



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... rrsr, 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 opiliões. 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

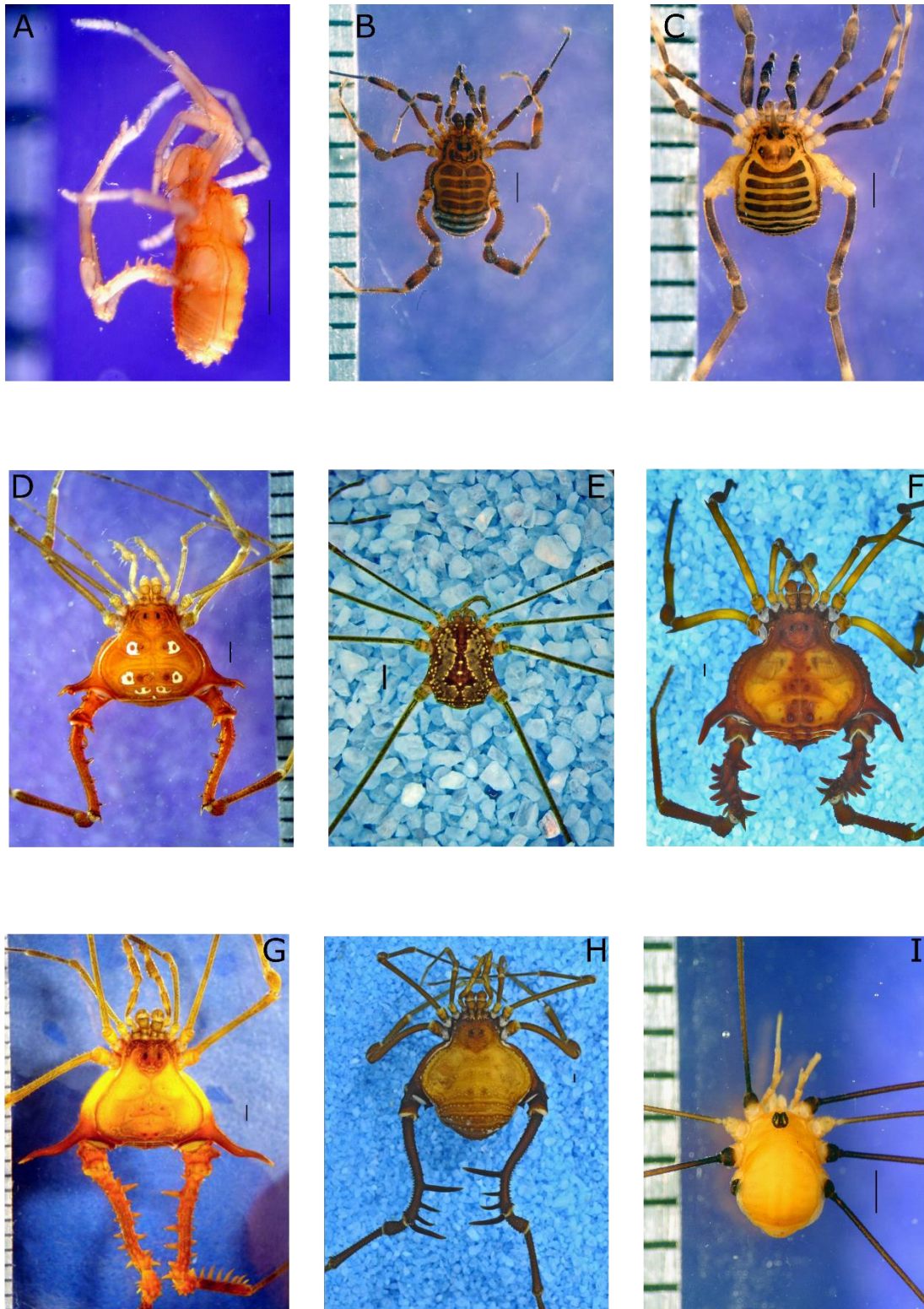
Nesta tese, utilizamos opiliões como grupo modelo para avaliar os efeitos dos fatores ambientais na estruturação da diversidade das comunidades distribuídas na Mata Atlântica. Além disso, investigamos o papel da escala espacial - diferenças dentro de um local (escala α) e entre locais (escala β) – para 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.

2. CAPÍTULO 1

FATORES AMBIENTAIS EM ESCALA FINA AFETAM AS MÚLTIPLAS FACETAS DA DIVERSIDADE DE OPILIÕES

Este capítulo será submetido para a revista *Oecologia*

**FATORES AMBIENTAIS EM ESCALA FINA AFETAM AS MÚLTIPLAS FACETAS
DA DIVERSIDADE DE OPILIÕES**

**Tiago Nascimento Bernabé^{1,4}, Thiago Gonçalves-Souza², Paula M. de Omena⁴, Adriano
Brilhante Kury³, Gustavo Quevedo Romero⁴**

- 1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, SP, Brasil.**
- 2. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.**
- 3. Laboratório de Aracnologia, Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão 20.940-040. Rio de Janeiro - RJ - Brasil**
- 4. Laboratório de Interações Multitróficas e Biodiversidade, Departamento de Biologia Animal, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil.**

2.1 Resumo

Os padrões de diversidade variam amplamente em função de gradientes ambientais em diferentes escalas espaciais. Gradientes de temperatura e umidade, por exemplo, podem limitar a distribuição das espécies, principalmente àquelas com altas restrições fisiológicas, afetando os padrões de diversidade das comunidades. Opiliões são organismos extremamente sensíveis as alterações ambientais por apresentarem altas taxas de endemismo, baixa capacidade de dispersão e restrições fisiológicas ao aumento da temperatura e dessecação. Neste trabalho, investigamos a influência de variáveis abióticas (temperatura, umidade, heterogeneidade ambiental e tipo de habitat) sobre as diversidades α e β taxonômica, funcional e filogenética de opiliões em uma área de Mata Atlântica. Para tanto, realizamos amostragens das comunidades de opiliões em sete áreas da Reserva Biológica Augusto Ruschi. Avaliamos os padrões de diversidade em duas escalas espaciais: (i) fina (i.e., diversidade em cada parcela ($n = 6$) dentro de uma localidade ($n = 7$)) e (ii) média (i.e., diversidade entre localidades). Nossos resultados demonstram que, em uma escala espacial fina, o tipo de habitat pode mediar diferenças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética entre comunidades de opiliões. Além do tipo de habitat, a redução da temperatura apresenta um efeito negativo sobre as diversidades α TD e α FD. Em uma escala espacial média, os padrões de diversidade taxonômica e filogenética diferem entre as áreas em função de variações da temperatura e profundidade da serapilheira. Demonstramos que, para um grupo considerado sensível às mudanças nos fatores climáticos e no tipo do habitat, as respostas aos gradientes variam dependendo da escala espacial e das dimensões da diversidade envolvidas.

Palavras-chave: diversidade funcional, diversidade filogenética, diversidade taxonômica, gradiente ambiental, comunidades

2.2 Introdução

A teoria ecológica contemporânea prevê que processos em diferentes escalas espaciais determinam conjuntamente os padrões de diversidade nas comunidades (Ricklefs 2015). Ao passo que fatores históricos, biogeográficos e climáticos adicionam espécies via especiação e dispersão em escala regional (Wiens e Donoghue 2004), interações bióticas e condições microclimáticas atuam mais fortemente em escala local (Chesson 2000; Leibold et al. 2004; Gonçalves-Souza et al. 2014; Ricklefs 2015). Além disso, a importância relativa de processos estocásticos e baseados no nicho são dependentes da escala espacial, tornando essencial a inclusão explícita da escala para a compreensão dos processos que regulam a diversidade (Meynard et al. 2011; Viana e Chase 2019).

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). Historicamente, os estudos que buscaram desvendar os padrões de diversidade ao longo de gradientes ambientais utilizaram riqueza de espécies (Chiarucci et al. 2011). 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). Além disso, estudos baseados apenas em riqueza de espécies não capturam variações funcionais e filogenéticas presentes nas comunidades, limitando o poder preditivo dos mecanismos envolvidos na estruturação de comunidades. Medidas alternativas de diversidade como a alfa e beta taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) permitem uma melhor compreensão dos processos subjacentes aos padrões de diversidade em diferentes escalas e ao longo dos gradientes ambientais associados (Devictor et al. 2010; Meynard et al. 2011).

A utilização das abordagens funcional e filogenética fornece informações adicionais sobre processos ecológicos e históricos que regulam os padrões de diversidade (Webb et al. 2002; Meynard et al. 2011). A FD descreve atributos comportamentais, morfológicos e fisiológicos das espécies, os quais estão diretamente relacionados com as respostas e efeitos das espécies ao ambiente (Petchey e Gaston 2006; Violle et al. 2007; Swenson 2011). A PD, por sua vez, compreende a relação da história evolutiva entre as espécies de uma comunidade ou entre comunidades, permitindo inferir processos ecológicos locais ou prever propriedades ecossistêmicas (Webb et al. 2002; Mouquet et al. 2012; Tucker et al. 2017). Em geral, espécies que compartilham um ancestral comum tendem a apresentar similaridade nos atributos funcionais, nos nichos e nas interações ecológicas (Wiens et al. 2010; Gomez et al. 2010). Porém, fatores como competição podem favorecer o surgimento de espécies simpátricas mais dissimilares do que o esperado ao acaso, o que sugere cuidado nas interpretações (Losos 2008; Kraft et al. 2015). Deste modo, integrar as três facetas da diversidade, funcional, filogenética e taxonômica, pode fornecer informações mais confiáveis dos mecanismos envolvidos na estruturação de comunidades ao longo de gradientes ambientais. Por exemplo, Teichert e colaboradores (2018) demonstraram que variáveis abióticas têm efeitos diferenciados sobre TD, FD e PD, o que sugere que combinar as facetas da diversidade aumenta o poder preditivo de estudos ecológicos. De fato, estudos prévios argumentam que integrar escalas (α , β) com as diferentes facetas da diversidade aprimora a qualidade do estudo e suas implicações para manejo da biodiversidade (Devictor et al. 2010; Teichert et al. 2018).

No entanto, trabalhos que buscam compreender a relação entre as três facetas 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 regiões tropicais, a falta de estudos empíricos é mais evidente quando consideramos os invertebrados (e.g.,

Gonçalves-Souza et al. 2015; Arnan et al. 2018; Iserhard et al. 2018) e para alguns grupos, como opiliões, os estudos são ainda inexistentes. A compreensão da relação entre diversidade de opiliões e gradientes ambientais é um objetivo de crucial relevância, uma vez que estes organismos apresentam características que os tornam especialmente vulneráveis às alterações ambientais. Por exemplo, opiliões apresentam uma das maiores taxas de endemismo (~97%, Pinto da Rocha et al. 2005) e uma baixa capacidade de dispersão (Curtis e Machado 2007). Além disso, a relação área:volume corporal destes aracnídeos é relativamente alta, eles não apresentam controle espiracular e possuem uma baixa concentração de hemolinfa osmótica – tais características geram restrições fisiológicas e pouca tolerância às variações na temperatura e umidade (Machado 2002; Curtis e Machado 2007; Santos 2007). Logo, podemos esperar que variações em condições microclimáticas ao longo de gradientes ambientais sejam fatores determinantes aos padrões de diversidade. Neste sentido, Almeida-Neto e colaboradores (2006) demonstraram que variações na temperatura e umidade do ar, ao longo de um gradiente altitudinal (em uma escala fina < 1000 m), foram fatores determinantes na distribuição das espécies de opiliões bem como nos padrões de diversidade α em diferentes faixas altitudinais.

Além da temperatura e umidade, diversos fatores abióticos podem influenciar os padrões de diversidade das espécies. Dentre eles, a complexidade estrutural do habitat desempenha um papel fundamental no estabelecimento das comunidades e interações entre as espécies (Srivastava 2006; Zellweger et al. 2017). Habitats estruturalmente mais complexos apresentam uma maior disponibilidade de nichos e proveem uma variedade de recursos aos animais como, maior área de forrageamento, locais para nidificação, abrigo contra predação e proteção contra adversidades climáticas (Langellotto e Denno 2004; de Omena et al. 2018). De maneira geral, em ecossistemas terrestres, a complexidade estrutural da vegetação tem forte influência na distribuição espacial das comunidades animais, bem como nos padrões de diversidade (Langellotto e Denno 2004; Zellweger et al. 2017). Nos trópicos, podemos observar

uma relação positiva entre heterogeneidade ambiental e diversidade de mamíferos (e.g., Camargo et al. 2018), anfíbios (e.g., Oliveira e Scheffers 2018), aves (Poulsen et al., 2002) e invertebrados, como lepidópteros, besouros, aranhas e opiliões (Basset et al. 2003; Bragagnolo et al. 2007; Gonçalves-Souza et al. 2011; Kitchin et al. 2013). A diversidade de estruturas físicas presentes nas florestas como, folhiço, presença de troncos caídos e a própria vegetação em si, contribuem para criação de uma maior variedade de microclimas e microhabitats, que por sua vez, geram uma maior oferta de recursos favorecendo a diversidade de espécies (MacArthur e MacArthur 1961; MacArthur 1964; Carey et al. 1999; Hunter 1999).

Neste trabalho, buscamos investigar a influência de variáveis abióticas sobre as diversidades α e β taxonômica, funcional e filogenética de opiliões em uma área de Mata Atlântica. Para tanto, avaliamos os padrões de diversidade em duas escalas espaciais as quais denominamos de (i) fina (i.e., diversidade em cada transecto [$n = 6$] dentro de uma área [$n = 7$]), e (ii) média (i.e., diversidade entre áreas). Opiliões geralmente apresentam uma alta especificidade no uso de habitats e microhabitats (e.g., serapilheira, estratos verticais de troncos de árvores e copa de vegetações altas; veja Curtis e Machado 2007) possivelmente em decorrência da baixa capacidade de dispersão e alta sensibilidade a variações microclimáticas. Nesta perspectiva, algumas das adaptações morfológicas de opiliões estão diretamente relacionadas à especificidade no uso do habitat. Por exemplo, espécies arborícolas possuem maior número de segmentos nos tarsos das pernas III e IV quando comparadas com as que vivem no solo (Curtis e Machado 2007; Proud et al. 2012). Deste modo, podemos esperar que variações em componentes microclimáticos (i.e., temperatura e umidade), tipo de habitat (i.e., dentro e acima da serapilheira) e heterogeneidade ambiental, aqui expressa pelo número de troncos caídos no solo, profundidade de serapilheira, sejam fatores determinantes na estruturação dos padrões de diversidade de opiliões. Especificamente, nossas predições são as de que: (1) em escala fina, a heterogeneidade ambiental e condições climáticas aumenta a

diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética. (2) Em escala fina, o tipo do habitat é o principal fator determinante das diversidades β TD, β FD e β PD. (3) Em escala média, o gradiente climático e a heterogeneidade do hábitat aumentam as diversidades β TD e β FD. (4) Em escala média, clados próximos na filogenia estão distribuídos entre as áreas independente do gradiente climático, tipo de habitat e heterogeneidade ambiental.

2.3 Material e Métodos

2.3.1 Coleta de Dados

2.3.1.1 Área de estudo

Desenvolvemos este trabalho na Reserva Biológica Augusto Ruschi (RBAR), localizada em Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil (19°45' S; 40°27' O). A RBAR compreende uma área de 3598.41 ha de Floresta Atlântica Ombrófila Densa Montana, com altitude variando de 800 a 1.100m, apresentando fortes declividades e manchas de afloramentos rochosos (Tabacow 1992). A área apresenta temperatura, precipitação e umidade média de 20°C, 1630 mm e 85% respectivamente, sendo os meses de maio e junho os mais secos com aproximadamente 65 mm e novembro e dezembro os mais úmidos chegando a cerca de 270 mm (Gonçalves 1997).

2.3.1.2 Desenho amostral

Realizamos as coletas no período entre 10 de agosto e 26 de outubro de 2006. Selecionamos sete áreas distribuídas em toda a extensão da RBAR para garantir uma maior amostragem da Reserva (Cada área foi considerada aqui como “escala média”; Fig. 1). Dividimos cada área em seis transectos de 30 x 5 m (150 m²: escala considerada aqui como “escala fina”; Fig.1), totalizando 42 pontos amostrais e uma área de 6300 m², adaptado de

(Bragagnolo e Pinto da Rocha 2003). Determinamos os transectos da seguinte forma: (i) Entramos na floresta e nos distanciamos da estrada de acesso, em torno de 600 metros, a fim de reduzir efeito de borda, (ii) estabelecemos um transecto de 30 x 5 m, (iii) dispomos cada transecto a uma distância de 200 m entre si para aumentar a probabilidade das amostras serem independentes.

2.3.1.3 Amostragem, Técnicas e Identificação

A combinação de diferentes métodos e períodos de amostragem (dia e noite) pode otimizar a coleta das comunidades de aracnídeos (Green 1999, Almeida-Neto et al. 2006). Além disso, a combinação de diferentes métodos permite a amostragem de grupos que não são capturados por armadilhas de coleta passiva. Portanto, utilizamos os seguintes métodos: (i) busca ativa noturna (i.e., coleta acima da serapilheira), com intuito de abranger as distintas espécies que podem sair dos abrigos para forragear e (ii) busca na serapilheira diurna (i.e., coleta de serapilheira), visando as espécies que vivem exclusivamente dentro deste habitat. Realizamos ambos os métodos uma única vez em cada um dos 42 transectos.

Realizamos as amostragens dos opiliões que ocorrem acima da serapilheira entre os períodos das 20:00 e 23:00 horas. Formamos duas duplas de coletores e em cada dia de amostragem cada dupla realizou a busca ativa em três transectos por noite/área (i.e., uma hora por transecto). Com auxílio de lanterna de cabeça, coletamos os opiliões manualmente desde aqueles que ocorriam sobre a serrapilheira até na vegetação em uma altura máxima de 2 metros. Inspecionamos cuidadosamente ambientes tais como troncos ou árvores caídas, espaços entre as cascas das árvores, sob rochas, pequenas cavidades e buracos, raízes expostas, que poderiam conter espécies com características crípticas (i.e., espécies que se confundem com o ambiente em que vivem). A coleta da serapilheira sempre ocorreu no dia seguinte à coleta noturna acima da serapilheira, às 7:00 horas. Em cada transecto estabelecemos seis parcelas de 1 m², distantes entre si em 5m e 2,5 m da linha do transecto, totalizando 252 m² de serapilheira amostrada. Esta

amostragem ocorreu em três etapas. Primeiro, coletamos a serapilheira de cada transecto e separamos em sacos para posterior amostragem. Segundo, passamos as amostras por uma peneira com malha de 4 mm sobre um tecido de superfície cinza para facilitar a identificação dos opiliões. Após este procedimento obtivemos dois tipos de amostras, uma fina e uma grossa, que foram cuidadosamente inspecionadas pelas duplas de coletores para amostragem de opiliões pequenos (< 4 mm). A busca por opiliões da serapilheira teve a duração de 30 minutos, em cada tipo de amostra, para garantir que os indivíduos saíssem da tanatose, totalizando 6 horas de triagem de serapilheira em cada uma das sete localidades.

Preservamos todos os opiliões coletados em etanol a 75% e os identificamos até o nível taxonômico mais específico possível, os exemplares que não conseguimos estabelecer tal refinamento nós morfotipamos. Para as análises estatísticas, consideramos apenas indivíduos adultos. Todo o material testemunho foi depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ: curador Adriano B. Kury).

2.3.1.4 Variáveis ambientais

Para avaliar o efeito das condições ambientais na diversidade de opiliões, obtivemos as seguintes variáveis em cada um dos 42 transectos: (i) a profundidade da serapilheira, (ii) o número de troncos caídos no substrato (*i.e.*, preditores de heterogeneidade do habitat), (iii) a temperatura e umidade (*i.e.*, componentes climáticos). Estimamos a profundidade da serapilheira em cada parcela por meio da inserção de um bastão graduado (cm) até que o solo fosse atingido (adaptado de Almeida-Neto et al. 2006). Utilizamos a média da profundidade das seis parcelas de cada transecto como uma estimativa da profundidade da serapilheira do transecto. Contabilizamos todas as estruturas de cobertura lenhosa (troncos caídos com diâmetro > 1 cm) presentes ao longo de cada transecto. Aferimos temperatura e umidade com auxílio de um termo-higrômetro posicionado no meio de cada transecto no nível do solo. Obtivemos todos valores de temperatura e umidade no período da manhã (*i.e.*, 7:00h am).

2.3.1.5 *Atributos morfológicos*

Para as análises da relação entre variáveis ambientais e diversidade funcional, selecionamos os atributos funcionais do tipo resposta (sensu Violle et al. 2007). Os atributos morfológicos selecionados são, possivelmente, condicionados por fatores ambientais (Machado 2002; Curtis e Machado 2007; Shultz e Pinto-da-Rocha 2007; Proud et al. 2012; Caetano e Machado 2013; Machado et al. 2016). Para cada espécie, obtivemos os seguintes atributos funcionais: biomassa, comprimento do fêmur IV e número de segmentos tarsais das pernas I, II, III e IV (Fig. S1). As interpretações funcionais dos atributos utilizados estão apresentadas na Tabela I. Fotografamos a maior parte das espécies coletadas (72,2%) e as medimos (mm) utilizando estereomicroscópio (Leica M125) com máquina fotográfica acoplada (Leica DFC425). Utilizamos a literatura para obter os dados de 8,3% das espécies e para os 19,5% restantes nós não obtivemos dados morfológicos (Tabela S1).

