

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

GABRIELA ALBUQUERQUE GALVÃO

RELAÇÕES ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS EM AMBLYPYGI (CHELICERATA): EM BUSCA DE PADRÕES GEOGRÁFICOS NA VARIAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM CHARINIDAE

MONOGRAFIA

RECIFE

2019

GABRIELA ALBUQUERQUE GALVÃO

RELAÇÕES ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS EM AMBLYPYGI (CHELICERATA): EM BUSCA DE PADRÕES GEOGRÁFICOS NA VARIAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM CHARINIDAE

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Coordenação de Bacharelado de Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco como Componente Obrigatório para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof.º Dr. Thiago Gonçalves-Souza

Co-orientador: Prof.º Dr. Gustavo de Miranda

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação Universidade Federal Rural de Pernambuco Sistema Integrado de Bibliotecas Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Galvão, Gabriela Albuquerq uer Galvão, Gabriela

RELAÇÕES ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS EM AMBLYPYGI (CHELICERATA): EM BUSCA DE PADRÕES GEOGRÁFICOS NA VARIAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM CHARINIDAE / Gabriela Galvão. - 2019.

30 f.: il.

Orientadora: Thiago Goncalves Goncalves-Souza.

Coorientadora: Gustavo de Miranda.

Inclui referências.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Bacharelado em Ciências Biológicas, Recife, 2020.

1. Macroecologia. 2. Regra de Bergmann. 3. Conservação de Nicho. I. Goncalves-Souza, Thiago Goncalves, orient. II. Miranda, Gustavo de, coorient. III. Título

CDD 574

GABRIELA ALBQUERQUE GALVÃO

RELAÇÕES ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS EM AMBLYPYGI (CHELICERATA): EM BUSCA DE PADRÕES GEOGRÁFICOS NA VARIAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM CHARINIDAE

	Monografia submetida à apreciação da banca examinadora
Γitulares:	
	Profa. Dra. Paula Braga Gomes
	Universidade Federal Rural de Pernambuco
	Dr. André Felipe de Araújo Lira
	Universidade Federal Rural de Pernambuco
Suplente:	
	Dr. Rodrigo Felipe Rodrigues do Carmo
	Universidade Federal de Pernambuco

RECIFE

2019

RELAÇÕES ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS EM AMBLYPYGI (CHELICERATA): EM BUSCA DE PADRÕES GEOGRÁFICOS NA VARIAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM CHARINIDAE

Alguns padrões macroecológicos permanecem pouco generalizáveis e controversos, especialmente quando se trata de artrópodes em regiões tropicais. A relação negativa entre temperatura e tamanho corporal é uma das regras ecogeográficas mais conhecidas, embora pareça ser válida apenas para animais endotérmicos. Diversas hipóteses têm sido propostas para explicar essa relação, sendo a maioria delas baseadas no efeito do clima, não levando em consideração a dimensão da história evolutiva das espécies. Utilizando um banco de dados globais de ocorrência de aranhas-chicote, avaliamos fatores climáticos e evolutivos que afetam a distribuição de tamanho corporal deste grupo de artrópodes. Nós não encontramos relação entre o clima e a variação no tamanho corporal dos amblipígios. Entretanto, encontramos um sinal filogenético na distribuição de tamanho corporal de aranhas-chicote, indicando que mecanismos relacionados ao grau de parentesco são mais importantes do que fatores climáticos na determinação do tamanho corporal desses artrópodes.

GABRIELA ALBUQUERQUE GALVÃO
THIAGO GONÇALVES SOUZA
GUSTAVO SILVA DE MIRANDA

RECIFE, 2019

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais e toda a minha família, por serem a base que me sustentou em toda a graduação, com incentivo e apoio constante. Obrigada aos meus avôs que são sempre tão presentes e empolgados com minha vida acadêmica e aos meus primos biologuinhos (Aline e GH) por tá sempre comigo. Amo vocês e obrigada por tudo.

