *Biodiversity and Conservation* 28:621–638. doi: 10.1007/s10531-018-1678-8
- Jiménez I, Distler T, Jørgensen PM (2009) Estimated plant richness pattern across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypotheses. *Ecography* 32:433–448. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05165.x
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439. doi: 10.1890/06-1736.1
- Kallimanis AS, Bergmeier E, Panitsa M, et al (2010) Biogeographical determinants for total and endemic species richness in a continental archipelago. *Biodiversity and Conservation* 19:1225–1235. doi: 10.1007/s10531-009-9748-6
- Karanth KK, Sankararaman V, Dalvi S, et al (2016) Producing Diversity: Agroforests Sustain Avian Richness and Abundance in India's Western Ghats. *Frontiers in Ecology and Evolution*

4.: doi: 10.3389/fevo.2016.00111

Kerr JT, Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385:252–254. doi: 10.1038/385252a0

Kim TN, Bartel S, Wills BD, et al (2018) Disturbance differentially affects alpha and beta diversity of ants in tallgrass prairies. *Ecosphere* 9:e02399. doi: 10.1002/ecs2.2399

Kury, A. B. 2013. Order opiliones Sundevall, 1833. *Zootaxa* 3703:27–33.

Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177. doi: 10.2307/3546712

Magurran AE (2013) *Measuring Biological Diversity*. John Wiley & Sons, New York, NY

Meynard CN, Devictor V, Mouillot D, et al (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* 20:893–903. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x

Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 30:241–247. doi: 10.1016/j.tree.2015.02.008

Moles AT, Ollerton J (2016) Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica* 48:141–145. doi: 10.1111/btp.12281

Moreno CE, Calderón-Patrón JM, Martín-Regalado N, et al (2018) Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *Biotropica* 50:929–941. doi: 10.1111/btp.12607

Oliveira BF, Scheffers BR (2019) Vertical stratification influences global patterns of biodiversity. *Ecography* 42:249–249. doi: 10.1111/ecog.03636

Peres-Neto PR, Leibold MA, Dray S (2012) Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. *Ecology* 93:S14–S30. doi: 10.1890/11-0494.1

Pinto-da-Rocha R, da Silva MB, Bragagnolo C (2005) Faunistic similarity and historic biogeography of the harvestmen of southern and southeastern atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Arachnology* 33:290–299. doi: 10.1636/04-114.1
Rohde K (1992) *Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause*. *Oikos* 65:514. doi: 10.2307/3545569

Rahbek C, Gotelli NJ, Colwell RK, et al (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:165–174. doi: 10.1098/rspb.2006.3700

Salazar D, Marquis RJ (2012) Herbivore pressure increases toward the equator. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:12616–12620. doi: 10.1073/pnas.1202907109

Salisbury CL, Seddon N, Cooney CR, Tobias JA (2012) The latitudinal gradient in dispersal constraints: ecological specialisation drives diversification in tropical birds. *Ecology Letters* 15:847–855. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01806.x

- Santos FH, Giribet G (2007) Ecophysiology. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G (eds) *Harvestmen: the biology of Opiliones*, 1st edn. Harvard University Press, Cambridge, pp 473–488
- Seto KC, Fleishman E, Fay JP, Betrus CJ (2004) Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing* 25:4309–4324. doi: 10.1080/0143116042000192358
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17:866–880. doi: 10.1111/ele.12277
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, et al (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58–67. doi: 10.1111/1365-2745.12025
- Swenson NG (2011a) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany* 98:472–480. doi: 10.3732/ajb.1000289
- Swenson NG (2011b) Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLoS ONE* 6:e21264. doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Teichert N, Lepage M, Chevillot X, Lobry J (2018) Environmental drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversity (alpha, beta and gamma components) in estuarine fish communities. *Journal of Biogeography* 45:406–417. doi: 10.1111/jbi.13133
- Tews J, Brose U, Grimm V, et al (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures: Animal species diversity driven by habitat heterogeneity. *Journal of Biogeography* 31:79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Vellend, M. (2010) Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206. doi: 10.1086/652373
- Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:496. doi: 10.2307/3544109