Obtivemos a biomassa dos indivíduos por meio de regressão proposta por Hódar (1996) em que, o comprimento do escudo dorsal pode ser utilizado como variável preditora. Obtivemos o comprimento do escudo dorsal, desconsiderando os tergitos livres conforme literatura de descrição das espécies (Acosta et al. 2007). Contabilizamos a segmentação tarsal pela contagem dos segmentos dos pares de pernas I, II, III, IV e aferimos o comprimento do fêmur IV sempre utilizando a perna direita dos opiliões (Fig. S1). Sempre que possível, as medidas obtidas abrangeram machos e fêmeas das espécies coletadas (Tabela S1), com intuito de refletir os valores de atributos presentes na comunidade. Para as análises de FD utilizamos somente espécies ($n = 29$) que possuíam os valores de todos os seis atributos selecionados.

2.3.1.6 Construção da Filogenia

Construímos a árvore filogenética que descreve as relações entre as espécies de opiliões presentes na RBAR manualmente com programa Mesquite 3.51 (Maddison e Maddison 2018) (Fig. S2). Estabelecemos uma topologia consensual com base nas hipóteses filogenéticas morfológicas, comportamentais e moleculares (utilizando quatro locos mitocondriais e nucleares: COI, 28S rRNA, 12S rRNA, e 16S rRNA), propostas nos seguintes trabalhos: Hara e Pinto-da-Rocha (2010), Mendes (2011), Caetano e Machado (2013), Kury (2014), Pinto da Rocha e colaboradores (2014), Kury e Villarreal (2015), Pinto-da-Rocha e colaboradores (2017). Incluímos estimativas de idade com base na mega árvore proposta por Fernández e colaboradores (2017), utilizando apenas as estimativas que eram consistentes com a topologia da mega árvore. Os nós não-datados foram ajustados adotando o algoritmo BLADJ do software Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008). Em seguida, obtivemos a árvore filogenética utilizando o módulo Phylomatic 2 do software Phylocom 4.2 (Webb e Donoghue 2005). Por fim, definimos os comprimentos dos ramos com a função `compute.brLen` do pacote `ape` (Paradis e Schliep 2018).

2.3.2 Análises Estatísticas

2.3.2.1 Preditores espaciais

Utilizamos o método Mapas de Autovetores de Moran baseados em distância (dbMEMs) a partir das coordenadas geográficas dos nossos 42 transectos e o pacote `adespatial` (Dray et al. 2018) para o estabelecimento dos vetores espaciais. Para gerar uma lista de matrizes de ponderação espacial (i.e., chamado de “modelos espaciais candidatos”: SWM; função `listw.candidates`), utilizamos um conjunto de matrizes de conectividade e ponderação predefinidas a partir das coordenadas geográficas dos nossos 42 transectos. Em seguida, ajustamos o valor de p utilizando a correção de Sidak (Sidák 1967); selecionamos o melhor

subconjunto de autovetores com base nos maiores valores de R^2 ajustados, utilizando a função `listw.select`. Este procedimento foi realizado para evitar o erro do tipo I, uma vez que espera-se que a probabilidade de detectarmos acidentalmente um sinal espacial para uma determinada variável resposta aumenta com o número de candidatos (Bauman et al. 2018). Os autovetores do melhor modelo candidato foram retidos para as análises estatísticas como “preditores espaciais” (i.e., MEMs).

2.3.2.2 A heterogeneidade ambiental e condições climáticas aumentam a diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética?

Para avaliar a diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética realizamos a série de Hill através do pacote `hillR` (Chao et al. 2014). O pacote utiliza a amostra da abundância ou incidência observada (i.e., amostra de referência) para contabilizar a diversidade estimada com o intervalo de confiança de 95%, baseado no método de reamostragem (i.e., *bootstrap*). Selecionamos a interpolação (até a menor amostra) e extrapolação (extrapolando até o dobro da amostra de referência) baseada no tamanho da amostra, e estimamos a diversidade taxonômica, funcional e filogenética local baseando-se na ordem $q = 1$ (exponencial da entropia de Shannon), onde as espécies são ponderadas em proporção à sua abundância na comunidade amostrada (Chao et al. 2014). Utilizamos Modelo Linear Misto para investigar o efeito das variáveis climáticas e de heterogeneidade do habitat sobre os índices de diversidades Taxonômica, Funcional e Filogenética locais (Série de Hill).

2.3.2.3 *Em escala fina, o tipo do habitat é o principal fator direcionador das diversidades β TD, β FD, β PD?*

Para identificar se a composição de espécies difere entre os habitats (serapilheira e acima da serapilheira), utilizamos análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA; Anderson 2006) por meio da função `Adonis2` do pacote `vegan` (Oksanen

2018). Para testar os pressupostos da PERMANOVA utilizamos a função `betadisper` do pacote `vegan` (Oksanen 2018).

Para avaliar se existem diferenças funcionais entre as comunidades que ocorrem nos dois habitats, i.e., na serapilheira e acima da serapilheira, criamos uma matriz de comunidade baseada no atributo médio (CWM) entre os dois estratos utilizando o pacote `SYNCSA` (Debastiani e Pillar 2012; função `matrix.t`). Utilizamos a matriz CWM para gerar uma matriz de distância (função `vegdist` [pacote `vegan`] e método Bray-Curtis). Em seguida, realizamos uma PERMANOVA com a função `adonis`. Por fim, utilizamos a função `betadisper` para testar os pressupostos da PERMANOVA.

Para testarmos as diferenças filogenéticas das comunidades entre os dois habitats, realizamos uma análise de associação entre a composição de espécies ponderadas pela filogenia e o tipo de habitat (função `matrix.p.sig` [pacote `PCPS`] (Vanderlei 2018)).

2.3.2.4 Em escala média, o gradiente climático e a heterogeneidade do hábitat aumentam as diversidades βTD , βFD ?

Para avaliar se as variáveis ambientais explicam a composição de espécies de opiliões, isolando o efeito do espaço, utilizamos uma Análise de Redundância Baseada em Distância (dbRDA) parcial através da função `dbrda` do pacote `vegan` (Oksanen et al. 2018). Para obter nossa matriz ambiental, verificamos a colinearidade das variáveis ambientais e selecionamos as variáveis a serem retidas, através da função `forward.sel` (i.e., baseado em permutações dos resíduos do modelo). Para conduzir a `dbrda` parcial, padronizamos a matriz de espécies utilizando a função `deconstand` do pacote `vegan` com o método Hellinger (Legendre e Gallagher 2001; Oksanen et al. 2018). Em seguida, com a matriz padronizada, geramos uma matriz de dissimilaridade com distância Bray-curtis, utilizando a função `vegdist` do pacote `vegan`.

Para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre a variabilidade dos atributos entre as sete áreas, geramos uma matriz de comunidade baseada no atributo médio (CWM) das sete comunidades e seguimos os mesmos passos descritos anteriormente (i.e., item 2.2.3). Para ilustrar como se comporta o padrão alométrico das espécies entre os estratos, realizamos uma regressão entre os atributos biomassa e comprimento do fêmur da comunidade inteira (i.e., espécies da serapilheira e acima da serapilheira) e estimamos o valor da inclinação da reta (i.e., *slope*) da comunidade. Em seguida, estimamos os *slopes* para cada uma das espécies e subtraímos da comunidade para gerar uma estimativa do padrão alométrico presente nos estratos. Para minimizar o erro na estimativa dos *slopes*, selecionamos as 14 espécies que apresentaram quatro ou mais indivíduos mensurados.

2.3.2.5 Em escala média, clados próximos na filogenia estão distribuídos entre as áreas independentemente do gradiente climático, tipo de habitat e heterogeneidade ambiental?

Para as análises de filobetadiversidade, utilizamos uma árvore consensual, previamente construída e datada. Para descrever a estrutura filogenética de opiliões, utilizamos a matriz de composição de espécies e a matriz de distância filogenética para criar uma matriz que descreve a composição de espécies ponderadas pela filogenia (Matriz P). Em seguida, aplicamos PCA sobre a Matriz P para gerar autovetores conhecidos como Coordenadas Principais da Estrutura Filogenética (PCPS; Duarte 2011). Cada PCPS descreve um gradiente filogenético ortogonal na metacomunidade e indica quais clados estão mais associados a ele, possibilitando que comunidades locais possam ser comparadas entre si, em termos de similaridade filogenética, evidenciando quais clados são os responsáveis por tal similaridade (Duarte 2011). Os PCPSs com autovalores elevados descrevem grandes gradientes filogenéticos relacionados a nós mais profundos na filogenia. Em contrapartida, os autovalores menores descrevem gradientes filogenéticos relacionados aos nós terminais (e.g., gênero). Acessamos a relação entre os PCPS e as variáveis ambientais para serem utilizadas na dbRDA. Realizamos as análises utilizando o

pacote pcps (Debastiani e Duarte 2014). Após a obtenção do escores relacionados com as variáveis ambientais (preditora filogenética-ambiental), utilizamos as MEMs (preditoras espaciais) e inserimos as variáveis no modelo da análise dbRDA parcial com a função dbrda do pacote vegan (Oksanen et al. 2018) para isolar o efeito do espaço e permitir avaliar o efeito das preditoras ambientais selecionadas sobre a filogenia.

Realizamos todas as análises estatísticas no ambiente de programação R (R Core Team 2017).

2.4 Resultados

Coletamos 1056 espécimes de opiliões, dos quais 83% (877) eram adultos. Os adultos coletados estão distribuídos em 36 espécies pertencentes a cinco famílias (6 Sclerosomatidae, 25 Gonyleptidae, 3 Cryptogeobiidae, 1 Cosmetidae e 1 Icaleptidae) e duas subordens (Laniatores e Eupnoi). Dentro de Eupnoi, quatro representantes da família Sclerosomatidae foram os mais abundantes, *Jussara rosea* (167 espécimes), *Jussara* sp1 (165 espécimes), *Holcobunus dissimilis* (229 espécimes), *Abaetetuba* sp. (54 espécimes). Para Laniatores, as espécies mais abundantes foram os representantes da subfamília Tricommatinae Gen. nov. (39 espécimes), Gonyleptinae - *Proctobunoides tuberosus* (23 espécimes), Mitobatinae - *Encheiridium ruschii* (21 espécimes) e Pachylinae - Gen. nov. (21 espécimes). Os exemplares coletados compõem uma parcela representativa da comunidade presente na RBAR ($^1D = 11.066$; Fig. S3). A umidade relativa se manteve alta para toda a região ($88,7 \pm 9,97$; média \pm DP) e a temperatura variou de $11,9^\circ\text{C}$ (mínima) a $25,54^\circ\text{C}$ (máxima) ($18,5 \pm 3,81$; média \pm DP).

2.4.1 Em escala fina, a heterogeneidade ambiental e condições climáticas aumentam a diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética?

Em escala fina, a temperatura exerceu um papel relevante na estruturação da comunidade, afetando de forma negativa as medidas de diversidade α taxonômica e funcional (Tabela 2; Fig. 2). Em contrapartida, a diversidade α filogenética não apresentou relação com a temperatura (Tabela 2; Fig. 2). Os preditores umidade, profundidade de serapilheira e número de troncos não apresentaram relação com as três facetas da diversidade em escala local (Tabela 2).

2.4.2 Em escala fina, o tipo do habitat é o principal fator direcionador das diversidades β TD, β FD, β PD?

O tipo do hábitat afetou a diversidade beta taxonômica ($F_{1,70} = 25,02$; $R^2 = 0,26$; $P < 0,001$; Fig. 3b), Funcional ($F_{1,66} = 206,6$; $R^2 = 0,76$; $P = 0,001$; Fig. 5a; Fig. 5b) e filogenética ($F_{1,70} = 5,59$; $R^2 = 0,08$; $P = 0,002$). As espécies que ocorrem na serapilheira apresentaram biomassa 13 vezes menor ($0,49 \pm 0,31$ mg; média \pm DP) em relação às espécies acima da serapilheira e comprimento do fêmur IV três vezes menor ($1,93 \pm 0,29$ mm; média \pm DP) (Fig. 6). O padrão restritivo da serapilheira se repete para PD, porém com uma dispersão entre os clados que compõem este estrato (i.e., os clados não estão próximos na filogenia embora haja essa restrição).

2.4.3 Em escala média, o gradiente climático e a heterogeneidade do hábitat aumentam as diversidades beta TD, FD e PD?

A diversidade beta taxonômica diferiu entre as áreas amostradas (Fig. 3a). Estas diferenças foram mediadas pela temperatura ($F_{1,37} = 3,33$, $P = 0,009$; Fig. 4a) e profundidade de serapilheira ($F_{1,37} = 2,98$, $P = 0,008$; Fig. 4b). De maneira similar, a temperatura ($F_{1,36} = 3,16$, $P = 0,004$) e profundidade da serapilheira ($F_{1,36} = 3,16$, $P = 0,011$) afetaram a diversidade beta filogenética. Entretanto, a diversidade funcional não diferiu entre as áreas ($F_{6,35} = 1,75$, $R^2 = 0,23$, $P = 0,087$).

2.5 Discussão

Este é o primeiro estudo a utilizar em conjunto as três facetas da diversidade para o grupo dos opiliões e os resultados obtidos traz nova visão sobre os mecanismos subjacentes aos padrões de diversidade destes organismos em diferentes escalas espaciais. Nossos resultados demonstram que, em uma escala espacial fina ($\sim 150\text{m}^2$), o tipo de habitat pode mediar diferenças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética entre comunidades de opiliões. Além do tipo de habitat, o aumento da temperatura apresenta um efeito negativo sobre as diversidades αTD e αFD , mas não para αPD . Quando analisamos a diversidade em uma escala espacial média (3.500 ha), os padrões de diversidade taxonômica e filogenética diferem entre as áreas em função de variações da temperatura e profundidade da serapilheira. Contrário às nossas expectativas, a diversidade beta funcional, em escala média, não foi influenciada por nenhum dos preditores ambientais. No entanto, o tipo de habitat exerceu uma forte influência sobre a morfologia dos opiliões. Desse modo, os resultados demonstram que mudanças na temperatura, tipo de hábitat e heterogeneidade ambiental apresentam efeitos relevantes sobre várias dimensões da diversidade de opiliões mesmo em uma escala espacial fina (*i.e.*, de poucos metros).

2.5.1 Padrões de diversidade em escala fina (da heterogeneidade ao clima)

As diferenças observadas entre os tipos de habitat indicam que possíveis variações estruturais do ambiente, mesmo em uma escala espacial reduzida, podem determinar os padrões de diversidade das comunidades de opiliões. Variações estruturais em uma dada localidade permitem a coexistência de maior número de espécies permitindo a inclusão de novas espécies, atributos e clados às comunidades (Gonçalves-Souza et al. 2011; DeVries et al. 2012; Camargo et al. 2018). A restrição na variabilidade dos atributos apresentada na serapilheira sugere a ação de filtro ambiental. A maior diversidade βTD , FD e PD presente acima do folhíço e maior quantidade de microhabitats (*i.e.*, troncos caídos, raízes expostas, rochas, bromélias, nas folhas

e troncos das árvores) são indícios de que uma maior variabilidade e disponibilidade de microhabitats exerce um papel crucial na distribuição da diversidade. Nossos resultados se assemelham ao padrão encontrado por Bragagnolo e colaboradores (2007), em que a riqueza de opiliões esteve relacionada com a maior complexidade vegetal presente no sub-bosque (0 – 1 m de altura) das áreas de Floresta Atlântica maduras. Estudos envolvendo outros grupos animais, como besouros e anfíbios de regiões tropicais, onde áreas úmidas com temperaturas mais estáveis, alta precipitação e estruturação vegetal complexa, também apresentam maior diversidade no estrato acima da serapilheira (Charles e Basset 2005; Oliveira e Scheffers. 2018).

Nossos resultados também demonstram que há uma variação nos tipos de atributos relacionados ao uso dos diferentes tipos de habitats pelos opiliões. O aumento da biomassa dos opiliões e do número de segmentos tarsais das pernas II e IV, reportados no nosso estudo, reforçam as evidências de que alguns aspectos morfológicos desses organismos estão diretamente relacionados com adaptações ao uso de habitats específicos (Curtis e Machado 2007; Proud et al. 2012). Resultados similares, reportados por Proud e colaboradores (2012), demonstraram um aumento no comprimento da perna IV de opiliões (da subordem Laniatores) que ocorrem na vegetação em comparação aos de solo. O comprimento da perna, assim como o número de segmentos tarsais, tem sido sugerido como um dos fatores que contribuem para a distribuição de opiliões em diferentes estratos nos habitats (Curtis e Machado 2007; Proud et al. 2012). As características das pernas podem estar relacionadas com a capacidade desses organismos se deslocarem e subirem na vegetação. Por exemplo, um grande número de segmentos tarsais permite que alguns opiliões se prendam a objetos com pequenos diâmetros (Guffey 2000), como os ramos de pequenos arbustos, ao passo que pernas mais longas, além do carácter sexual, poderiam facilitar a escalada em objetos com grande diâmetro, como tronco de árvores.

Além dos efeitos relacionados ao tipo de habitat, a temperatura apresentou uma forte relação com padrões de diversidade em escala fina. O aumento na temperatura exerce um impacto negativo sobre as diversidades alfa funcional e taxonômica. Ecossistemas tropicais são caracterizados por apresentarem temperaturas mais elevadas e relativamente constantes ao longo do ano (Machado et al. 2016; Oliveira e Scheffers 2018). Em virtude de tais características climáticas, estudos sugerem que ectotermos de áreas tropicais sejam altamente vulneráveis ao aumento da temperatura, e os impactos são maiores àqueles que (i) apresentem uma baixa capacidade de aclimação (Stillman 2003) e (ii) especialização fisiológica com relação a temperatura (Ghalambor et al. 2006). Em especial, para os opiliões, variações na temperatura e umidade podem ser determinantes na fenologia do grupo, influenciando a atividade dos adultos, duração da temporada de acasalamento, comportamento reprodutivo, desenvolvimento de ovos, taxa de crescimento e mortalidade (Machado e Oliveira 1998, Almeida-Neto et al. 2006; Buzato et al. 2013; Machado et al. 2016). Logo, a redução das diversidades α TD e α FD com o aumento da temperatura, possivelmente, está relacionada a uma alta sensibilidade dos opiliões ao aumento da temperatura. Uma vez que a região onde desenvolvemos estudo apresenta umidade relativa do ar elevada ($88,7 \pm 9,97$; média \pm DP), mesmo na estação seca, sugerimos que a umidade não seja um fator limitante em áreas que apresentem tais condições climáticas. Embora as diversidades α TD e α FD tenha diminuído o aumento da temperatura, este efeito não se reflete na estruturação da PD, sugerindo uma ausência de sinal filogenético ou que, em uma escala tão fina, não seja possível detectar mudanças de clados.

2.5.2 Padrões da diversidade em escala média (da heterogeneidade ao clima)

A ausência de diferença na composição funcional entre as áreas (*i.e.*, diversidade beta) reforça a relevância do efeito do tipo de habitat (*i.e.*, acima e dentro da serapilheira [escala local]) para a diversidade regional. Mazancourt e colaboradores (2008) sugerem que níveis de

diversidade taxonômica elevados tendem a promover a seleção estabilizadora de características ecológicas, inibindo as respostas evolutivas dentro das espécies e levando a altos níveis de conservadorismo de nicho. Portanto, o padrão na composição funcional da RBAR indica que a β TD possa estar associada com a densa ocupação do espaço ecológico (“*ecological packing*” ou “*niche packing*”), através de especializações mais refinada no uso do habitat (Safi et al. 2011; Cooke et al. 2019). Logo, apesar das comunidades das diferentes áreas apresentarem espécies com identidades diferentes e composição filogenética distintas, a estrutura funcional se mantém. Altos níveis de estratégias ecológicas similares (redundância funcional) entre as espécies, indicam que filtros abióticos selecionam conjuntos de espécies funcionalmente similares dentro dos locais (Purschke et al. 2013; Cooke et al. 2019). Quando olhamos a escala regional, podemos entender a estruturação funcional da comunidade, pois dentre os mecanismos que contribuem para uma alta redundância funcional estão a alta estabilidade ambiental, fraca competição, baixa heterogeneidade em escala regional, filtro ambiental, alta produtividade e baixa evolução do atributo (e.g., Cooke et al. 2019).

Contrário à nossa predição inicial, observamos uma substituição de clados influenciados pela condição climática e heterogeneidade do habitat entre as áreas, seguindo o mesmo padrão esperado e observado para β TD. Pressões ambientais, como incidência de meses quentes e precipitação, são responsáveis por moldar atributos reprodutivos em opiliões (dentre eles estão tamanho corporal e comprimento de pernas, Machado et al. 2016), apresentando baixa dependência filogenética para estes atributos, além de respostas evolutivas rápidas a mudanças climáticas. Portanto, a semelhança entre os padrões filogenéticos e taxonômicos apresentados sugere uma convergência de nichos ecológicos entre espécies distribuídas em diferentes clados, o que contribui para explicar o padrão homogêneo da β FD). Os resultados demonstram que a substituição na composição filogenética mantém a dispersão dos clados (i.e., sem agrupamento), indicando que as preferências de habitat e as tolerâncias fisiológicas

permanecem relativamente estáveis dentro dos clados da filogenia na região, conforme a hipótese de conservação de nicho (Wiens et al. 2010; Teichert et al. 2018). Conservadorismo de nicho climático e de habitat aliados à ausência de relação entre β FD e as preditoras ambientais, sugerem a necessidade de se analisar respostas fisiológicas diretas do grupo em relação às mudanças climáticas (Lardies et al. 2008).