Obrigada aos meus amigos de fora da academia por me aguentar falando de biologia o tempo todo, e por terem permanecido mesmo depois de tantas mudanças como ser humano que tive ao longo da Universidade. Mas, principalmente, agradeço aos meus amigos que participaram desse amadurecimento comigo durante a graduação: todos os meus colegas de turma e as minhas amigas mais próximas. Obrigada demais ao meu quarteto (Allana, Yasmin e Ana C) que quase dura até o fim, a sala de aula, as madrugadas de trabalho, as apresentações, as viagens, as brigas e as maçãs cuspidas não seria a mesma coisa sem vocês apesar de tudo. Ainda um agradecimento especial (se são ela me mata) a um dos melhores presentes da minha graduação, que foi achar minha a minha doppelgänger de vida, Allana, que é tudo pra mim! Te amo amiga, obrigada pela gente. Também agradeço ao meu primo Gustavo e meu cunhado Igor por tudo, obrigada, valeu. Brincadeira, não sei onde encaixar o quanto amo vocês três - Allana, Igor e GH - e o quanto foram necessários da minha entrada até a minha formação nesse curso. Além dos meus amigos de laboratório, que tanto me superestimam, quando eles que na verdade me ensinaram em tudo que escrevi aqui nessa monografia. Thanks, migos, espero ter que aguentar vocês ainda por mais tempo.

Também sou imensamente grata a todos os professores que contribuíram na minha trajetória acadêmica. Aos professores inspiradores da graduação como a professora Paula Braga, professor Marcos Souto, professor José Victor, professor Mauro, professora Aninha, professora Fernanda e professora Jozélia. Agradecimentos a minha primeira orientadora, Dra. Edileuza Felinto de Brito, que foi como minha mãe acadêmica por quem eu tenho um carinho enorme e à minha segunda orientadora a Professora Adélia de Oliveira, que me acolheu no mundo da zoologia e me presenteou com muito conhecimento e histórias. Mas principalmente ao meu orientador atual, o Professor Senhor Doutor Thiago Gonçalves-Souza, pela oportunidade de crescer tanto em tão pouco tempo sob sua orientação.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	6
2.	MÉTODOS	9
3.	RESULTADOS	12
4.	DISCUSSÃO	13
5.	LISTA DE FIGURAS E LEGENDAS	15
6.	REFERÊNCIAS	24

Relações ecológicas e evolutivas em Amblypygi (Chelicerata): em busca de padrões

geográficos na variação do tamanho corporal em Charinidae

Gabriela Albuquerque Galvão¹, Gustavo Silva de Miranda² & Thiago Gonçalves-Souza^{1*}

1. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade (ECOFUN),

Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE,

Brasil.

2. Museu Nacional de História Natural, Washington, D.C., Estados Unidos.

1* Corresponding author: tgoncalves.souza@gmail.com

Revista alvo: Ecological Entomology

5

INTRODUÇÃO

Entender o que modula a distribuição espacial dos atributos das espécies, como e por que variam em grandes escalas é um dos principais objetivos da macroecologia (BROWN, 1995; GASTON & BLACKBURN, 2000; DINIZ-FILHO ET AL., 2007). A busca por padrões macroecológicos é antiga (BERGMAN, 1847; RENSCH 1950; MAYR, 1956) e baseada em diversas explicações ecológicas, históricas e evolutivas (MITTELBACH et al. 2007). Além de que, é uma importante ferramenta para conservação dos recursos do planeta, em face dos impactos causados pelas mudanças climáticas, modificação de interações entre espécies e mudanças no funcionamento dos ecossistemas (MYERS et al., 2000; SOUDZILOVSKAIA et al. 2013; VIOLLE et al. 2014; HOISS et al., 2015). Entretanto, os padrões macroecológicos ainda são pouco generalizáveis e geram muito debate na ecologia, especialmente para artrópodes em regiões tropicais (BROWN, 1995; BLACKBURN et al., 1999; OLSON et al., 2009, PALLARÉS et al., 2019).

O tamanho corporal é um dos atributos funcionais mais importantes e mais utilizados na ecologia e evolução (PETERS 1983). Ele se relaciona com diversos aspectos fisiológicos, filogenéticos e ecológicos dos animais e geralmente é usado como representante para outros atributos funcionais (CALDER 1984; HAYES & SHONKWILER, 2006; CHOWN et al., 2004). Para parte fisiológica, o tamanho corporal é indicativo da taxa de crescimento dos animais e na duração de fases juvenis importantes, principalmente se tratando de insetos (NIJHOUT, 2003; EDGAR, 2006). Ecologicamente as dependências do tamanho também podem interagir com os fatores ambientais e alterar taxas de mortalidade/nascimento. E, ainda, a seleção natural opera elegendo continuamente o tamanho do corpo dos animais, que tende a ser filogeneticamente conservado (GASTON & BLACKBURN, 2000).