Ao contrário das descobertas de Almeida-Neto et al. (2006), os nossos resultados demonstram que a profundidade de serapilheira afeta a composição taxonômica da comunidade. Evidenciamos, pela primeira, vez que este componente abiótico também explica a variação na composição filogenética. As diferenças das profundidades sugerem que a estrutura do habitat (i.e., estratos dentro da serapilheira) possam estar contribuindo para este efeito. Estudo com aranhas identificou que diferentes profundidades na serapilheira abrigam composição taxonômica e filogenética distintas de aranhas (Wagner et al. 2003). A distribuição dos valores de profundidade indica a existência desta compartimentalização da serapilheira, haja visto que é possível observar os subconjuntos presentes na região (Fig. 4).

2.6 Limitações e conclusões

Os padrões e relações que descrevemos no presente trabalho refletem uma história complexa que pode envolver fatores como especiação, extinção, anagênese e dispersão, com cada fator sendo provavelmente moldado por características das espécies e impulsionados por pressões naturais (e.g., filtro ambiental e competição) e humanas (e.g., fragmentação e espécies invasoras) (Davies et al. 2008; Cooke et al 2019). Aqui focamos em analisar os resultados envolvendo a ação de características ambientais na estruturação das comunidades de opiliões, considerando as três facetas da diversidade, contemplando a distribuição de espécies, suas estratégias ecológicas e sua história evolutiva. Entretanto, não consideramos as interações

diretas entre as espécies as quais podem exercer um papel relevante nos processos de montagem das comunidades (Kraft et al. 2015; Cadotte e Tucker 2017). Portanto, trabalhos futuros que evidenciem as questões envolvidas na coexistência das espécies de opiliões em uma determinada região podem proporcionar *insights* sobre um melhor entendimento dos papéis das espécies e suas contribuições para o pool regional.

Apresentamos aqui a relevância de uma abordagem que considere tipos de habitats em conjunto com características ambientais para se obter uma estimativa mais confiável de diferentes parâmetros relacionados a montagem de comunidades. Demonstramos que, para um grupo considerado sensível às mudanças nos fatores climáticos e no tipo do habitat, as respostas variam dependendo da escala e das dimensões da diversidade envolvidas. Enfoques complementares podem ajudar a esclarecer alguns pontos não abordados neste trabalho, como avaliar o efeito sazonal, uma vez que Almeida-Neto e colaboradores (2006) destacaram efeitos da temperatura e umidade em escala fina (i.e., plotes) entre estações secas e chuvosas. Abordar outros atributos que envolvam comportamento (Machado et al., 2016) ou fisiologia, além de levar em consideração possíveis interações bióticas (Cadotte e Tucker 2017), podem ajudar a esclarecer fatores envolvidos em montagem de comunidades. Esperamos que os resultados apresentados aqui estimulem maiores discussões e novas abordagens para trabalhos relacionados à ecologia de comunidades com enfoque nos múltiplos componentes da diversidade e reforcem, principalmente, a relevância do grupo dos invertebrados como ferramentas de trabalho.

Agradecimentos

Agradeço a Everson Soeiro, Daniel Mota, Eduardo S. Bernabé, Sr. Volpi pelo suporte de campo. Agradeço ao Museu Nacional por receber o material coletado e ceder espaço físico para

identificação, agradeço a toda a equipe da Reserva Biológica Augusto Ruschi e ao Museu de Biologia Professor Mello-Leitão, pela logística para o desenvolvimento da pesquisa. Agradeço a Maria da Penha M. do Nascimento pelo suporte financeiro. Agradeço ao Professor Glauco Machado e seu aluno, Diogo Samia, por fornecerem as medidas dos exemplares da subfamília Mitobatinae.

P. M. de Omena recebeu financiamento da “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior” (PNPD-CAPES; 2014/04603-4).

O estudo foi conduzido sob autorização do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (número de autorização do IBAMA - 02001.003190 / 2006-36).

2. 7 Referências

- Acosta LE, González AP, Tourinho AL (2007) Methods for taxonomic study. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) *The Biology of Opiliones*, 1st edn. Harvard University Press, Cambridge
- Almeida-Neto M, Machado G, Pinto-da-Rocha R, Giaretta AA (2006) Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport’s rule? *Journal of Biogeography* 33:361–375. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01389.x
- 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. *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
- Bauman D, Drouet T, Fortin M-J, Dray S (2018) Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology* 99:2159–2166. doi: 10.1002/ecy.2469

- 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
- Bragagnolo C, Pinto-da-Rocha R, Antunes M, Clouse RM (2015) Phylogenetics and phylogeography of a long-legged harvestman (Arachnida : Opiliones) in the Brazilian Atlantic Rain Forest reveals poor dispersal, low diversity and extensive mitochondrial introgression. *Invertebrate Systematics* 29:386–404. doi: 10.1071/IS15009
- Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32:429–437. doi: 10.1016/j.tree.2017.03.004
- Caetano DS, Machado G (2013) The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. *Cladistics* 29:589–609. doi: 10.1111/cla.12009
- 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
- Carey AB, Kershner J, Biswell B, de Toledo LD (1999) Ecological scale and forest development: squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forests. *Wildlife Monographs* 3–71
- Chao A, Chiu C-H, Jost L (2014) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:297–324. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Charles E, Basset Y (2005) Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 21:329–336. doi: 10.1017/S0266467405002300
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343–366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- 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
- Cooke RSC, Bates AE, Eigenbrod F (2019) Global trade-offs of functional redundancy and functional dispersion for birds and mammals. *Global Ecology and Biogeography* 28:484–495. doi: 10.1111/geb.12869

- Corey DT, Stout IJ (1990) Ground surface arachnids in sandhill communities of Florida. *Florida Journal of Arachnology* 18:167–172
- 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
- Davies TJ, Fritz SA, Grenyer R, et al (2008) Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:11556–11563. doi: 10.1073/pnas.0801917105
- de Mazancourt C, Johnson E, Barraclough TG (2008) Biodiversity inhibits species' evolutionary responses to changing environments. *Ecology Letters* 11:380–388. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01152.x
- De Omena PM, Kersch-Becker MF, Antiqueira PAP, et al (2018) Bromeliads provide shelter against fire to mutualistic spiders in a fire-prone landscape. *Ecological Entomology* 43:389–393. doi: 10.1111/een.12497
- Debastiani VJ, Duarte LDS (2014) PCPS – an R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography* 6: 144–148. doi: 10.21425/F56322943
- 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. *Ecology Letters* 13: 1030–1040. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x
- DeVries PJ, Alexander LG, Chacon IA, Fordyce JA (2012) Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America: Species diversity in fruit-feeding butterfly communities. *Journal of Animal Ecology* 81: 472–482. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01922.x
- Dray S, Dufour A-B (2007) The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20. doi: 10.18637/jss.v022.i04
- Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner HH (2018). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Duarte L da S (2011) Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos* 120:208–215. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18898.x
- Fernández R, Sharma PP, Tourinho AL, Giribet G (2017) The Opiliones tree of life: shedding light on harvestmen relationships through transcriptomics. *Proc R Soc B* 284:20162340. doi: 10.1098/rspb.2016.2340
- Ghalambor CK (2006) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46:5–17. doi: 10.1093/icb/icj003
- Gómez JM, Verdú M, Perfectti F (2010) Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature* 465:918–921. doi: 10.1038/nature09113

- 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 (2014) Metacommunity versus biogeography: a case study of two groups of Neotropical vegetation-dwelling arthropods. *PLoS ONE* 9:e115137. doi: 10.1371/journal.pone.0115137
- Green J (1999) Sampling method and time determines composition of spider collections. *The Journal of Arachnology* 27:176–182
- Guffey C, Townsend VR, Felgenhauer BE (2000) External morphology and ultrastructure of the prehensile region of the legs of *Leiobunum nigripes* (Arachnida, Opiliones). *Journal of Arachnology* 28:231–236. doi: 10.1636/0161-8202(2000)028[0231:EMAUOT]2.0.CO;2
- Hara MR, Pinto-da-Rocha R (2010) Systematic review and cladistic analysis of the genus *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Magnolia Press, Auckland, N.Z.*
- Hirao T, Murakami M, Kashizaki A (2009) Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research* 24:263–272. doi: 10.1007/s11284-008-0502-4
- Hódar JA (1996) The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologia* 17:421–433
- Hunter ML (ed) (1999) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- 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
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439. doi: 10.1890/06-1736.1
- Kitching RL, Ashton LA, Nakamura A, et al (2013) Distance-driven species turnover in Bornean rainforests: homogeneity and heterogeneity in primary and post-logging forests. *Ecography* 36:675–682. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.00023.x
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, et al (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29:592–599. doi: 10.1111/1365-2435.12345
- Kury AB (2014) Why does the Tricommatinae position bounce so much within Laniatores? A cladistic analysis, with description of a new family of Gonyleptoidea (Opiliones, Laniatores). *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1111/zoj.12165
- Kury AB, Villarreal M. O (2015) The prickly blade mapped: establishing homologies and a chaetotaxy for macrosetae of penis ventral plate in Gonyleptoidea (Arachnida,

- Opiliones, Laniatores): Chaetotaxy of gonyleptoid ventral plate. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174:1–46. doi: 10.1111/zoj.12225
- Langellotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1–10. doi: 10.1007/s00442-004-1497-3
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280. doi: 10.1007/s004420100716
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11:995–1003. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x
- MacArthur RH (1964) Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist* 98:387–397. doi: 10.1086/282334
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598. doi: 10.2307/1932254
- Machado G (2002) Maternal care, defensive behavior, and sociality in neotropical *Goniosoma* harvestmen (Arachnida, Opiliones). *Insectes Sociaux* 49:388–393. doi: 10.1007/PL00012663
- Machado G, Buzatto BA, García-Hernández S, Macías-Ordóñez R (2016) Macroecology of sexual selection: a predictive conceptual framework for large-scale variation in reproductive traits. *The American Naturalist* 188:S8–S27. doi: 10.1086/687575
- Maddison WP, Maddison DR *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.51
- Magnusson WE, Lima AP, Luizão R, et al (2005) RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5:19–24. doi: 10.1590/S1676-06032005000300002
- Magurran AE (2013) *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons, New York, NY
- Mendes AC (2011) Phylogeny and taxonomic revision of Heteropachylinae (Opiliones: Laniatores: Gonyleptidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:437–483. doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00706.x
- 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

- 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
- Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, et al (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* 87:769–785. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x
- Oliveira BF, Scheffers BR (2019b) Vertical stratification influences global patterns of biodiversity. *Ecography* 42:249–249. doi: 10.1111/ecog.03636
- Oksanen et al. (2018) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paradis E, Schliep K (2019) *ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R*. *Bioinformatics* 35:526–528. doi: 10.1093/bioinformatics/bty633
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Pinto-da-Rocha R, Bragagnolo C, Marques FPL, Antunes JM (2014) Phylogeny of harvestmen family Gonyleptidae inferred from a multilocus approach (Arachnida: Opiliones). *Cladistics* 30:519–539. doi: 10.1111/cla.12065
- 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
- Pinto-da-Rocha R, Benedetti A, Coronato-Ribeiro A, et al (2017) Filogenia da superfamília Gonyleptoidea baseada em evidência total (Laniatores, Grassatores). In: (Santos A, Machado G, Gonzaga M Eds.) V Congresso Latino-Americano de Aracnologia, 3 a 8 de dezembro de 2017, Caeté, Minas Gerais, Livro de Resumos, 27
- Poulsen BO (2002) Avian richness and abundance in temperate Danish forest: tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation* 11:1551–1566. doi: 10.1023/A:1016838518127
- Proud DN, Felgenhauer BE, Townsend VR, et al (2012) Diversity and habitat use of Neotropical harvestmen (Arachnida: Opiliones) in a Costa Rican Rainforest. *ISRN Zoology* 2012:1–16. doi: 10.5402/2012/549765
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, et al (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101:857–866. doi: 10.1111/1365-2745.12098
- Ricklefs RE (2015) Intrinsic dynamics of the regional community. *Ecology Letters* 18:497–503. doi: 10.1111/ele.12431
- Safi K, Cianciaruso MV, Loyola RD, et al (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2536–2544. doi: 10.1098/rstb.2011.0024

- Santos FH, Giribet G (2007) Ecophysiology. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) *Harvestmen: the biology of Opiliones*, 1st edn. Harvard University Press, Cambridge, pp 473–488
- Shultz JW, Pinto-da-Rocha R (2007) Morphology and functional anatomy. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (ed) *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, pp 14–61
- Sidak Z (1967) Rectangular confidence regions for the means of multivariate normal distributions. *Journal of the American Statistical Association* 62:626. doi: 10.2307/2283989
- Srivastava DS (2006) Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia* 149:493–504. doi: 10.1007/s00442-006-0467-3
- Stillman JH (2003) Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science* 301:65–65. doi: 10.1126/science.1083073
- Swenson NG (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE* 6:e21264. doi: 10.1371/journal.pone.0021264
- Swenson NG, Erickson DL, Mi X, et al (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology* 93:S112–S125. doi: 10.1890/11-0402.1
- Tabacow, J. 1992. Proposta de zoneamento ambiental para o município de Santa Teresa. Monografia de Especialização, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Vitória, ES.
- 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
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, et al (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews* 92:698–715. doi: 10.1111/brv.12252
- Viana DS, Chase JM (2019) Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. *Ecology* 100:e02576. doi: 10.1002/ecy.2576
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Wagner JD, Toft S, Wise DH (2003) Spatial stratification in litter depth by forest-floor spiders. *Journal of Arachnology* 31: 28–29. Doi: 10.1636/0161-8202(2003)031[0028:SSILDB]2.0.CO;2

- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol Ecol Notes* 5:181–183. doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00829.x
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100. doi: 10.1093/bioinformatics/btn358
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, et al (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310–1324. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19:639–644. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.011
- Zellweger F, Roth T, Bugmann H, Bollmann K (2017) Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. *Global Ecology and Biogeography* 26:898–906. doi: 10.1111/geb.12598

2.8 Tabelas

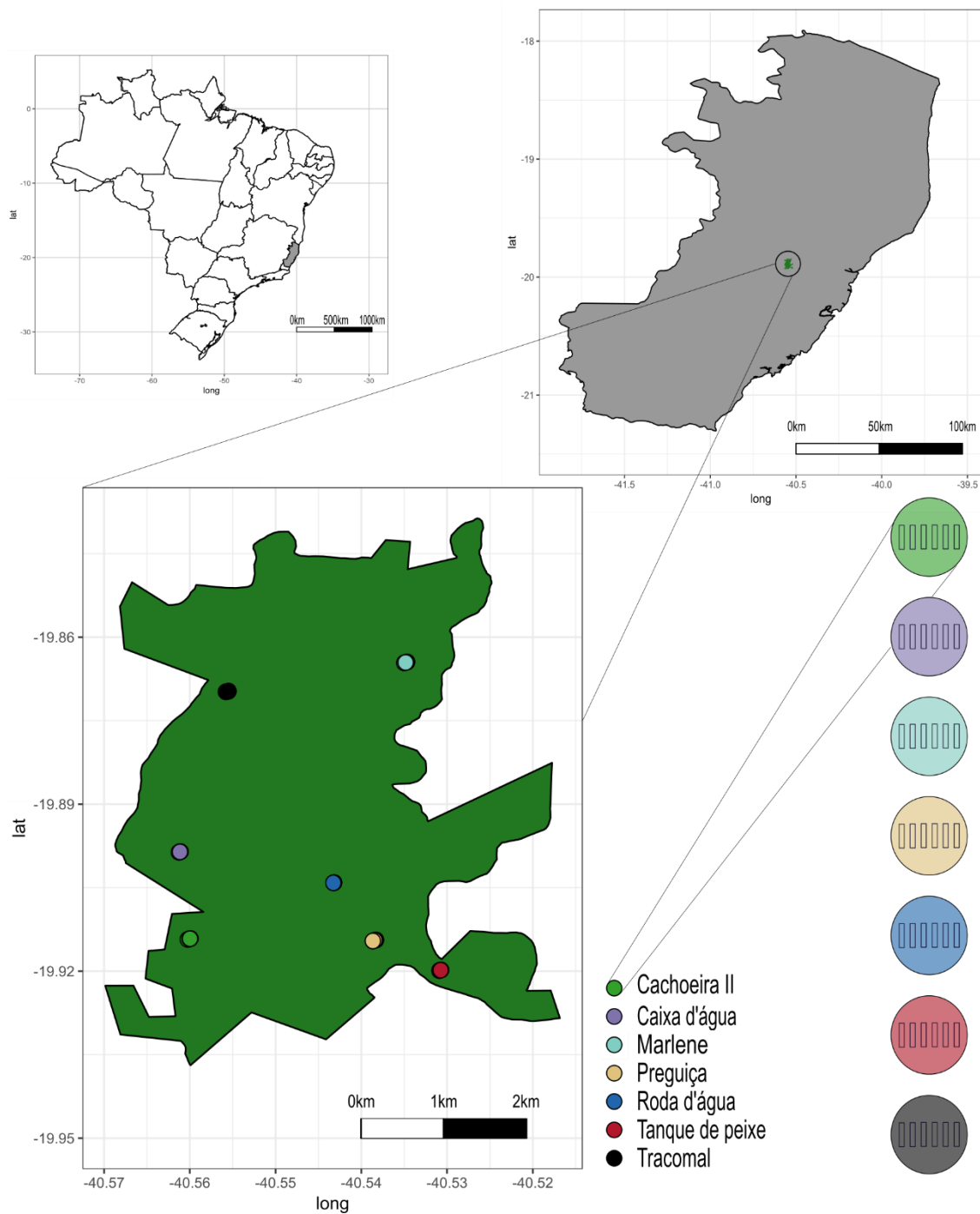
Tabela 1 Lista dos atributos selecionados e considerados como atributo de resposta às preditoras ambientais definidas.

Atributos	Interpretação funcional	Referência
Biomassa	Vulnerabilidade às alterações na temperatura e umidade. Indivíduos maiores devem estar mais associados às menores temperaturas.	Brown et al. 2004
	Uso do habitat. Organismos menores estariam mais associados à serapilheira	Proud et al. 2012
Comprimento do fêmur IV	Uso do habitat. Pernas menores estão associadas a espécies que utilizam o solo e serapilheira.	Proud et al. 2012
Número de segmentos tarsais das pernas I, II, III, IV	Uso do habitat. Maior número de segmentos tarsais possibilita a ocorrência sobre a vegetação.	Curtis e Machado 2007

Tabela 2 Modelo linear misto para investigar o efeito das variáveis climáticas e de heterogeneidade do habitat sobre os índices de diversidades Taxonômica, Funcional e Filogenética locais (Série de Hill). Valores significativos ($P < 0,05$) estão em negrito.

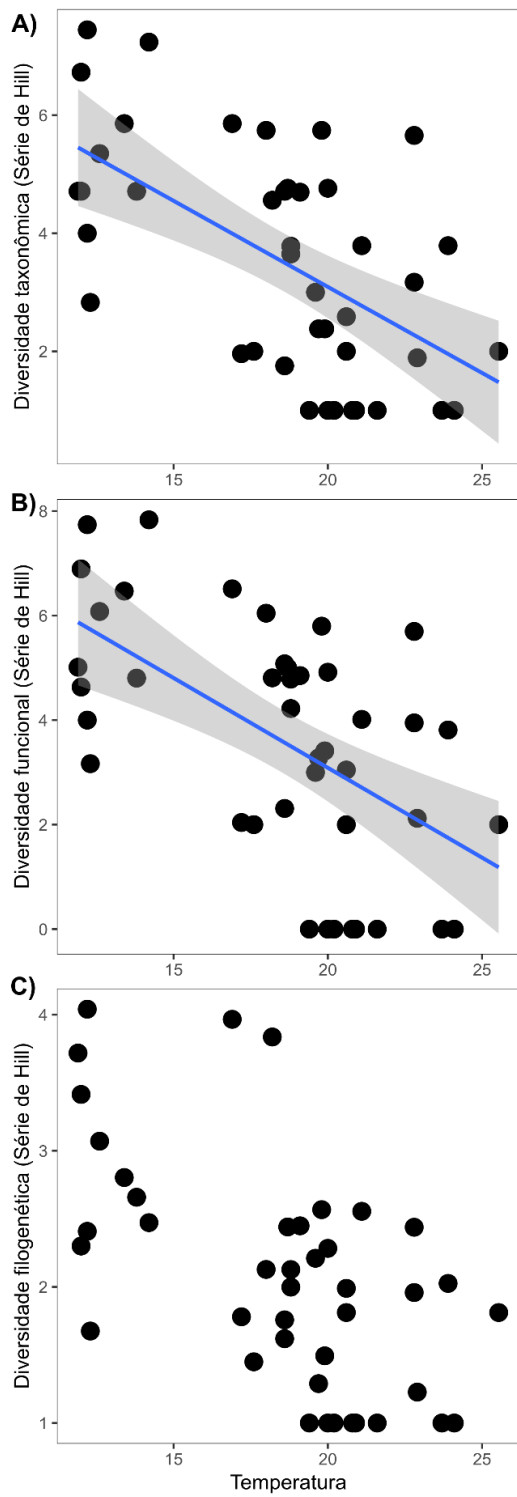
Variável	df_n	df_a	F	P
Hill Taxonômico				
nº de troncos	1	31	1,21	0,278
Profundidade	1	31	1,41	0,243
Temperatura	1	31	11,36	0,002
Umidade	1	31	0,03	0,845
Hill Funcional				
nº de troncos	1	31	0,41	0,525
Profundidade	1	31	1,82	0,186
Temperatura	1	31	11,39	0,002
Umidade	1	31	0,09	0,756
Hill Filogenético				
nº de troncos	1	31	0,90	0,350
Profundidade	1	31	1,59	0,215
Temperatura	1	31	1,23	0,274
Umidade	1	31	1,17	0,287

2.9 Figuras



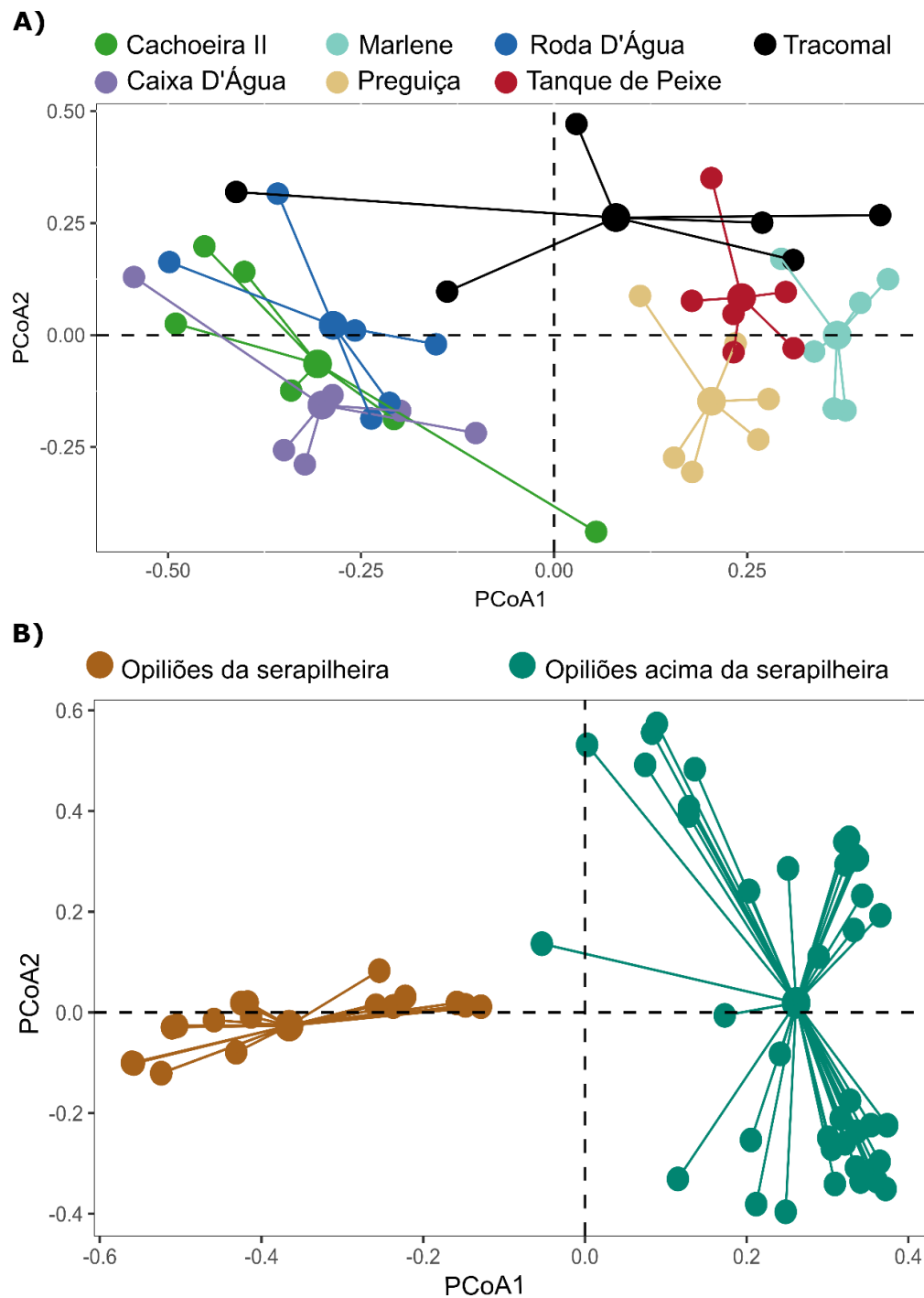
Fonte: Bernabé 2019

Fig. 1 Área de estudo localizada na Reserva Biológica Augusto Ruschi (RBAR), Santa Teresa, Espírito Santo. Em destaque, as sete áreas amostradas (*i.e.*, escala média) e os seis transectos de 150 m² distribuídos dentro de cada área (*i.e.*, escala fina).



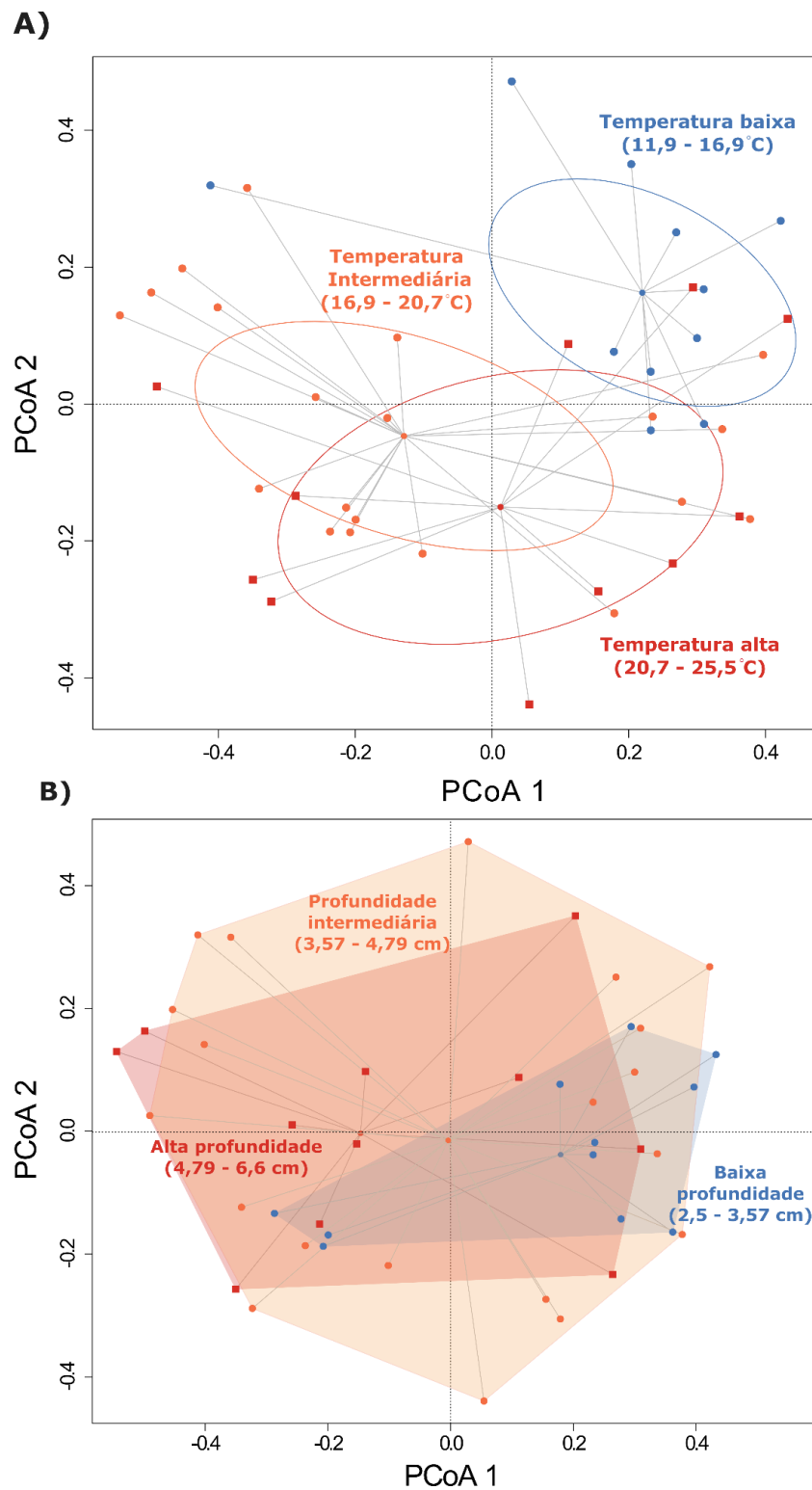
Fonte: Bernabé 2019

Fig. 2 Relação entre a temperatura e os índices de diversidade em escala local, a) α -Taxonômico, b) α -Funcional e c) α -Filogenético. A presença das retas indica efeito significativo da temperatura sobre o índice de diversidade.



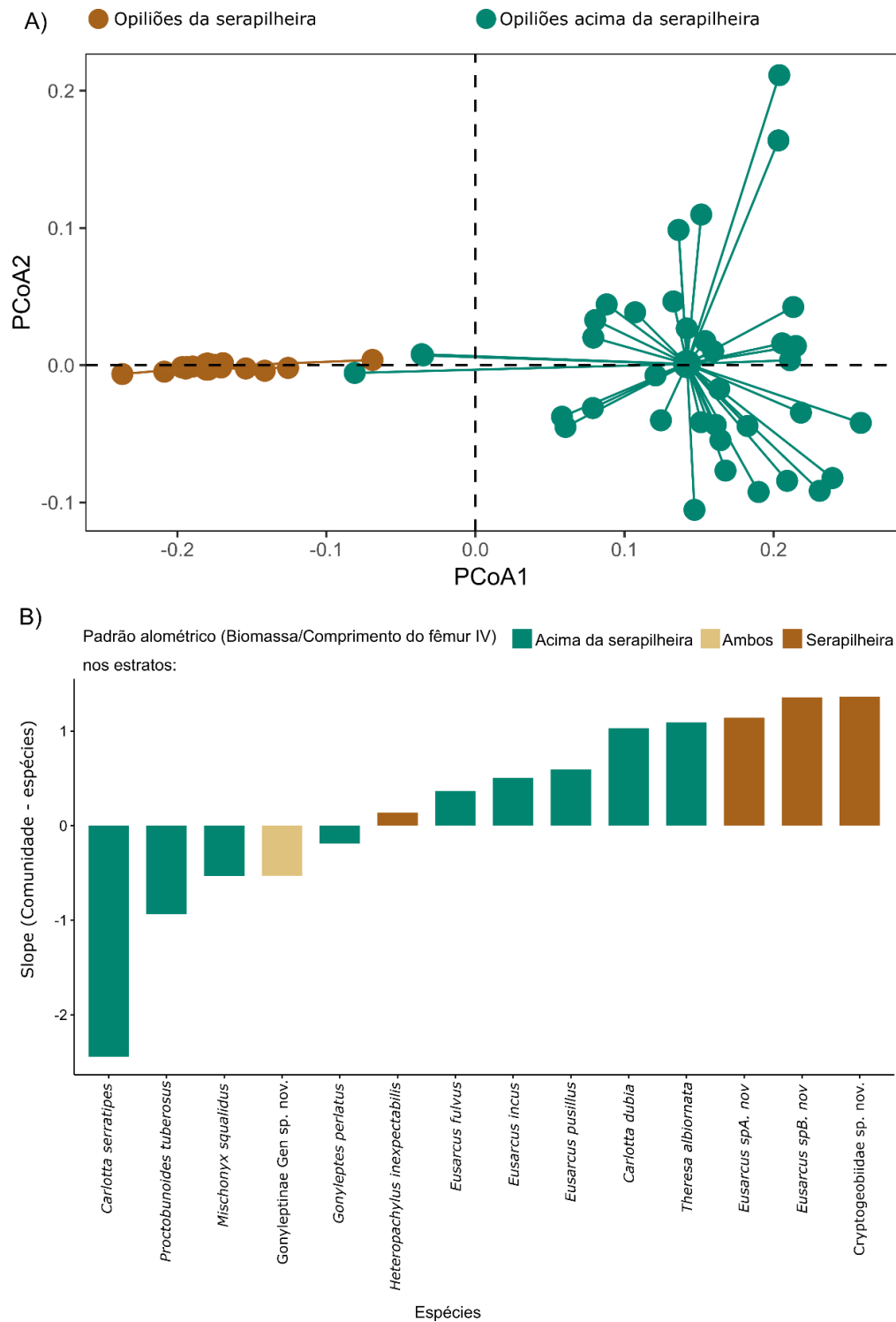
Fonte: Bernabé 2019

Fig. 3 Análise de coordenadas principais (PCoA), **A)** demonstrando similaridade entre comunidades de opiliões presentes nas sete áreas da RBAR. Círculo verde (Cachoeira II), Círculo azul claro (Marlene), Círculo azul escuro (Roda D'Água), Círculo preto (Caixa D'Água), Círculo Bege (Preguiça) e Círculo vermelho (Tanque de peixe). **B)** Similaridade taxonômica entre as comunidades que ocorrem na serapilheira (círculo marrom) e acima da serapilheira (círculo verde). As linhas representam a variação dos dados em torno da média.



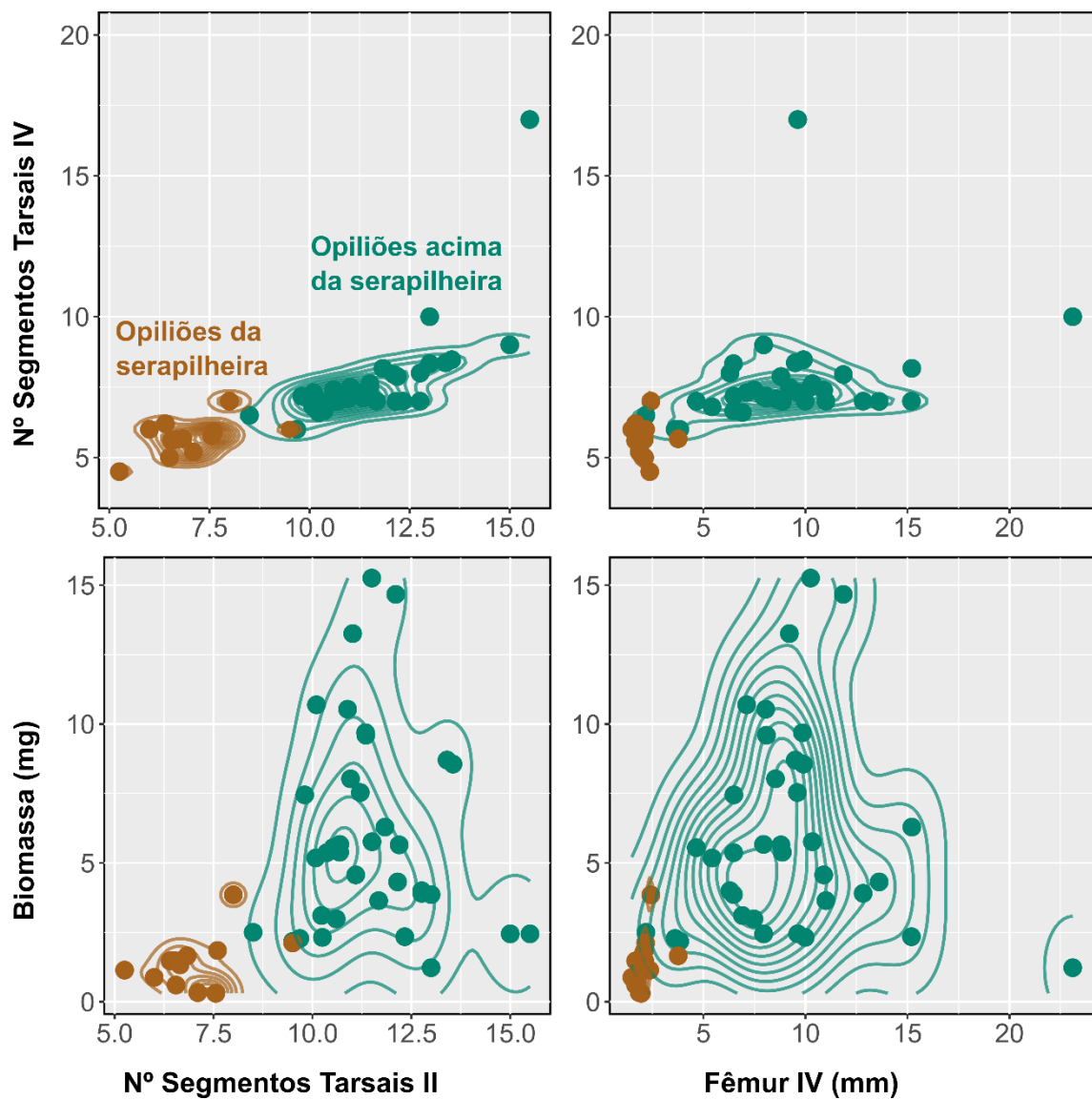
Fonte: Bernabé 2019

Fig. 4 Distribuição das variáveis que influenciaram a composição taxonômica e filogenética de opiliões na RBAR – Categorias: Alta; Intermediária e Baixa. **A)** Valores de temperatura e **B)** profundidade de folhço obtidos nos 42 transectos amostrados.



Fonte: Bernabé 2019

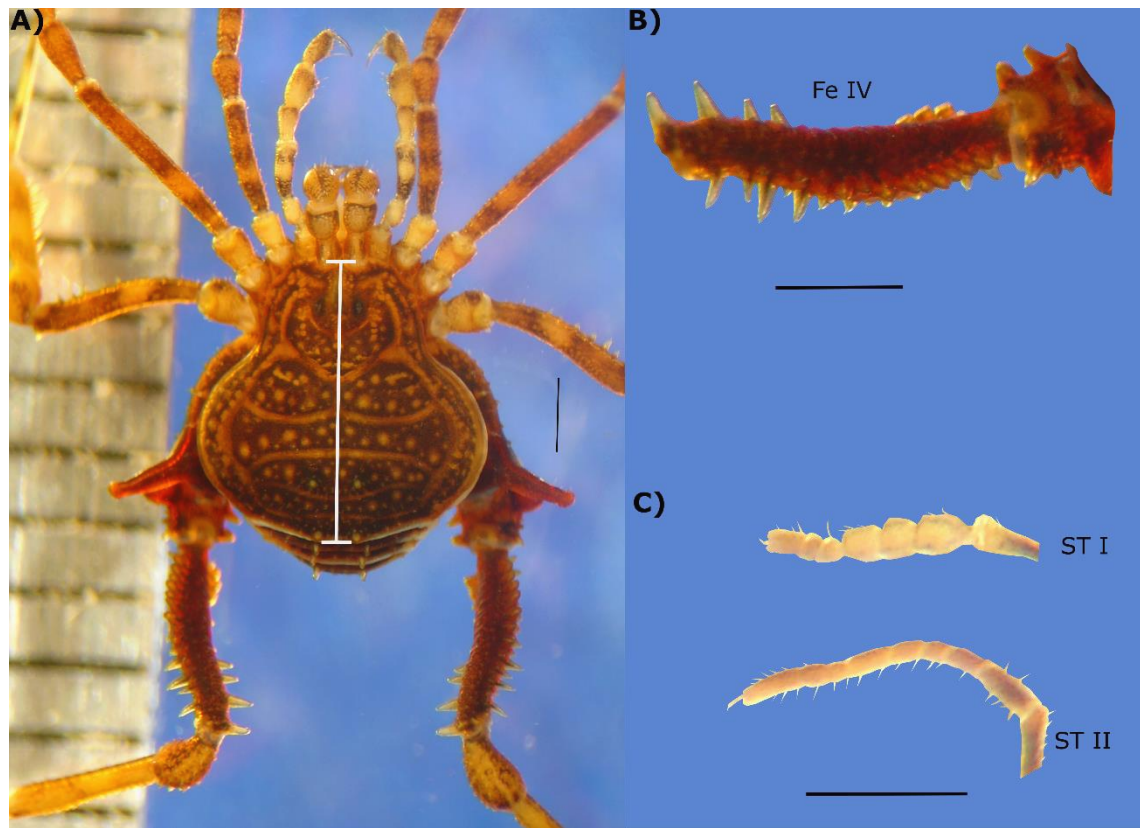
Fig. 5 A) Variação dos atributos apresentados nos habitats acima (círculo verde) e dentro da serapilheira (círculo marrom), amostrados na RBAR. **B)** Representação do padrão alométrico dos atributos biomassa e comprimento do fêmur IV, ilustrando como as espécies e seus respectivos atributos estão distribuídos entre os dois tipos de habitat.