De fato, o desenvolvimento teórico de várias subdisciplinas da ecologia se baseou no tamanho corporal. A regra ecogeográfica relacionada com esse atributo mais citada desde sua formulação é a do pesquisador Carl Bergmann (1847). Ele foi um dos primeiros a propor que gradientes de temperaturas são a chave para entender a variação geográfica dos tamanhos corporais nos animais. A Regra de Bergmann, assim chamada, prevê maiores tamanhos corporais em ambientes mais frios para animais endotérmicos (ASHTON et al. 2000; MEIRI & DAYAN 2003; BLACKBURN & HAWKINS 2004;

ASHTON 2002a; MILLIEN et al., 2006). Esse padrão é explicado como uma resposta evolutiva para minimizar a perda de calor em ambientes frios (BERGMANN 1847; WALTERS & HASSALL 2006; OLALLA-TÁRRAGA & RODRÍGUEZ 2007) e aparece até quando a latitude ou altitude é usada como substituta para temperatura (JAMES 1970; ASHTON, 2000; CARDILLO, 2002). A regra de Bergmann também já foi testada para ectotérmicos, mas apresenta respostas ainda menos consistentes que em mamíferos e aves. Enquanto alguns grupos parecem segui-la (ASHTON, 2002b; ASHTON, 2003; MILLIEN et al., 2006), outros tendem a contrariá-la ou até não apresentam se quer padrões claros de variação (HAWKINS, 1995; ASHTON, 2003; KUBOTA et al., 2007, OLALLA-TÁRRAGA et al., 2006; ADAMS & CHURCH, 2008).

Desde então, surgiram muitas hipóteses para explicar tais inconsistências. Em artrópodes, ENTLING et al. 2010, que também encontrou discordância com a Regra de Bergmann, fez uma compilação de mecanismos que podem explicar as tendências de tamanho corporal em ectotérmicos (nesse caso voltado para as aranhas). Dentre eles, a resistência a dessecação dos animais: que tende a crescer com o aumento do tamanho corporal; a aceleração na maturação: que em ambientes quentes tende a ser precoce, levando a menores adultos; a pressão de competição e predação: que, por ser alta em ambientes mais quentes, tende a favorecer animais maiores, entre outros mecanismos.

Por outro lado, a maioria desses mecanismos são de hipóteses puramente climáticas, não levando o componente evolutivo em consideração. Os gradientes de variação de tamanho corporal também podem ser determinados por uma seleção filogenética das espécies. A distribuição de tamanhos corporais pode mudar entre os locais pela simples mudança da linhagem, invés da seleção do tamanho (OLSON et al., 2009). E o efeito da história evolutiva do grupo nas restrições à variação de tamanho corporal pode ser independente das variáveis ambientais. O que, possivelmente, trás limitações ao interpretar os mecanismos que estão associados aos padrões (RUGGIERO & HAWKINS, 2006). Na hipótese de conservação de nicho, espécies próximas tendem a ser ecologicamente mais semelhantes, isto é, mantem seus nichos ancestrais ao longo do tempo evolutivo. Logo, o tamanho corporal pode estar mais relacionado com o ancestral comum das espécies, invés de fatores climáticos (WIENS & GRAHAM, 2005; COOPER et al., 2011).

Uma prática nos estudos que elucidam os processos ecológicos e evolutivos regentes dos padrões de biodiversidade é a divisão do planeta em regiões, a biorregionali-

zação (EBACH & PARENTI, 2015). Além de ser uma ferramenta básica na biologia da conservação (EBACH, 2013), a maior parte dos trabalhos sobre regionalização biológica tem considerado fatores climáticos e processos históricos/evolutivos das regiões zoogeográficas como os principais determinantes da organização espacial e temporal das biotas no planeta (HOLT et al., 2013). Além de que, é fato que as taxas de evolução e especiação podem ser muito diferentes entre regiões biogeográficas (WEIR E SCHLUTER 2007, COOPER & PURVIS 2010), espera-se que animais de diferentes regiões tenham padrões macroecológicos diferentes.

Neste trabalho investigamos os fatores que afetam a distribuição global de aranhas-chicote (ordem Amblypygi), um grupo de aracnídeos com poucas e raras espécies. Sendo importantes predadores de topo distribuídos em todo o globo, as aranhas chicotes apresentam considerável variação de tamanho corporal que as tornam bons modelos para discutir tais processos (WEYGOLDT, 1996). Por ser um grupo de artrópodes próximos ecologicamente e filogeneticamente com as aranhas esperamos que mecanismos parecidos se apliquem (ENTLIGN, 2010; GIBBS, 2015).