Fonte: Bernabé 2019

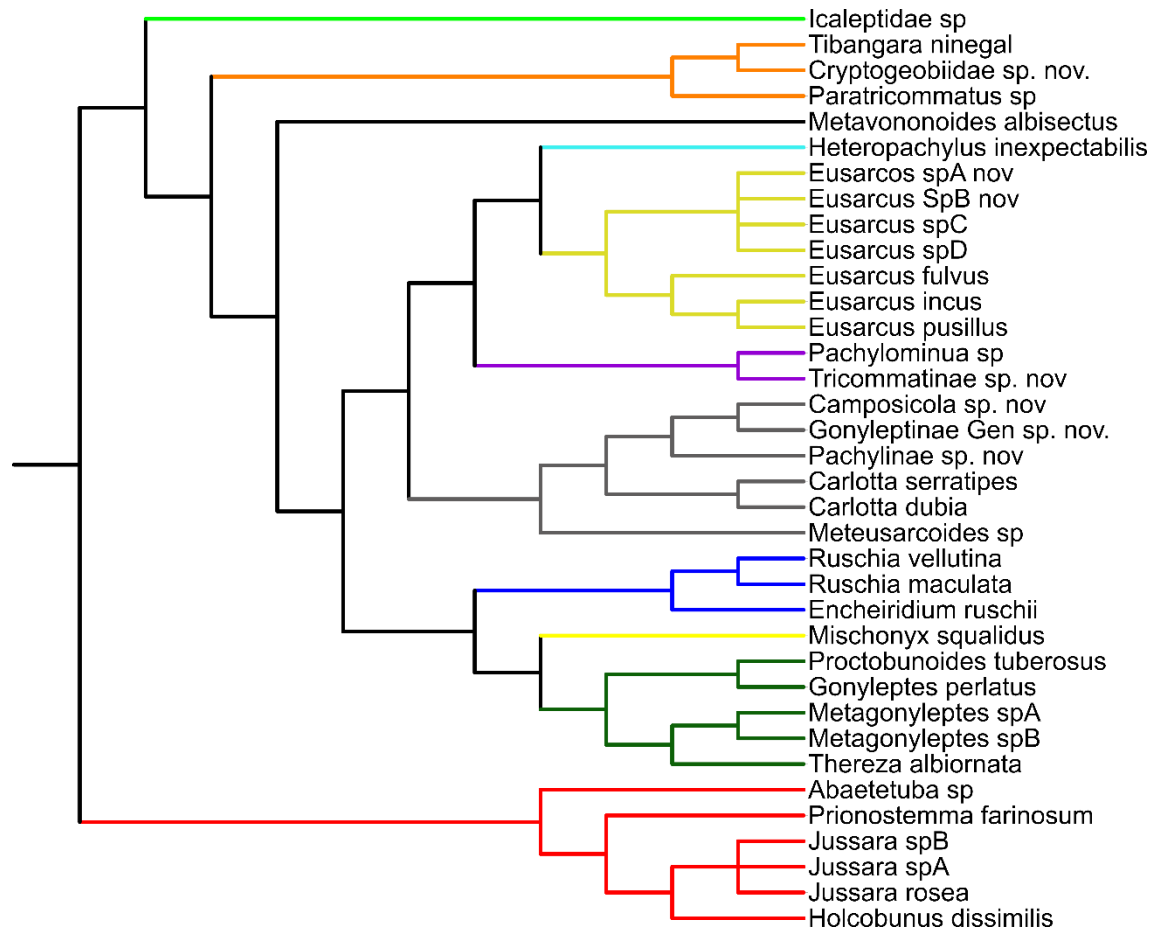
Fig. 6 Variabilidade dos atributos encontrados nas comunidades nos dois habitats, i.e., na serapilheira (círculo marrom) e acima da serapilheira (círculo verde).

2.10 Material Suplementar



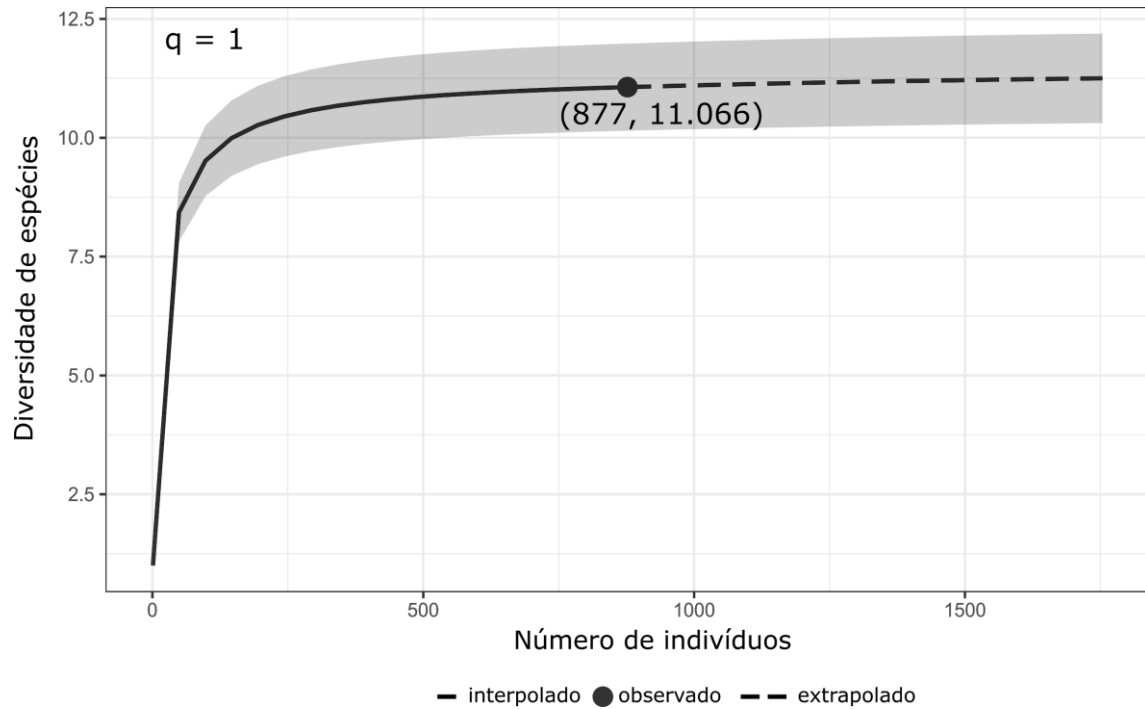
Fonte: Bernabé 2019

Fig. S1 Prancha com o macho da espécie *Camposicola* sp. nov. destacando os atributos medidos para cada espécie coletada na Reserva Biológica Augusto Ruschi. A) Comprimento do escudo dorsal, descontando os tergitos livres, B) Fêmur da perna IV e C) Segmentação tarsal das pernas I (TS I), II (TS II), III e IV. Escala = 1 mm. (Foto Fig. S1a: Adriano B. Kury)



Fonte: Bernabé 2019

Fig. S2 Árvore filogenética descrevendo as relações entre as espécies de opiliões presentes na Reserva Biológica Augusto Ruschi (RBAR). Topologia estabelecida com base nas hipóteses filogenéticas morfológicas, comportamentais e moleculares (vide metodologia, item 2.3.1.6). As cores indicam as espécies que pertencem aos mesmos clados (Famílias e/ou Subfamílias).



Fonte: Bernabé 2019

Fig. S3 Rarefação baseada no tamanho da amostra (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada, utilizando o dobro do tamanho da amostra de referência) da diversidade de espécies de opiliões, presentes na Reserva Biológica Augusto Ruschi (RBAR), baseado na série de Hill ($q = 1$). O intervalo de confiança de 95% (região sombreada em cinza) foi obtido através do método de reamostragens baseado em 200 replicações. A amostra de referência é indicada pelo círculo preto. Os valores entre parênteses são o tamanho da amostra e o número de Hill referente à amostra.

Tabela S1. Lista das espécies coletada na RBAR com respectivas abundâncias, quantidade de indivíduos coletados, fonte das medidas e referência de literaturas utilizadas. As espécies sem os dados morfológicos foram as espécies desconsideradas para as análises.

Espécies	Abundância	Exemplares utilizados para obtenção das medidas dos atributos				Referência
		N utilizados para as medidas	machos	fêmeas	fonte	
<i>Abaetetuba sp</i>	54	-	-	-	-	-
<i>Pachylinae sp. nov.</i>	1	2	1	1	RBAR, Morro do Aricanga -ES	MNRJ 18484
<i>Camposicola sp. nov.</i>	3	2	1	1	RBAR	
<i>Carlotta dubia</i>	19	23	11	12	RBAR e REBIO Duas Bocas - ES	MNRJ 16239
<i>Carlotta serratipes</i>	3	22	12	10	RBAR, Sta Lúcia, Duas Bocas	MNRJ 17521; MNRJ 18933; MNRJ 17785; MNRJ 18950; MNRJ 16240; ABK 394
<i>Metagonyleptes spA</i>	1	2	1	1	RBAR	
<i>Gonyleptinae Gen sp. nov.</i>	21	4	2	2	RBAR	
<i>Cryptogeobiidae sp. nov.</i>	4	4	2	2	RBAR	
<i>Encheiridium ruschii</i>	21	57	34	23	RBAR (1 macho e 1 fêmea) + dados Prof. Dr. Glaucio Machado	
<i>Eusarcus spA nov</i>	12	10	2	8	RBAR	
<i>Eusarcus fulvus</i>	2	6	5	1	RBAR + Literatura	MNRJ 16291; Hara e

						Pinto da Rocha 2010
<i>Eusarcus incus</i>	9	16	12	4	RBAR	
<i>Eusarcus spC</i>	1	1	1	0	RBAR	
<i>Eusarcus spB nov</i>	11	11	5	6	RBAR	
<i>Eusarcus pusillus</i>	10	22	14	8	RBAR, Goytacazes - ES, Literatura	MNRJ 16355; Hara e Pinto da Rocha 2010
<i>Eusarcus spD</i>	1	1	1	0	RBAR	
<i>Proctobunoides tuberosus</i>	23	20	10	10	RBAR	
<i>Gonyleptes perlatus</i>	19	5	3	2	RBAR	
<i>Heteropachylus inexpectabilis</i>	2	6	3	3	Literatura (Santa Lúcia e MBML)	Mendes 2011
<i>Holcobunus dissimilis</i>	229	-	-	-	-	-
<i>Jussara rosea</i>	167	-	-	-	-	-
<i>Jussara spA</i>	165	-	-	-	-	-
<i>Jussara spB</i>	3	-	-	-	-	-
<i>Metavononoides albisectus</i>	13	2	2	0	RBAR + Literatura	Mello-Leitão 1942a; Mello-Leitão 1942b
<i>Meteusarcoides sp.</i>	2	2	1	1	RBAR	
<i>Mischonyx squalidus</i>	1	6	4	2	Literatura (Pinheiro - RJ; Petrópolis -RJ; Monteiro Lobato - SP)	Roewer 1917; Mello-Leitão 1935a; Mello-Leitão 1935b; Mello-Leitão 1940; MNRJ 04516

<i>Pachylominua sp</i>	1	2	1	1	RBAR	
<i>Paratricommatus sp</i>	7	1	1	0	RBAR	
<i>Tricommatinae sp. nov</i>	39	2	2	0	RBAR	
<i>Prionostemma farinosum</i>	6	-	-	-	-	-
<i>Ruschia maculata</i>	8	90	60	30	RBAR (1 macho) + dados Prof. Dr. Glauco Machado	
<i>Ruschia vellutina</i>	5	1	1	0	RBAR	
<i>Thereza albiornata</i>	1	5	2	3	Literatura (Sta Lúcia - Santa Teresa - ES)	Pinto da Rocha 2002
<i>Icaleptidae sp</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Tibangara ninegal</i>	4	2	1	1	RBAR	
<i>Metagonyleptes spB</i>	8	1	1	0	RBAR	

Literatura Citada - Material Suplementar

- Mello-Leitão C (1931) Opiliões coligidos por E. Moraes Mello em Pinheiro (Rio de Janeiro)
- Mello-Leitão C (1935a) Alguns Novos opiliões do Estado de São Paulo e do Distrito Federal. Arquivos do Museu Nacional 37: 22-23, fig 15.
- Mello-Leitão C (1935b) A propósito de alguns Opiliões novos. Memórias do Instituto Butantan 9: 398-399, fig 23.
- Mello-Leitão C (1940) Sete gêneros e vinte e oito espécies de Gonyleptidae. Arquivos de zoologia do estado de São Paulo 1: 2-3, fig 2 e 3.
- Mello-Leitão C (1942a) Sete novos Laniatores Colhidos pelo Snr. A. Ruschi no Espírito Santo. Anais da Academia Brasileira de Ciências 14 (2): 159, fig 1.
- Mello-Leitão C (1942b) Oito novos Opiliões do Espírito Santo. Boletim do Museu Nacional 14-17: 6-7, fig 4.
- Pinto da Rocha R (2002) Systematic Review and cladistic analysis of the Brazilian subfamily Caelopyginae (Opiliones: Gonyleptidae). Arquivos de Zoologia Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo 36: 410-411, figs 5, 30, 52, 116-117.
- Roewer CF (1917) 52 neue Opilioniden. Archiv für Naturgeschichte... 2ª Edição. 135-135, fig 30.

3. CAPÍTULO 2

GRADIENTES AMBIENTAIS GERAM PADRÕES CONTRASTANTES NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE OPILIÕES

Este capítulo será submetido para a revista *Global Ecology and Biogeography*

**GRADIENTES AMBIENTAIS GERAM PADRÕES CONTRASTANTES
NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E
FILOGENÉTICA DE OPILIÕES**

Tiago Nascimento Bernabé^{1,4}, Thiago Gonçalves-Souza², Paula M. de Omena⁴, Adriano Brillhante Kury³, Gustavo Quevedo Romero⁴

- 1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, SP, Brasil.**
- 2. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.**
- 3. Laboratório de Aracnologia, Departamento de Invertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão 20.940-040. Rio de Janeiro - RJ - Brasil**
- 4. Laboratório de Interações Multitróficas e Biodiversidade, Departamento de Biologia Animal, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil.**

3.1 RESUMO

Objetivos: Nós particionamos a diversidade para identificar a influência de fatores ambientais ao longo de um gradiente ambiental sobre as diversidades taxonômica (TD), funcional (FD) e filogenética (PD) de comunidades de opiliões em múltiplas escalas. Nossos objetivos foram determinar se (1) fatores climáticos, topográficos e energéticos afetam as diversidades α e β TD, FD e PD, e se (2) barreiras geográficas (i.e., rios) atuam como fatores determinantes na montagem de comunidades de opiliões.

Localização: Floresta Atlântica

Táxon: Opiliões

Métodos: Utilizamos conjunto de dados disponíveis em museus, literatura e coletas em campo para estabelecer a comunidade de opiliões presentes em um trecho da Floresta Atlântica (Área = 645,472 km²), Brasil (período de 2015 – 2018). Utilizamos a entropia quadrática de Rao para decompor as três facetas das diversidade γ em diversidade α e β . Para as três facetas, utilizamos GLS para identificar quais fatores ambientais determinam a diversidade α e dbRDA para diversidade β . Na dbRDA adicionamos 5 conjuntos de sub-bacias hidrográficas para testar o efeito das barreiras geográficas na diversidade.

Resultados: A α TD responde positivamente às variáveis climáticas e energéticas, a α FD é afetada de maneira distinta, respondendo positivamente à precipitação anual, sazonalidade térmica e energética e negativamente aos extremos térmicos. Entretanto, α PD não apresentou relação com nenhum componente ambiental. Entre as localidades a β TD é determinada pelas variáveis Topográficas e Precipitação enquanto β PD é influenciada pela sazonalidade. Entretanto, β FD se manteve homogênea em toda a região, sem relação com os preditores ambientais. Contrária às predições, bacias hidrográficas não afetam a diversidade. Por fim,

identificamos um padrão de diversidade taxonômica e filogenética agrupadas em três regiões dentro da Floresta Atlântica.

Principais conclusões: Nossos resultados demonstram que gradientes ambientais estruturam as múltiplas facetas da diversidade de maneiras distintas em escala local e regional. Identificamos a ocorrência de um padrão limite da variabilidade funcional para área de estudo, semelhante ao observado para outros grupos animais. Evidenciamos a necessidade de se aplicar uma abordagem multifacetada para esclarecer os fatores que envolvem a montagem das comunidades. Resultados de FD e PD se mostraram dependentes da escala espacial.

Palavras-chave: facetas da diversidade, macroecologia, diversidade alfa, diversidade beta, Floresta Atlântica

3.2 INTRODUÇÃO

No cenário atual de rápido declínio da biodiversidade e alterações nos ecossistemas (Dirzo et al., 2014; McGill et al., 2015), compreender os fatores que determinam os padrões macroecológicos de diversidade tornou-se um objetivo de especial relevância para a ecologia contemporânea. Um dos padrões macroecológicos 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). Por exemplo, a relação riqueza-clima foi documentada para vertebrados (Hawkins et al., 2003a,b), plantas terrestres (Francis & Currie, 2003; Hawkins et al. 2003b) e insetos (Hawkins et al., 2003b). Estudos anteriores têm sugerido algumas hipóteses para explicar essa relação. A hipótese da energia sugere que áreas com maior produtividade primária apresentam maior número de indivíduos e conseqüentemente mais espécies (Wright 1983; Hawkins et al., 2003a). A hipótese da tolerância fisiológica, por sua vez, afirma que a riqueza em uma determinada área é limitada pelo número de espécies que toleram as condições climáticas locais (Allen, 2002; Currie et al., 2004). Por fim, a hipótese das taxas de especiação sugere que a taxa de especiação é maior em regiões quentes e úmidas em decorrência das taxas evolutivas mais aceleradas e de interações bióticas mais fortes (Rohde, 1992; Currie et al., 2004). Porém, essas hipóteses têm sido confrontadas principalmente em estudos com plantas e vertebrados e em regiões temperadas.

Além das condições climáticas, variações nos padrões macroecológicos de diversidade também são influenciados por outros fatores, incluindo, heterogeneidade ambiental, presença de barreiras geográficas, contingência histórica e capacidade de dispersão das espécies (e.g., Kerr & Packer, 1997; Stein et al., 2014). A influência de fatores climáticos, topográficos, energéticos e históricos refletem as adaptações das espécies às condições ambientais (e.g.,

tolerância a variações extremas na temperatura), o que pode afetar a história evolutiva do grupo (e.g., alterando a diversidade filogenética - PD) e suas características funcionais (i.e., diversidade funcional - FD) (Cavender-Bares et al., 2009; Swenson, 2011). Contudo, é importante ressaltar que os fatores ambientais e processos ecológicos que regulam os padrões de diversidade em diferentes escalas são espacialmente estruturados (Hillebrand & Blenckner, 2002). Ao passo que condições abióticas, distúrbios e interações entre espécies podem determinar a diversidade em escala local, especiação e dispersão são processos que atuam preponderantemente em escala regional (Hillebrand & Blenckner, 2002). Para entender a dependência de escala dos processos que afetam as espécies, estudos anteriores têm usado a decomposição da diversidade regional (γ) em diversidade local (α) e em diferenças na composição entre comunidades (β) (Jost, 2007). A variação da diversidade beta pode trazer informações sobre diferenças contemporâneas e históricas associadas às características ambientais, interações ecológicas, bem como com a história biogeográfica da região (Hubbell, 2001; Condit et al., 2002). Tradicionalmente, os trabalhos que investigaram mudanças da biodiversidade em diferentes escalas espaciais focaram principalmente em riqueza de espécies (Rahbek et al. 2007), porém apenas recentemente estudos buscam integrar as diferentes facetas da diversidade (Bässler et al., 2016; Arnan et al., 2017).

Uma vez que as diferentes facetas da diversidade (TD, FD e PD) podem responder de maneiras distintas aos gradientes ambientais (Bässler et al., 2016), sua inclusão em estudos macroecológicos pode trazer *insights* sobre os processos ecológicos e evolutivos que regulam os padrões de diversidade (Gerhold et al., 2015). Por exemplo, duas localidades com número similar de espécies podem apresentar espécies com diferentes características funcionais e histórias evolutivas e, desse modo, as facetas da diversidade não serão necessariamente congruentes no espaço/tempo (Cadotte & Tucker, 2018). Áreas com condições ambientais extremas impõem fortes restrições fisiológicas aos organismos (Lamanna et al., 2014) que, por

sua vez, compactam o espaço de nicho e reduzem a FD, mesmo em comunidades que apresentem alta PD (Teichert et al., 2018) ou TD (Bässler et al., 2016). Por exemplo, Nunes et al. (2017) mostraram que a TD de besouros diminui ao longo do gradiente altitudinal, mas a FD não seguiu o mesmo padrão por que as espécies dominantes eram funcionalmente equivalentes. Este exemplo reforça a necessidade de incluir diferentes facetas da diversidade em estudos ecológicos.

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 & Marquis, 2012, mas veja Moles & Ollerton, 2016), a probabilidade de dispersar entre barreiras geográficas é mais reduzida e, desse modo, a limitação da dispersão pode aumentar a especiação alopátrica. Estudos anteriores sugerem que a hipótese do rio como barreira (e.g., rio Doce e rio São Francisco) explica o padrão de riqueza de espécies na Floresta Atlântica (Moritz et al., 2000; Sigrist & Carvalho, 2008). No entanto, outros estudos argumentam que a estabilidade climática tem maior poder explicativo, uma vez que os rios estão distribuídos nas bordas das áreas de endemismo de vários grupos taxonômicos (Carnaval & Moritz, 2008). Apesar desses estudos mostrarem que barreiras geográficas e climáticas são determinantes da riqueza e composição de espécies em escalas geográficas amplas, pouco se sabe como esses fatores afetam as diversidades funcional e filogenética. Por um lado, as comunidades moldadas por fatores abióticos podem diferir funcionalmente em regiões com climas diferentes, o que pode levar a substituição de atributos ecológicos entre localidades. Por outro lado, comunidades moldadas por limitação de dispersão podem evoluir independentemente em ambientes com condições semelhantes e, desse modo, possuem espécies com estratégias ecológicas similares e de grupos filogeneticamente próximos (Cillero et al., 2016).

Neste trabalho, utilizamos opiliões da Mata Atlântica para testarmos os efeitos de componentes relacionado com clima, topografia e presença de potenciais barreiras biogeográficas (i.e., sub-bacias hidrográficas delimitadas por grandes rios) sobre padrões macroecológicos das diversidades taxonômica, funcional e filogenética. A seleção desses organismos pode representar um grande avanço para estudos macroecológicos, uma vez que trabalhos com artrópodes em regiões tropicais são bastante raros. Além disso, ectotermos tropicais apresentam baixa tolerância fisiológica ao aumento da temperatura (Deutsch et al., 2008), o que restringe sua distribuição em resposta à gradientes climáticos. A maior parte dos opiliões são vulneráveis ao aumento da temperatura e diminuição de umidade (Curtis & Machado, 2007), pois não apresentam controle espiracular e possuem uma baixa concentração de hemolinfa osmótica (Santos, 2007). Ainda, os opiliões são caracterizados por apresentarem uma baixa capacidade de dispersão bem como altas taxas de endemismo (Pinto da Rocha et al., 2005; Curtis & Machado, 2007).

Deste modo, esperamos encontrar que: 1) Preditores climáticos, topográficos e energéticos afetem as diversidades α TD, FD e PD:

1.1. Regiões mais quentes e secas apresentam menor α TD, α FD e α PD,

1.2. regiões com menores altitudes, menos acidentadas apresentam menores α TD, α FD e α PD,

2) Em virtude da baixa capacidade de dispersão e especificidade climática, as barreiras geográficas e o clima atuam como determinantes na montagem de comunidades de opiliões.

Assim:

2.1. localidades com semelhança climática, topográfica e energética possuem menor diversidade β TD, β FD e β PD,

2.2. localidades dentro de uma mesma sub-bacia hidrográfica apresentam menor diversidade β TD, β FD e β PD do que entre sub-bacias.

3.3 MÉTODOS

3.3.1 Área de estudo e dados de ocorrência

A área de estudo engloba a Floresta Atlântica ao longo de um gradiente latitudinal de -23,25° S a -13,75° N e limites longitudinais de -48.25° O a -39.25° L. As localidades apresentam uma variação altitudinal de 0 até 2.600 m acima do nível do mar (Figura 1). Obtivemos os dados de ocorrência das espécies de opiliões, pertencentes à subordem Laniatores e superfamília Gonyleptoidea, através de base de dados das coleções científicas de três museus que apresentam os maiores acervos de espécies coletadas para a região de estudo (i.e., Museu Nacional do Rio de Janeiro – MNRJ, Museu de Zoologia da Universidade Estadual de São Paulo – MZUSP e Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG). Complementamos a base de dados com informações de distribuição presente na literatura. Por fim, ampliamos o número de áreas amostradas por meio de coletas pontuais em campo (julho de 2015 e janeiro de 2016) com o objetivo de diminuir lacunas evidenciadas por levantamentos prévios. Após a obtenção dos pontos de ocorrência, convertimos a ocorrência das espécies em uma matriz de presença e ausência baseada em grids com resolução de 30 arcsec (~1 km; função `lets.presab.points`; pacote “LetsR”; Vilela & Villalobos, 2015). Em seguida, mantivemos na matriz apenas os *grids* com mais de 3 espécies e as espécies com ocorrência em mais de um *grid*, para reduzir o efeito de espécies ou localidades subamostradas sobre as análises estatísticas. Por fim, obtivemos uma matriz com 159 espécies distribuídas em 64 *grids*.

3.3.2 Atributos morfológicos e construção da filogenia

Para cada uma das 159 espécies, obtivemos os seguintes atributos funcionais: biomassa, comprimento do fêmur IV e número de segmentos tarsais das pernas I, II, III e IV (veja mais

detalhes no capítulo 1 em Bernabé 2019). Seleccionamos os atributos funcionais que podem ser condicionados por fatores ambientais (Machado 2002; Curtis & Machado 2007; Shultz & Pinto-da-Rocha 2007; Proud et al., 2012; Caetano & Machado 2013; Machado et al., 2016) e, portanto, caracterizados como atributos de resposta (Violle et al., 2007).

Com base nas 159 espécies obtidas nós construímos, manualmente com auxílio do programa Mesquite 3.51 (Maddison e Maddison 2018), a árvore filogenética para estabelecer as relações entre as espécies de opiliões presentes na área de estudo (Figura S1). Estabelecemos uma topologia consensual e datada com base na metodologia descrita no capítulo 1 (Bernabé 2019).

3.3.3 Preditores espaciais e barreiras geográficas

Como observações realizadas em diferentes localidades são espacialmente dependentes, a estrutura espacial na composição de espécies pode ter relação biológica, histórica ou ambiental. Desse modo, modelos estatísticos multivariados que possuem estrutura espacial nos resíduos podem aumentar o erro do tipo I e gerar relações espúrias entre ambiente e espécies (Dray et al., 2012). Portanto, utilizamos as coordenadas geográficas dos centróides dos *grids* para gerar preditores espaciais com o método Mapas de Autovetores de Moran baseado em distância (dbMEMs; Dray et al., 2012), os quais são utilizados nos modelos estatísticos para incluir a estrutura espacial e reduzir correlações espúrias. Este método utiliza um conjunto de matrizes de conectividade e ponderação predefinidas a partir das coordenadas geográficas para gerar modelos espaciais candidatos: “SWM” (i.e., *spatial weighting matrix*). Em seguida, ajustamos o valor de p utilizando a correção de Sidak, e seleccionamos o melhor subconjunto de autovetores baseado nos maiores valores de R^2 ajustado (Bauman et al., 2018). Este procedimento foi realizado para reduzir o erro do tipo I, uma vez que a probabilidade de detectarmos acidentalmente um sinal espacial para uma determinada variável resposta aumenta

com o número de candidatos (Bauman et al., 2018). Os 11 autovetores do melhor modelo candidato (i.e., SWM) foram retidos para as análises estatísticas como “preditores espaciais” (i.e., MEMs).

Utilizamos bacias hidrográficas como possíveis barreiras geográficas para a dispersão de opiliões, resultando em cinco regiões distintas (Figura S2a). Essa variável foi utilizada como categórica (cinco níveis) nas análises estatísticas. Além disso, consideremos como alternativa a proposta de Carnaval & Moritz (2008) de que a região nordeste do Brasil representa uma região biogeográfica que é separada pelo Rio Doce (Figura S2b) e, desse modo, não representa as mesmas cinco regiões das bacias hidrográficas da região de estudo.

3.3.4 Preditores Climáticos, Topográficos e Energéticos

Extraímos as 25 variáveis ambientais disponíveis nas plataformas do WorldClim versão 2 (Fick & Hijmans, 2017) e ENVIREM (Title & Bemmels, 2018) (Tabela S1, Apêndice).

Realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para as 25 variáveis ambientais e retivemos os cinco primeiros eixos (75,5 % de explicação da variação dos dados). Selecionamos as variáveis mais representativas de cada um dos cinco eixos (i.e., variáveis com loadings maiores que 0,25 e menores que -0,25; Tabela 1). Por fim, mantivemos oito variáveis climáticas, duas topográficas e duas energéticas.

Os componentes climáticos retidos do WorldClim 2.0 foram: bio 3 = Isotermalidade (Intervalo médio da temperatura diária/ bio 7); bio 4 = Sazonalidade da Temperatura (DP x 100); bio 5 = Temperatura do mês mais quente; bio 6 = Temperatura mínima do mês mais frio; bio 7 = Faixa de temperatura anual (bio 5 - bio 6); bio 9 = Temperatura média do trimestre seco; bio 12 = Precipitação anual; bio 16 = Precipitação do trimestre mais chuvoso; bio 19 = precipitação do trimestre mais frio.

As variáveis topográficas selecionadas do ENVIREM (Title & Bemmels, 2018) foram: TRI = índice de rugosidade do terreno; topoWet = índice de umidade topográfica SAGA-GIS. O índice TRI indica a variação local do terreno (i.e., pixel central) comparando com o entorno, desta forma as variações no terreno podem estar associadas a mudanças nos habitats e, conseqüentemente, refletir na colonização (Wilson et al., 2007). O índice topoWet reflete a distribuição do acúmulo de água lateral em uma determinada área (Conrad et al., 2015). Estes componentes podem refletir aspectos do nicho das espécies, não correlacionados com o clima, desde escalas locais à regionais (Title & Bemmels, 2018).

A variáveis energéticas foram: AnnualPET = Evapotranspiração anual potencial, que reflete uma medida da capacidade atmosférica de remover a água através de processos de evapotranspiração (Title & Bemmels, 2018). PETseasonality = variabilidade mensal na evapotranspiração potencial, que reflete a sazonalidade da água disponível no sistema. Esses componentes fornecem uma medida do regime de energia que reflete a capacidade de fluxo de transpiração e produção primária em circunstâncias em que a água não é um fator limitante (Fisher et al., 2011).

Apresentamos os valores dos loadings das variáveis ambientais mais representativas, bem como a interpretação e porcentagem de explicação de cada eixo da PCA na tabela 1.

3.3.5 Facetas da diversidade

Utilizamos o índice de diversidade de Rao para calcular a diversidade alfa e analisar as três facetas da diversidade (de Bello et al., 2010). A medida alfa do índice de Rao pode ser definida como a dissimilaridade entre espécies dentro de um *grid* e, desse modo, representa a diferença esperada entre duas espécies selecionadas aleatoriamente. Este índice utiliza a abundância relativa de cada espécie i (p_i) da comunidade e a distância (d_{ij}) entre cada par de espécies. A definição de d_{ij} depende da faceta da diversidade escolhida. Para a diversidade

taxonômica d_{ij} é igual a 1 para comparações entre espécies diferentes e 0 para indivíduos da mesma espécie. A diversidade α TD calculada com o índice de Rao é equivalente ao índice de Simpson (de Bello et al., 2010). Para calcular as diversidades α FD e α PD utilizamos as distâncias funcional (calculada como a raiz quadrada do índice de similaridade de Gower) e filogenética (obtida pelo método de Grafen). O índice de Rao foi usado para calcular as diversidades β TD, FD e PD, que representam a diferença média entre a diversidade de um *grid* (α) e a diversidade gamma (i.e., todos os *grids*) (Meynard et al., 2011). Para evitar valores enviesados, a correção de Jost foi utilizada (de Bello et al., 2010). Além disso, como a diversidade beta taxonômica pode ser afetada pelas diferenças na diversidade alfa e gama, calculamos a diversidade beta taxonômica com o índice de Raup-Crick, que permite comparar a dissimilaridade entre áreas controlando as diferenças em alfa e gama (Chase et al., 2011).

3.3.6 Análises estatísticas

3.3.6.1 *Preditores Climáticos, Topográficos e Energéticos afetam as diversidades α e β TD, FD e PD?*

Utilizamos correlogramas baseados no índice I de Moran para examinar a presença de autocorrelação espacial nas variáveis dependentes e nos resíduos de modelos lineares generalizados de mínimos quadrados (GLS). Este método é utilizado para modelos lineares com resíduos autocorrelacionados. Assim, construímos modelos com diferentes estruturas de autocorrelação espacial (corExp, corGaus, corRatio, corSpher) e selecionamos o melhor modelo com a função `model.sel` (package MuMIn; Barton, 2018). As diversidades α TD, α FD e α PD foram consideradas variáveis dependentes e os eixos da PCA as variáveis preditoras. Por exemplo:

```
mod1 <- nlme::gls( $\alpha$ TD ~ PC1+...PC5, correlation = corExp(form = ~ long + lat, nugget = TRUE)).
```

```
mod2 <- nlme::gls( $\alpha$ TD ~ PC1+...PC5, correlation = corGaus(form = ~ long + lat, nugget = TRUE)).
```

```
model.sel(mod1, mod2, + other models)
```

Para comparar o efeito das variáveis preditoras (expressas nos eixos da PCA) e das barreiras geográficas sobre as diversidades β TD, β FD e β PD, utilizamos uma Análise de Redundância Parcial baseada em distância (dbRDA). A diversidade beta das diferentes facetas (matrizes de distância) foi considerada a variável dependente dos modelos e os vetores espaciais incluídos para “remover” padrões espaciais nas variáveis dependentes.

Os seguintes pacotes foram utilizados: *vegan*, *nlme*, *SYNCSA*, *adespatial* e *MuMin*.

3.3.6.2 Barreiras geográficas atuam como determinantes na montagem de comunidades de *opiliões*?

Para comparar a diversidade beta dentro e entre sub-bacias, foi utilizado o método Recluster Region (Dapporto et al., 2015). Este método aleatoriza a ocorrência das espécies para comparar o número de vezes que cada comparação pareada entre *grids* se posiciona em agrupamentos diferentes. Os valores produzidos variam de 0 (pares de *grids* que sempre ocorrem no mesmo agrupamento) a 1 (pares de *grids* que nunca ocorrem no mesmo agrupamento). O método produz a estatística “largura média da silhueta” que indica a “força” dos grupos formados. Valor de silhueta igual a 1 indica que todos os *grids* possuem composição de espécies independentes. Utilizamos este método para comparar a similaridade na composição taxonômica e filogenética dentro das sub-bacias (Figura 4f) e para calcular a similaridade das variáveis ambientais entre os *grids*.

3.4 RESULTADOS

Encontramos 159 espécies de opiliões distribuídos em cinco famílias (Cosmetidae, Cryptogeobiidae, Gerdesiidae, Gonyleptidae e Stygnidae) e 20 subfamílias dentro da subordem Laniatores. As famílias Gonyleptidae, Cosmetidae e Cryptogeobiidae foram as mais diversas, apresentando respectivamente 129, 16 e 11 espécies.

3.4.1 Relação entre Diversidade alfa e condições ambientais

As diversidades α TD e α FD apresentaram uma relação positiva com a precipitação (anual [bio 12] e do trimestre mais frio [bio 19]), com a sazonalidade da temperatura (bio 4), bem como com a variação mensal da temperatura e umidade relativa do ar (i.e., PETseasonality que também reflete a produtividade primária) (Figura 2a, b; Tabela 2). Estes componentes relacionados ao clima representam as principais variáveis associadas aos eixos 2 e 3 da PCA (Tabela 1). Além disso, a α FD foi afetada negativamente por temperaturas baixas durante o inverno (bio 6) e temperaturas elevadas no trimestre mais seco (bio 9) (Figura 2c; Tabela 2). Por outro lado, nenhuma variável ambiental afetou a α PD (Tabela 2).

3.4.2 Relação entre Diversidade beta e condições ambientais β TD

No gradiente abordado neste trabalho, identificamos três grupos regionais distintos ($k=3$, silhueta = 0,206, dissimilaridade explicada = 0,72; Figura 3 e S3). As diversidades beta taxonômica e filogenética diferem entre os grupos regionais, e estas diferenças foram mediadas por variáveis ambientais distintas. Componentes topográficos e precipitação influenciaram a β TD, enquanto sazonalidade envolvendo temperatura e produtividade afetaram a β PD (Tabela 3). A β FD não apresentou diferença entre as áreas (Tabela 3).

3.4.3 Barreiras geográficas atuam como determinantes da diversidade beta de opiliões?

Para todos as dimensões da diversidade não encontramos influência de barreiras geográficas sobre a diversidade beta (Tabela 3). Isto é, a composição de espécies de opiliões não foi mais semelhante (i.e., menor diversidade beta) dentro das regiões potencialmente isoladas, seja pela proposta das bacias hidrográficas ou de Carnaval e Moritz (Figura 3a). Porém, encontramos com a análise de agrupamento (“*Recluster region*”) que a Floresta Atlântica apresenta três regiões com características climáticas e topográficas distintas (Figura 3b). Essas três regiões com diferentes condições abióticas possuem composição de espécies bastante diferentes (alta diversidade beta entre regiões). As variáveis relacionadas com o índice de umidade topográfica, precipitação anual e rugosidade do terreno (associadas ao PC5, Tabela 1) afetaram a β TD (Figura 3c, Tabela 3), enquanto a sazonalidade (variáveis do eixo PC3) influenciou a β PD (Figura 3d). A ausência de relação de β FD com as variáveis preditoras evidenciou que os atributos estão amplamente distribuídos em toda a região. De fato, a variação da diversidade morfológica dentro de uma das cinco regiões (área colorida da Figura 4) é semelhante a variação de toda a região (área cinza da Figura 4). Em média, a área do polígono (convex hull) de uma região representou 68% (min = 48% e max = 93%) do polígono combinando a diversidade morfológica das cinco regiões (Figura 4).

3.5 DISCUSSÃO

Os opiliões representam um dos grupos de maior endemismo entre animais e plantas (Pinto da Rocha et al., 2005). Apesar disso, esses organismos têm recebido pouca atenção em estudos de ecologia e conservação. Neste trabalho, demonstramos que gradientes climáticos de temperatura e umidade têm uma forte influência sobre os padrões de diversidade alfa e beta de opiliões. Estes achados suportam a hipótese de que os padrões macroecológicos de diversidade em ecossistemas terrestres são determinados, em grande parte, pelo clima (e.g., Hipótese do balanço água-energia) (Wright, 1983; Hawkins et al., 2003b; Currie et al., 2004). Porém, os efeitos do clima dependem da escala espacial e da faceta da diversidade considerada. Apesar

do clima ter afetado as diversidades α TD, α FD e β PD a topografia também promove a substituição das espécies entre as localidades (β TD). Estes resultados não concordantes reforçam a importância da utilização integrada das múltiplas facetas da diversidade, uma vez que elas fornecem informações complementares sobre os mecanismos que regulam a diversidade em diferentes escalas espaciais (e.g., Monnet et al., 2014).

3.5.1 Diversidade alfa

Variáveis associadas à disponibilidade de energia e ao clima influenciam os padrões macroecológicos de riqueza de vários grupos de animais e plantas (e.g., aves: Hawkins et al., 2003a; lepidópteros: Hawkins et al., 2003b; Currie et al., 2004; anfíbios e répteis: Araújo et al., 2008). Nossos resultados sugerem que extremos climáticos relacionados ao aumento da temperatura e à seca restringem o número de espécies (α TD) e a diversidade de atributos (α FD) de opiliões em ampla escala. Este padrão de diversidade deve refletir restrições fisiológicas dos opiliões ao aumento da temperatura e à dessecação (Curtis & Machado, 2007; Santos, 2007), uma vez que variações nos nichos climáticos podem refletir adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais das espécies aos gradientes de temperatura e umidade (Kearney & Porter, 2004). Estudos sugerem que, em condições de produtividade elevada ou intermediária (um *proxy* do balanço de água-energia do sistema), as espécies apresentam diferentes estratégias ao uso de recursos, reduzindo assim a competição e aumentando a diversidade de atributos (e.g., Cantarel et al., 2013). A medida em que a severidade ambiental aumenta, o número de estratégias disponíveis reduz e, como consequência, espécies apresentam convergência evolutiva de atributos, o que pode promover a redução da diversidade funcional (Violle et al., 2007). Neste contexto, sugerimos que a diversidade de opiliões em ambientes de elevado estresse climático (elevadas temperaturas e reduzida precipitação) seja primordialmente determinada por processos ecológicos que atuam filtrando o *pool* regional de espécies limitando assim, a riqueza e o espaço de atributos. Além disso, a relação positiva entre

precipitação/umidade e as diversidades α TD e α FD reforçam a hipótese de que a disponibilidade água seja um dos principais preditores da diversidade de metazoários em áreas tropicais (Hawkins et al., 2003b).

Outros estudos reportaram que regiões com condições climáticas severas, como topos de montanhas, podem apresentar comunidades filogeneticamente próximas (Machac et al., 2011; Hoiss et al., 2012; Smith et al., 2014). Entretanto, não encontramos uma relação entre α PD e as variáveis ambientais. Estudos anteriores argumentam que a história evolutiva desse grupo está correlacionada com padrões biogeográficos. Desse modo, fatores exógenos, como a formação de barreiras geográficas e condições climáticas específicas de cada área são apontados como responsáveis pelo processo de ramificação e diversificação evolutiva das linhagens (Pinto da Rocha et al., 2005; Da Silva & Pinto da Rocha, 2011; Da Silva et al., 2016). A ausência de relação entre α PD e variáveis ambientais pode estar relacionada ao processo de diversificação evolutiva das famílias de opiliões e idade estimada de formação das barreiras consideradas neste estudo. As famílias de opiliões divergiram entre 290 e 65 milhões de anos atrás (Ma) (Fernández et al., 2017), sendo, portanto, mais antigas que a formação de barreiras como os rios Paraíba do Sul e Doce (36-23 e 1.8 Ma respectivamente; Saadi, 1993). Desse modo, como não haveria nenhuma barreira clara no período pré-formação das barreiras (e.g., Rio Doce), as famílias de opiliões ocorriam potencialmente em toda região e, de fato, não encontramos nenhuma família com ocorrência exclusiva a uma bacia. Como consequência, fatores climáticos e topográficos (que são bastante variáveis na área de estudo) poderiam afetar a divergência de grupos mais recentes (e.g., dentro do mesmo gênero) e, assim, a α PD seria menos sensível, uma vez que é influenciada por divergências mais antigas (e.g., família e sub-ordem).