Usamos dados de ocorrência, atributos funcionais e relações de parentesco de 118 espécies da família Charinidae distribuídas em 371 localidades. Testamos a seguinte hipótese: O tamanho corporal de aranhas-chicote varia entre regiões zoogeográficas. Especificamente, acreditamos que a variação no tamanho corporal reflita processos ecológicos e evolutivos. Assim, nossas predições são: (i) regiões com temperaturas mais elevadas e menores taxas de precipitação favorecem o aumento do tamanho corporal (baseado na hipótese climática), (ii) história evolutiva é mais importante do que o clima na determinação do tamanho corporal entre regiões zoogeográficas (hipótese da conservação do nicho).

MÉTODOS

Área de estudos e organismos

As aranhas chicote (Chelicerata: Amblypygi) pertencem a uma ordem de artrópodes representantes da classe Arachnida, que se separaram do grupo das aranhas no carbonífero superior, datando de 312 milhões de anos (CHAPIN & HEBETS, 2016; DUNLOP 1994, 2011; DUNLOP & MARTILL 2001). Sendo um grupo antigo, a radiação desses animais começou antes da separação da Pangeia e Gondwana e hoje eles possuem uma distribuição circuntropical (WEYGOLDT, 1996). Poucos gêneros de Amblypygi são encontrados em regiões temperadas, já que são animais que não toleram temperaturas de congelamento. As famílias e gêneros dessa ordem são bem endêmicos, com exceção de um único gênero da família Charinidae, *Charinus*, que tem distribuição global.

A família Charinidae (HARVEY, 2003) compreende os gêneros *Charinus*, *Sarax* e *Weygoldtia*. Sendo o grupo mais diverso dentro da ordem de aranhas chicote, o gênero *Charinus* compreende mais ou menos 76 espécies distribuídas em todos os continentes. Já Sarax e Weygoldtia incluem espécies mais restritas, pertencentes ao sul Asiático, sendo Sarax mais diversa e também presente na região Indo-Malaia. *Sarax* e *Weygoldtia* possuem 35 e 2 espécies, respectivamente.

Para esse estudo, recolhemos dados de ocorrência e de atributos dos três gêneros da família Charinidae. Essas informações foram provenientes da base de dados gerada por MIRANDA (2017) e complementadas através da busca em artigos de descrição.

Atributos funcionais, ocorrências e variáveis climáticas

Três atributos funcionais relacionados com a ecologia de Amblypygi foram escolhidos com um critério de inclusão de 70% das medidas presentes na literatura, sendo esses: (1) Largura da carapaça (2) Comprimento da carapaça (3) Tamanho do fêmur do pedipalpo, (4) Tamanho da patela do pedipalpo. Essas medidas funcionando como substitutas para o tamanho corporal dos animais.

As ocorrências das espécies foram classificadas categoricamente dentro das biorregiões e biomas. As primeiras foram delineadas de acordo com de HOLT et al., 2013, onde o planeta está dividido em 11 regiões biogeográficas, classificadas de acordo com relações evolutivas e distribuição para mais de 20.000 espécies. Sendo elas: (1) Neotropical (2) Panamenha (3) Indo-Malásia (4) Afrotropical (5) Paleártico (6) Oriental (7) Oceânica (8) Madagascariana (9) Australiana (10) Saharo-Arábica (11) Neártica.

Já para os biomas, os dados foram baseados no *shapefile* disponível pela *The Nature conservancy*, baseado nas ecorregiões da *World Wide Fund for Nature* (WWF). Sendo classificados 7 biomas mundiais: (1) Desertos e regiões xéricas (2) Mangues (3) Florestas Mediterrâneas, bosques e matagais (4) Florestas Tropicais e Subtropicais Secas (5) Florestas Tropicais e Subtropicais de coníferas (6) Florestas Tropicais e Subtropicais Úmidas (7) Pastagens, Savanas e Matagais Tropicais e Subtropicais.

Quatro variáveis climáticas foram selecionadas, por sua potencial influência nos mecanismos das principais hipóteses ecogeográficas, sendo estas: a média de temperatura anual, sazonalidade da temperatura, precipitação anual e sazonalidade da precipitação. Estes dados foram obtidos através do cruzamento das nossas localidades geográficas com a base de dados do WordClim2 (FICK & HIJMANS, 2017). Eles foram adequados à maior resolução das células fornecidas, que é de 10'(~340km²), por englobar muitas ilhas remotas onde há ocorrência de Amblypygi, visto que resoluções menores não alcançam.