3.5.2 Diversidade Beta

De fato, encontramos que os componentes climáticos e topográficos afetaram a diversidade beta taxonômica e filogenética em escala regional. Quando comparamos a diversidade entre regiões biogeográficas, a diversidade beta taxonômica passa a ser influenciada pela topografia e precipitação. Apesar de não termos encontrado efeito das barreiras geográficas sobre os componentes da diversidade beta, as análises de agrupamento revelaram uma congruência marcante entre a diversidade β TD e o clima-topografia (Fig. 3b, c). Nossos resultados revelaram que a região de Floresta Atlântica estudada apresenta três regiões com características climáticas e topográficas distintas e composição de espécies bastante diferentes (alta diversidade beta entre regiões). Uma vez que os opiliões apresentam baixa capacidade de dispersão e especificidade climática, sugerimos que fatores topográficos e climáticos tenham afetado a divergência de grupos mais recentes (espécies) determinando assim os padrões de β TD contemporâneos. Além disso, variações na topografia podem (i) influenciar a diversidade ao atuarem como barreiras (e.g., presença de montanhas) e limitar a distribuição espacial das espécies e (ii) determinar o clima da região.

Além da identidade das espécies mudar entre regiões a estrutura filogenética também difere quando consideramos a sazonalidade das condições climáticas. A região mais ao norte do rio Doce (Figuras 3b, c, d) compreende uma região com climas mais estáveis e com precipitação sazonal elevada, o que, possivelmente, favoreceu o surgimento de um grande número de áreas de endemismo (Carnaval et al., 2014; Da Silva et al., 2016). A maior similaridade filogenética dentro da região norte (Figura 3d) condiz com as ideias discutidas para opiliões e outros grupos animais (Carnaval et al., 2014; DaSilva et al., 2016). Semelhanças nas condições ambientais refletem a distribuição das espécies com implicações filogenéticas, destacando o surgimento de áreas de endemismo (Carnaval et al., 2014; DaSilva et al., 2016). Em contrapartida, as condições climáticas e topográficas das duas regiões distintas ao sul

indicam que processos biogeográficos históricos (criação de refúgios) possam ter levado a essa dispersão filogenética entre as áreas. Para opiliões, áreas ao sul do Paraíba do Sul apresentam uma nítida mudança de espécies com claros padrões de endemismos entre as localidades (DaSilva et al., 2016). Os autores destacam que este padrão apresentado pode estar relacionado ao modelo de diversificação por refúgio, com eventos de dispersão durante períodos úmidos e eventos vicariantes durante os períodos de refúgio.

As regiões de sub-bacias e seus grandes rios não agem como barreiras para a distribuição de opiliões. Alguns estudos propõem que os eventos biogeográficos históricos que geraram as regiões da Baía de Todos os Santos, Vale do rio Doce e Vale do rio Paraíba do Sul com seus topos de montanha, vales e regiões xeromórficas em decorrência das transgressões marítimas possam ter atuado como principais eventos vicariantes nesta região da Floresta Atlântica (Pinto da Rocha et al., 2005; Da Silva et al., 2016). A grande diversificação dos opiliões, difere, em média, 121 Ma quando comparamos com o aparecimento dos grandes rios que abrangem as sub-bacias (i.e., Paraíba do Sul e Rio Doce) que datam entre 36 - 23 e 1,8 Ma respectivamente, indicando que a principal diversificação na composição filogenética tenha ocorrido antes do aparecimento dos rios. Portanto, nossos resultados reforçam que o clima é o principal fator que explica diversidade taxonômica e filogenética entre regiões, proposto para outros grupos animais (Carnaval et al., 2014) e especulado para opiliões (DaSilva et al., 2016). 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.

Demonstramos que componentes climáticos e topográficos não influenciaram a β FD, o que indica que gradientes ambientais não geram, necessariamente, substituição de atributos funcionais. Desse modo, é possível que o clima modifique a variação espacial das diversidades beta taxonômica e filogenética, mas que os atributos sejam redundantes. De fato, nossos resultados mostraram que o espaço funcional (i.e., a variação na diversidade morfológica) de

uma região é bastante similar (~70%) com o espaço funcional de todas as regiões combinadas, o que indica que existe alta redundância funcional entre regiões. Estudos anteriores sugerem que comunidades com alta redundância funcional possuem maior capacidade de responder a variações ambientais (Boersma et al. 2014).

3.6 CONCLUSÃO

Nossos resultados revelaram que gradientes climáticos de temperatura e umidade têm uma forte influência sobre os padrões de diversidade alfa e beta de opiliões. Reforçamos a hipótese de que a disponibilidade de água é um dos principais preditores da diversidade em regiões tropicais (Hawkins et al., 2003b). Destacamos que os grandes rios e suas bacias hidrográficas não afetam as múltiplas facetas da diversidade. Entretanto, evidenciamos que a região de Floresta Atlântica estudada apresenta três regiões com características climáticas e topográficas distintas e composição de espécies bastante diferentes. Sugerimos que gradientes climáticos geram modificações espaciais nas diversidades beta taxonômica e filogenética, mas os atributos apresentam alta redundância funcional. Embora alguns estudos indiquem a utilização de uma das facetas da diversidade como substituto para as demais, em decorrência de respostas similares entre as três facetas (Gerhold et al 2015; Fournier et al., 2017), o presente estudo sugere que as respostas das diferentes facetas podem ser contrastantes e estas incongruências reforçam a importância da utilização de múltiplas dimensões da diversidade para entendermos os processos ecológicos, históricos e evolutivos envolvido na distribuição das espécies (e.g., Devictor et al., 2010). A estreita relação que os opiliões apresentaram com os gradientes ambientais, demonstra que o grupo apresenta potencial para estudos de ecologia e conservação e novas abordagens que investiguem atributos ecológicos comportamentais respostas em escalas mais finas podem contribuir bastante tanto para conhecimento do grupo quanto para a ecologia em geral.

Agradecimentos

Agradeço ao Museu Nacional por receber o material coletado e ceder espaço físico para identificação e aos Professores Ricardo Pinto da Rocha e Adalberto por contribuírem com o acesso aos dados das coleções do Museu da Universidade de São Paulo e de Minas Gerais respectivamente. Agradeço a toda a equipe das Unidades de Conservação que visitamos, pela logística para o desenvolvimento da pesquisa. Agradeço ao Professor Glauco Machado e seu aluno de Pós-doutorado, Diogo Samia, por fornecerem as medidas dos exemplares da subfamília Mitobatinae.

P. M. de Omena recebeu financiamento da “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior” (PNPD-CAPES; 2014/04603-4).

Fui bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES

3.7 REFERÊNCIAS

- Allen, A.P. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545–1548.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Rahbek, C. (2008) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, **31**, 8–15.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2017) Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography*, **40**, 448–457.
- Bauman, D., Drouet, T., Fortin, M.-J. & Dray, S. (2018) Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology*, **99**, 2159–2166.

- Bernabé T.N. (2019) Da escala fina à macro: avaliação da influência dos fatores ambientais sobre as múltiplas facetas da biodiversidade em opiliões. 32. Tese (Doutorado).
- Boersma K.S., Bogan M.T., Henrichs B.A. & Lytle D.A. (2014). Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology* 59, 491–501.
- Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. (2018) Difficult decisions: Strategies for conservation prioritization when taxonomic, phylogenetic and functional diversity are not spatially congruent. *Biological Conservation*, **225**, 128–133.
- Caetano, D.S. & Machado, G. (2013) The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. *Cladistics*, **29**, 589–609.
- Cantarel, A.A.M., Bloor, J.M.G. & Soussana, J.-F. (2013) Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 24, 113–126.
- Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187–1201.
- Carnaval, A.C., Waltari, E., Rodrigues, M.T., Rosauer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M.R., Firkowski, C.R., Bornschein, M.R., Ribeiro, L.F. & Moritz, C. (2014). Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of Royal Society B*, **281**, 1–8.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Chase, J.M., Kraft, N.J.B., Smith, K.G., Vellend, M. & Inouye, B.D. (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, **2**, art24.
- Cilleros, K., Allard, L., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, **43**, 1832–1843.
- Condit, R. (2002) Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Conrad, O., Bechtel, B., Bock, M., Dietrich, H., Fischer, E., Gerlitz, L., Wehberg, J., Wichmann, V. & Böhner, J. (2015) System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geoscientific Model Development*, **8**, 1991–2007.

- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J.R.G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134.
- Curtis, D.J., Glauco, M. (2007) Ecology. In: Pinto-da-Rocha R., Machado G.& Giribet G. Eds., *Harvestmen: the biology of Opiliones* (1st ed., pp. 280–308), . Harvard University Press, Cambridge..
- Dapporto, L., Ciolli, G., Dennis, R.L.H., Fox, R., & Shreeve, T.G. (2015) A new procedure for extrapolating turnover regionalization at mid-small spatial scales, tested on British butterflies. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1287–1297.
- DaSilva, M.B., Pinto-da-Rocha, R. (2011). História Biogeográfica da Mata Atlântica: opilídeos (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: Carvalho CJB, Almeida EAB, editors. Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. São Paulo: Editora Roca, 221–238.
- DaSilva, M.B., Pinto-da-Rocha, R. & Morrone, J.J. (2016). Historical relationships of areas of endemism of the Brazilian Atlantic rain forest: a cladistic biogeographic analysis of harvestman taxa (Arachnida: Opiliones). *Current Zoology*, 1–1.
- De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J. & Thuiller, W. (2010) The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth: Theseus and the partitioning of diversity. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 992–1000.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C. & Martin, P.R. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 6668–6672.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. *Ecology Letters*, **13**, 1030–1040.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B. & Collen, B. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, **345**, 401–406.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J. & Wagner, H.H. (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, **82**, 257–275.

- Fick, S. E. & Hijmans, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal Climatology*, **37**, 4302–4315 (2017).
- Fisher, J.B., Whittaker, R.J. & Malhi, Y. (2011) ET come home: potential evapotranspiration in geographical ecology: ET come home. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 1–18.
- Fernández, R., Sharma, P.P., Tourinho, A.L. & Giribet, G. (2017) The Opiliones tree of life: shedding light on harvestmen relationships through transcriptomics. *Proceedings of Royal Society B*, **284**, 20162340.
- Fournier, B., Mouly, A., Moretti, M. & Gillet, F. (2017) Contrasting processes drive alpha and beta taxonomic, functional and phylogenetic diversity of orthopteran communities in grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **242**, 43–52.
- Francis, A.P. & Currie, D.J. (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, **161**, 523–536.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I.V. & Prinzing, A. (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, **29**, 600–614.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003a) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2003b) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, **84**, 1608–1623.
- Hillebrand, H. & Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479–491.
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S. & Steffan-Dewenter, I. (2012) Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 4447–4456.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton University Press, Princeton.
- Jost, L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, **88**, 2427–2439.
- Kamil Barton (2018). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.
<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

- Kearney, M. & Porter, W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119–3131.
- Kerr, J.T. & Packer, L. (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, **385**, 252–254.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, **34**, 364–371.
- Machado, G. (2002) Maternal care, defensive behavior, and sociality in neotropical *Goniosoma* harvestmen (Arachnida, Opiliones). *Insectes Sociaux*, **49**, 388–393.
- Machado, G., Buzatto, B.A., García-Hernández, S. & Macías-Ordóñez, R. (2016) Macroecology of Sexual Selection: A Predictive Conceptual Framework for Large-Scale Variation in Reproductive Traits. *The American Naturalist*, **188**, S8–S27.
- Maddison W.P. & Maddison D.R. (2018) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51
- McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J. & Magurran, A.E. (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 104–113.
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (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.
- Moles, A.T. & Ollerton, J. (2016) Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica*, **48**, 141–145.
- Monnet, A.-C., Jiguet, F., Meynard, C.N., Mouillot, D., Mouquet, N., Thuiller, W. & Devictor, V. (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds: Asynchrony of bird diversities. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 780–788.
- 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.
- Pinto-da-Rocha, R., da Silva, M.B. & 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.

- Proud, D.N., Felgenhauer, B.E., Townsend, V.R., Osula, D.O., Gilmore, W.O., Napier, Z.L. & Van Zandt, P.A. (2012) Diversity and Habitat Use of Neotropical Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in a Costa Rican Rainforest. *ISRN Zoology*, **2012**, 1–16.
- Rahbek, C., Gotelli, N.J., Colwell, R.K., Entsminger, G.L., Rangel, T.F.L.V.. & Graves, G.R. (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 165–174.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, **65**, 514.
- Salazar, D. & Marquis, R.J. (2012) Herbivore pressure increases toward the equator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 12616–12620.
- Salisbury, C.L., Seddon, N., Cooney, C.R. & Tobias, J.A. (2012) The latitudinal gradient in dispersal constraints: ecological specialisation drives diversification in tropical birds. *Ecology Letters*, **15**, 847–855.
- Santos, F.H., 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.
- Shultz J.W. & Pinto-da-Rocha R. (2007). Morphology and functional anatomy. In: Pinto-da-Rocha R., Machado G. & Giribet G. (Eds.), *Harvestmen: the biology of Opiliones* (1st ed., pp. 14–61). Harvard University Press, Cambridge.
- Smith, M.A., Hallwachs, W. & Janzen, D.H. (2014) Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, **37**, 720–731.
- 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.
- Swenson, N.G. (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, **6**, e21264.
- 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.
- Title, P. O. & Bemmels, J. B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography* 41, 291–307 (2018)
- Vilela, B. & Villalobos, F. (2015) letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1229–1234.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**,882–892.

Wright, D.H. (1983) Species-Energy Theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, **41**, 496

3.8 TABELAS

TABELA 1. Eixos da PCA com a porcentagem de explicação dos eixos, variáveis ambientais mais representativas dos eixos, valores de Loadings e interpretação ecológica do eixo.

Eixo	Explicação do eixo	Variáveis ambientais e significados	Loadings	Interpretação do Eixo
PC1	29,17%	bio 7: amplitude de temperatura anual	-0,248	PC1 representa o primeiro gradiente de extremos climáticos de temperatura e umidade. O gradiente contrasta (i) umidade e amplitude térmica elevadas com (ii) temperaturas mínimas no inverno e máximas na estação seca.
		bio 16: precipitação do trimestre mais chuvoso	-0,246	
		bio 6: temperatura mínima do mês mais frio	0,264	
		bio 9: temperatura média do trimestre seco	0,251	
PC2	16,43%	Annual PET: evapotranspiração anual potencial	-0,386	PC2 representa o segundo gradiente de extremos climáticos de temperatura e precipitação. O gradiente contrasta (i) temperaturas elevadas e umidade relativa do ar baixa [maior PET ocorre em ambientes quentes com umidade relativa baixa] com (ii) precipitação elevada anual e no inverno.
		bio 5: temperatura do mês mais quente	-0,346	
		bio 12: precipitação anual	0,307	
		Bio 19: precipitação do trimestre mais frio	0,261	
PC3	11,7%	bio 3: isotermalidade	-0, 607	PC3 representa um gradiente relacionado a sazonalidade. O gradiente contrasta (i) amplitude de oscilação térmica diária elevada com (ii) grande variação na temperatura e umidade relativa do ar no mês [PETseasonality] e maior sazonalidade da temperatura
		PETseasonality: variabilidade mensal na evapotranspiração potencial	0, 506	
		bio 4: sazonalidade da temperatura	0, 375	
PC4	9,37%	topoWET: acúmulo de água lateral em uma determinada área	-0, 539	PC4 representa um gradiente de umidade e rugosidade do terreno. O gradiente contrasta (i) elevada precipitação e umidade (acúmulo de água lateral) com (ii) alta rugosidade.
		bio 12: precipitação anual	-0, 348	
		Tri: índice de rugosidade do terreno	0, 609	
PC5	8,77%	topoWET: índice de umidade topográfica	-0, 293	PC5 representa um gradiente de umidade e rugosidade do terreno. O gradiente contrasta (i) elevada umidade (acúmulo de água lateral) com (ii) alta rugosidade e elevada precipitação anual.
		bio 12: Precipitação anual	0, 449	
		Tri: índice de rugosidade do terreno	0, 345	

TABELA 2 Efeito das variáveis ambientais, organizadas pelos eixos da PCA*, sobre as diversidades α TD, α FD e α PD. Valores significativos ($P < 0,05$) estão em negrito. * PC1 (bio 6, bio 7, bio 9, bio16); PC2 (AnnualPET, bio 5, bio 12, bio 19); PC3 (bio 3, PETseasonality, bio 4); PC4 (topoWet, bio 12, tri); PC5 (topoWet, bio 12, tri). ** e.p = erro padrão

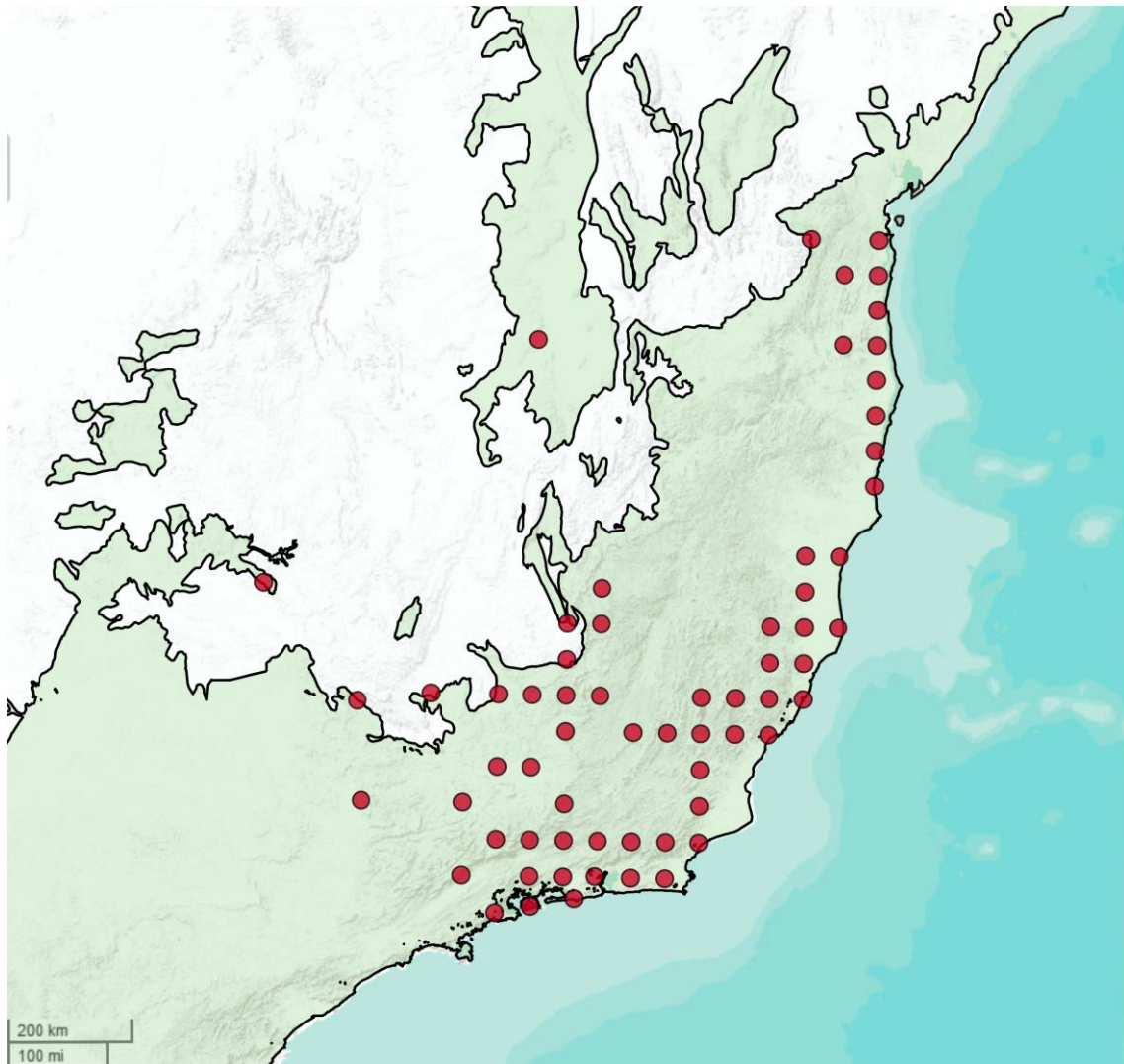
Variável	valor	e.p**	t	p
α TD				
PC1	-0,008	0,009	-0,89	0,375
PC2	0,028	0,009	3,11	0,002
PC3	0,041	0,020	2,03	0,046
PC4	0,007	0,013	0,51	0,608
PC5	-0,009	0,014	-0,62	0,532
α FD				
PC1	-0,005	0,001	-2,99	0,003
PC2	0,008	0,003	2,52	0,014
PC3	0,023	0,004	4,97	< 0,001
PC4	-0,0007	0,005	-0,12	0,897
PC5	0,003	0,006	0,54	0,586
α PD				
PC1	-0,0005	0,004	0,11	0,907
PC2	0,008	0,007	1,22	0,224
PC3	0,001	0,011	0,15	0,877
PC4	-0,008	0,011	0,75	0,456
PC5	0,005	0,012	-0,41	0,676

TABELA 3 - Análise de Redundância baseada em distância parcial (dbRDA) avaliando o efeito das variáveis ambientais, organizadas pelos eixos da PCA* sobre as três facetas da diversidade β TD, β FD e β PD. Valores significativos ($P < 0,05$) estão em negrito. * PC1 (bio 6, bio 7, bio 9, bio16); PC2 (AnnualPET, bio 5, bio 12, bio 19); PC3 (bio 3, PETseasonality, bio 4); PC4 (topoWet, bio 12, tri); PC5 (topoWet, bio 12, tri). ** Df = graus de liberdade. *** SS = soma dos quadrados.

Variável	Df**	SS***	F	p
β TD				
PC1	1	0,430	0,88	0,602
PC2	1	0,602	1,23	0,209
PC3	1	0,444	0,90	0,578
PC4	1	0,479	0,98	0,494
PC5	1	0,957	1,95	0,010
Barreira (Carnaval 2014)	1	2,105	1,07	0,317
Barreira (Sub-bacias)	1	0,532	1,08	0,340
Resíduos	42	20,524		
β FD				
PC1	1	0,217	0,931	0,647
PC2	1	0,192	0,822	0,898
PC3	1	0,258	1,103	0,238
PC4	1	0,212	0,909	0,657
PC5	1	0,207	0,885	0,760
Barreira (Carnaval 2014)	1	0,960	1,026	0,351
Barreira (Sub-bacias)	1	0,209	0,896	0,717
Resíduos	42	9,828		
β PD				
PC1	1	0,248	1,25	0,127
PC2	1	0,173	0,87	0,695
<i>Continuação tabela 3</i>	1	0,298	1,51	0,030

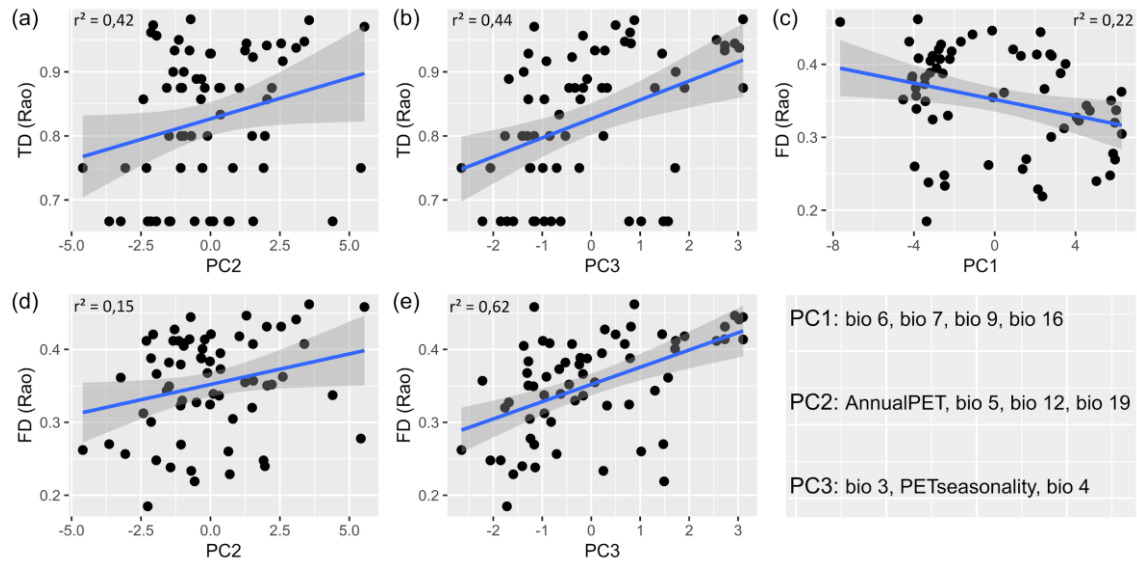
PC3				
PC4	1	0,160	0,81	0,793
PC5	1	0,194	0,98	0,438
Barreira (Carnaval 2014)	1	0,833	1,05	0,310
Barreira (Sub-bacias)	1	0,193	0,97	0,466
Resíduos	42	8,292		

3.9 FIGURAS



Fonte: Bernabé 2019

FIGURA 1 Área de estudo utilizada para fazer o levantamento das espécies de opiliões da superfamília Gonyleptoidea. Trecho da Floresta Atlântica (sombra na cor verde) destacando os 64 *grids* utilizados (círculos vermelhos). Os 64 *grids* englobam os estados da Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro.



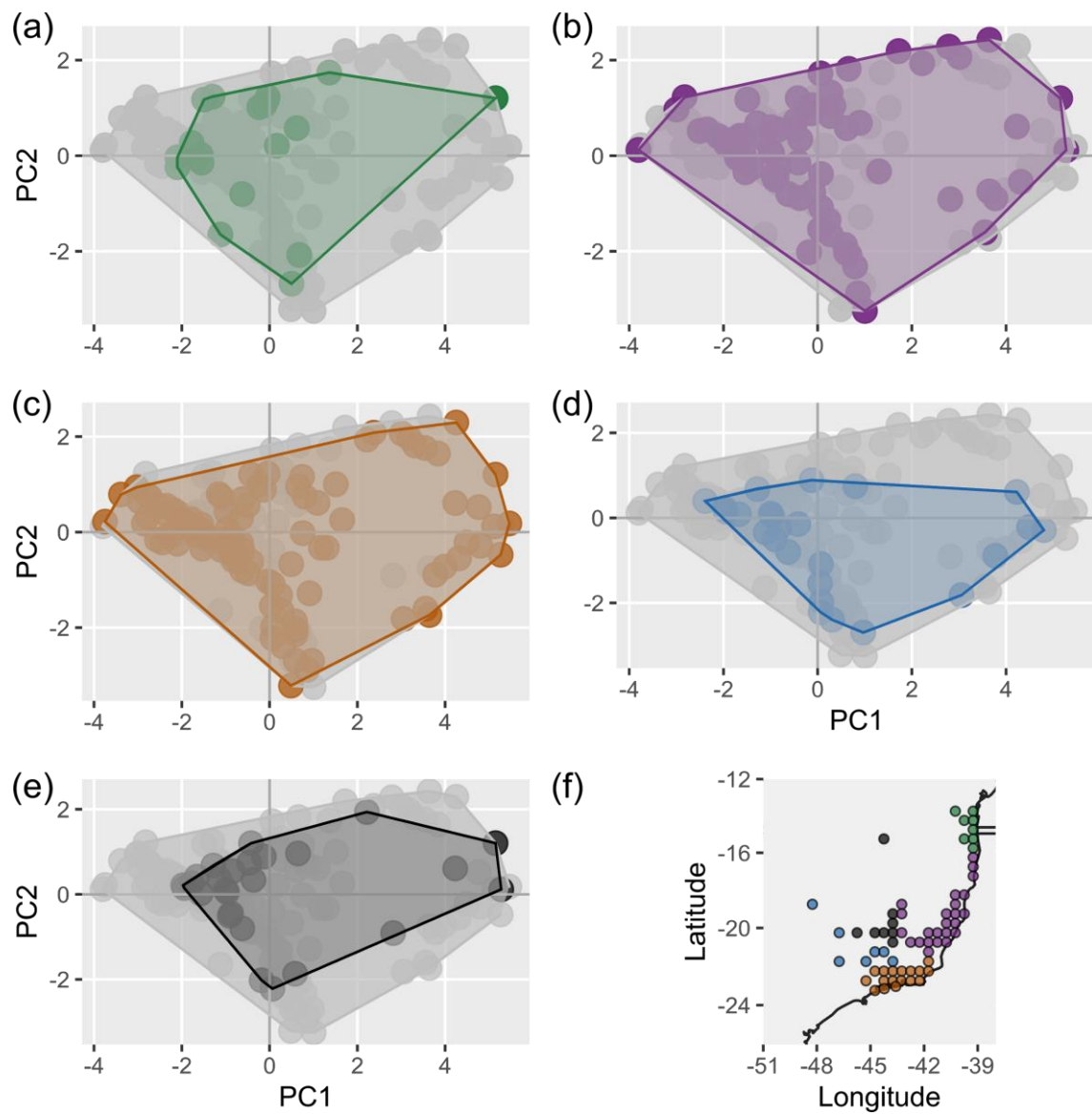
Fonte: Bernabé 2019

FIGURA 2 Relação entre as diversidades α TD e α FD e componentes climáticos representados pelos eixos PC1, PC2 e PC3 da PCA. As principais variáveis correlacionadas com os eixos da PCA ($r < -0.25$ ou $r > 0.25$) estão apresentadas no quadro inferior direito da figura.



Fonte: Bernabé 2019

FIGURA 3 (a) Representação das cinco regiões separados em função das bacias hidrográficas. Identificação de três regiões geográficas, segundo a função “recluster.region” de Dapporto et al. (2015), (b) agrupamento climático-topográfico, (c) taxonômico e (d) filogenético.



Fonte: Bernabé 2019

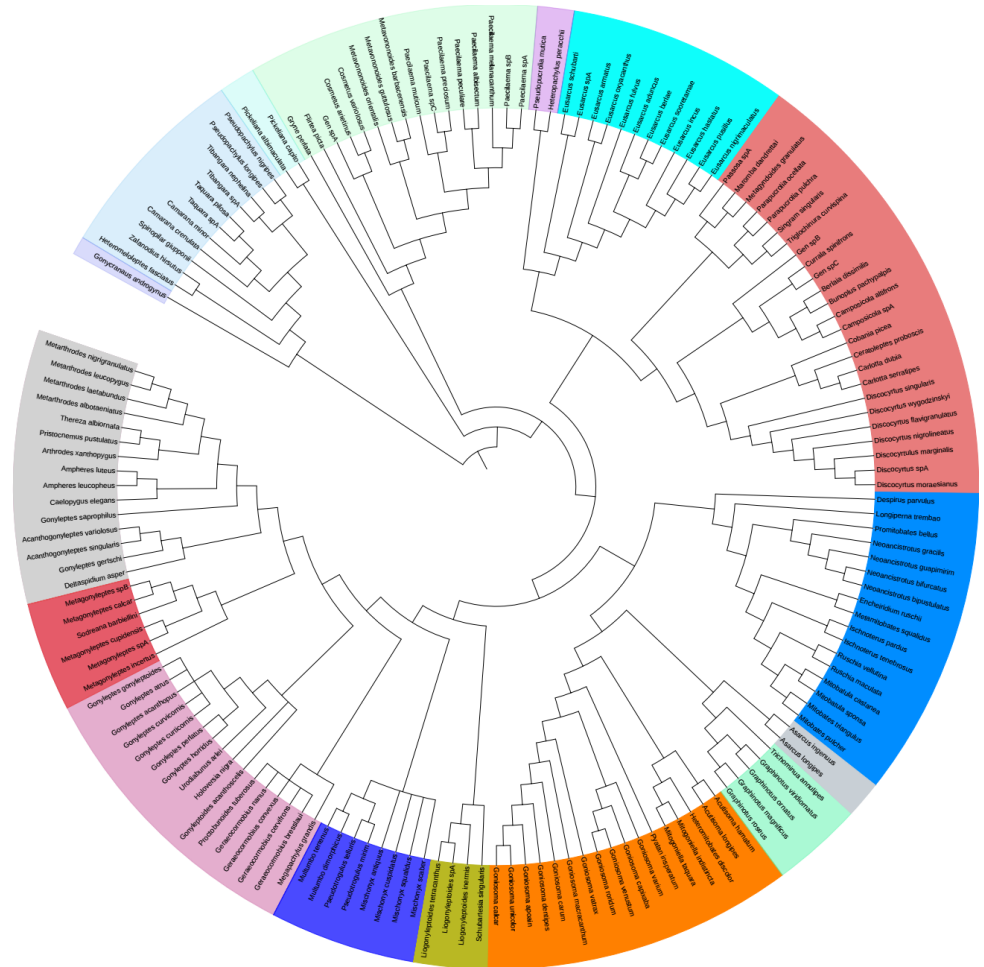
FIGURA 4 Distribuição dos atributos na área de estudo, distribuídos nas cinco regiões de sub-bacias propostas.

3.10 Material Suplementar

Tabela S1 – Resumo das variáveis ambientais extraídas para posterior seleção das variáveis mais representativas.
Referências: A: Fick & Hijmans, 2017; B: Title & Bemmels, 2018.

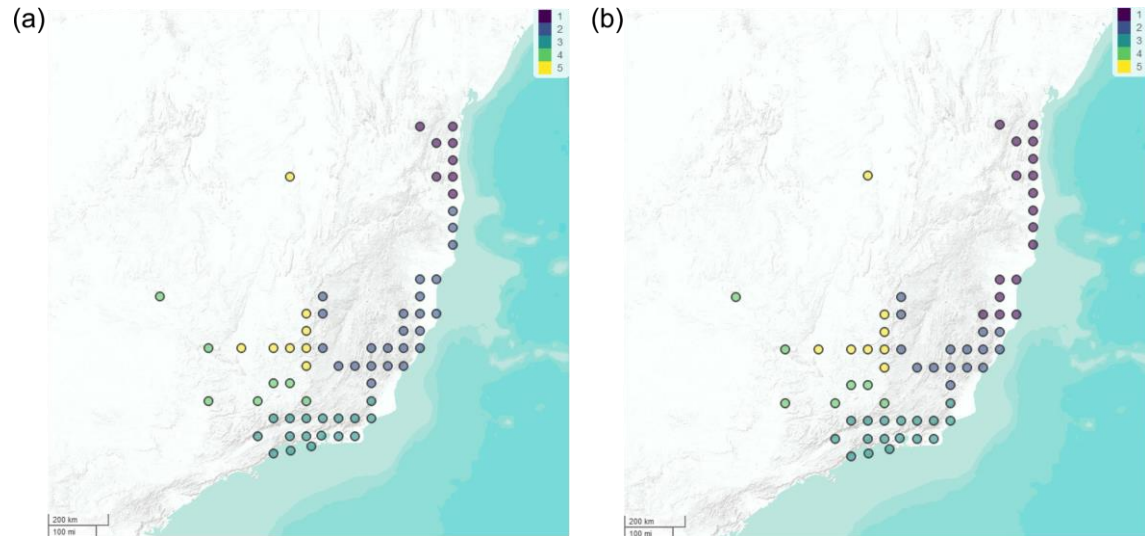
Variáveis ambientais	Breve descrição	Referências
bio 1	Temperatura média annual	A
bio 2	Intervalo médio diurno (média mensal (temp max - temp min))	A
bio 3	Isotermalidade (bio2/bio7) (*100)	A
bio 4	Sazonalidade térmica (desvio padrão *100)	A
bio 5	Temperatura máxima do mês mais quente	A
bio 6	Temperatura mínima do mês mais frio	A
bio 7	Faixa annual de temperatura (bio5 - bio6)	A
bio 8	Temperatura média do trimestre mais úmido	A
bio 9	Temperatura médio do trimestre mais seco	A
bio 10	Temperatura média do trimestre mais quente	A
bio 11	Temperatura médio do trimestre mais frio	A
bio 12	Precipitação annual	A
bio 13	Precipitação do mês mais úmido	A
bio 14	Precipitação do mês mais seco	A
bio 15	Sazonalidade da precipitação (Coeficiente de Variação)	A
bio 16	Precipitação do trimestre mais chuvoso	A
bio 17	Precipitação do trimestre mais seco	A
bio 18	Precipitação do trimestre mais quente	A
bio 19	Precipitação do trimestre mais frio	A
Altitude	Elevação acima do nível do mar	A
Aridity	índice do grau de déficit hídrico presente em determinada área	B
Annual PET	Evapotranspiração annual potencial	B
PETseasonality	Variabilidade mensal na evapotranspiração potencial	B
topoWET	Índice de umidade topográfica	B
tri	Índice de rugosidade do terreno	B

- Família e Subfamília**
- Gerdesiidae
 - Cryptogebiidae
 - Stygnidae
 - Cosmetidae
 - Heteropachylinae
 - Eusarcinae
 - Pachylinae
 - Mitobatinae
 - Bourguyiinae
 - Gonyassamiinae
 - Gonyosomatinae
 - Cearinae
 - Hernadariinae
 - Gonyleptinae
 - Sodreaninae
 - Caelopyginae



Fonte: Bernabé 2019

FIGURA S1 Árvore filogenética descrevendo as relações entre as espécies de opiliões presentes na área de estudo (*i.e.*, 64 *grids*). Topologia consensual estabelecida com base nas hipóteses filogenéticas morfológicas, comportamentais e moleculares (vide metodologia do capítulo 1, item 2.3.1.6). As cores indicam as espécies que pertencem aos mesmos clados (Famílias e/ou Subfamílias).

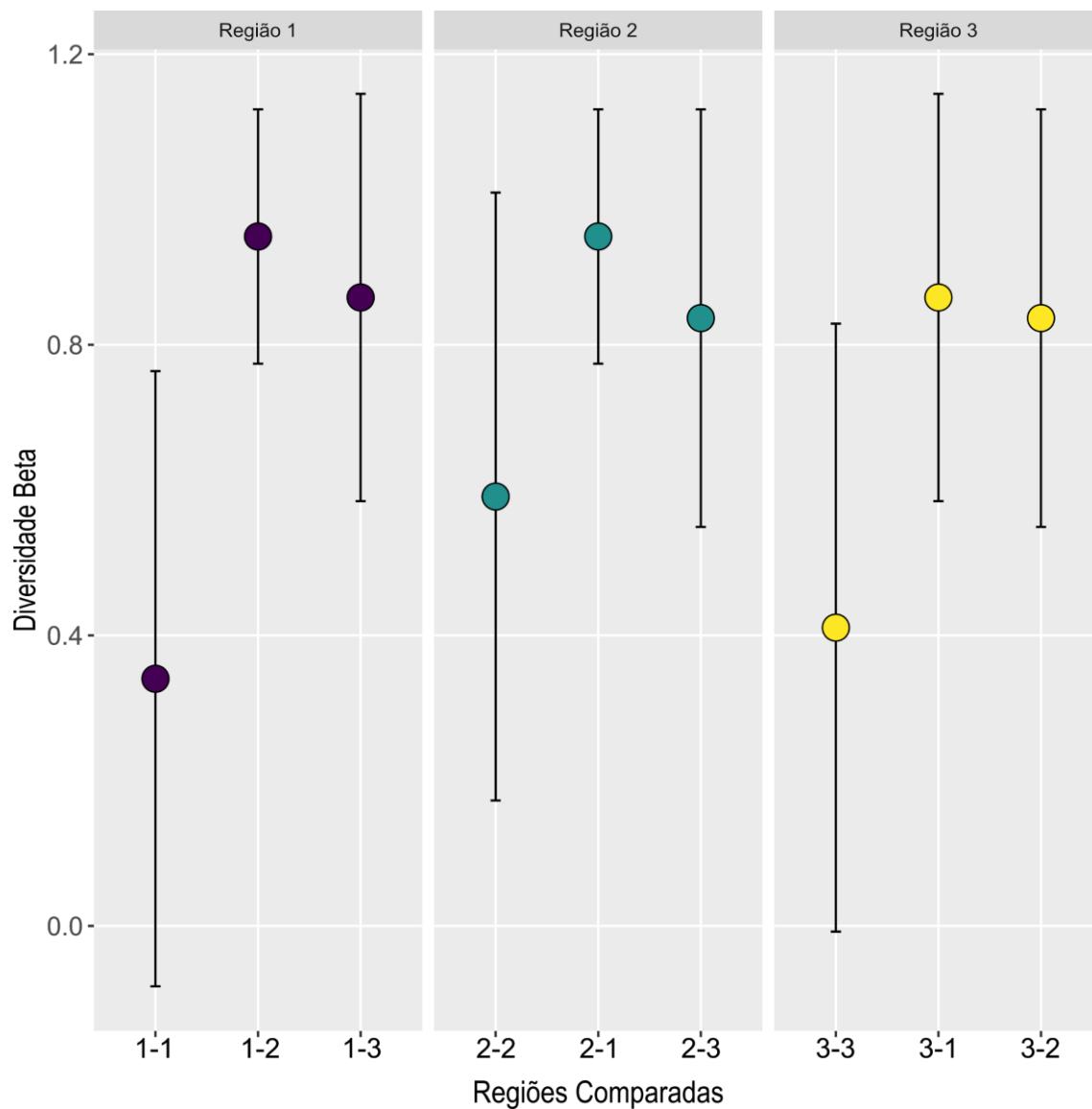


Proposta de sub-bacias hidrográficas

Fonte: Bernabé 2019

Proposta de Carnaval & Moritz 2008

FIGURA S2 Mapas com as cinco regiões propostas como barreira geográfica, levando em consideração (a) as bacias hidrográficas da região e (b) regiões adaptadas de Carnaval & Moritz (2008) que propõem que a região nordeste do Brasil representa uma região biogeográfica que é separada pelo Rio Doce e, desse modo, não representa as mesmas cinco regiões das bacias hidrográficas da região de estudo (i.e., proposta “a”).



Fonte: Bernabé 2019

FIGURA S3 Representação da distribuição das diversidades dentro e entre cada uma das três regiões proposta pela análise de agrupamento “recluster.region” (Dapporto et al., 2015).

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

TERMO DE REPRODUÇÃO XEROGRÁFICA

Autorizo a reprodução xerográfica do presente Trabalho de Conclusão, na íntegra ou em partes, para fins de pesquisa.

São José do Rio Preto, 29/07/2019



Assinatura do autor