Análise de dados

Para entendermos separarmos o papel das regiões zoogeográficas, foi construída uma matriz de distância com os quatro atributos de tamanho corporal de Amblypygi para análise de componentes principais (PCA). Os valores da PCA serviram como valores sintéticos de tamanho corporal para estabelecer a distribuição dos indivíduos em um espaço multidimensional, ou seja, um espaço que compreende todas as combinações possíveis dos nossos quatro atributos de tamanho corporal. Para cada biorregião foi criado um espaço funcional multidimensional (Figura 6). Além da construção de mapas de representação da distribuição dos atributos através do pacote GGally no Software R.

a) Hipótese climática: regiões com temperaturas mais elevadas e menores taxas de precipitação favorecem o aumento do tamanho corporal

Utilizando o programa QGIS v. 3.4 foram criadas 93 quadrículas de 1º (10.000km²) como unidades especiais para análise, onde foi atribuído um valor médio de tamanho corporal e valor médio de variáveis climáticas para cada quadrícula. Através de um modelo linear misto analisamos a relação entre o clima, como variável preditora, e o tamanho corporal de Amblypygi, como dependente. Empregamos um modelo linear utilizando mínimos quadrados generalizados (gls: generalized least squares), que se apresenta mais confiável para evitar autocorrelação espacial entre as unidades amostrais – quadrículas – (BEGUERÍA, 2009).

b) Hipótese da conservação de nicho: história evolutiva é mais importante do que o clima na determinação do tamanho corporal entre regiões zoogeográficas

Uma árvore filogenética foi construída para a família Charinidae (Figura 7), baseada em dados morfológicos e moleculares das espécies. A falta de dados moleculares levou a inclusão de mais de 20 politomias para o gênero Charinus, e pelo menos cinco para o gênero Sarax. Também recortamos a árvore principal para o gênero Charinus e excluímos algumas politomias para melhor visualização (Figura 8). A partir da montagem da árvore filogenética foi calculado o sinal filogenético para os quatro atributos de Amblypygi, usando o índice K de Blomberg (BLOMBERG et al., 2003). Valores de K > 11 indicam que espécies próximas filogeneticamente são mais semelhantes (i.e., sinal filogenético presente), valores de K = 1 indicam que a variação morfológica é a mesma prevista pelo modelo Browniano, enquanto valores de K < 1 sugerem que outros processos não correlacionados com a filogenia afetam o tamanho corporal (e.g., homoplasia: Blomberg et al. 2003). Também construímos matrizes de distância filogenética (distância em milhões de anos) e geográfica das espécies (distância euclidean obtida a partir das coordenadas geográficas) para testar a correlação entre estrutura filogenética e biogegráfica com um teste de Mantel (MILLA et al. 2018). Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2006).

RESULTADOS

Compilamos dados de 118 espécies dos 3 gêneros pertencentes à família Charinidae (Charinus, Sarax e Weygoldtia) (Figura 1), das quais 84 espécies de Charinus, 32 de Sarax e 2 de Weygoldtia. As espécies do gênero *Charinus* ocorreram principalmente nas regiões zoogeográficas Neotropical (67%), Panamenha (15%) e Oceânica (8%). Já as espécies de *Sarax* ocorreram principalmente na zoorregião Oriental (66%), seguidos da região Afrotropical (9%) e Saharo-Arábica (6%). Enquento o gênero *Weygoldtia* é exclusivo da zoorregião Oriental. Onde todos os animais ocupam 9 das 11 biorregiões do globo e 7 biomas.

Os dados de tamanho corporal foram plotados no mapa (Figura 3). Mas demos destaque para o tamanho corporal dos animais na região Neotropical e região Panamenha (Figura 4), já que encontramos uma diferença clara do tamanho dos animais de Mata Atlântica e Amazônia (Figura 5).

Também construímos um gráfico de espaço multidimensional de atributos de Amblypigi, onde os animais da Região Neotropical, que são apenas do gênero Charinus, possuem a maior amplitude funcional. Porém não encontramos relações significativas entre o tamanho corporal de Amblypygi e o clima (p > 0.05). O que indica que essa relação é mais filogenética. Apesar de não obtermos um sinal filogenético no tamanho corporal, já que o valor do K de Blomberg foi de K < 0.01, p < 0.01, o teste de Mantel apontou forte correlação entre os atributos e filogenia (p < 0.01, r = 0.1936).

DISCUSSÃO

A maioria dos trabalhos macroecológicos tem sido realizada com plantas e mamíferos em regiões temperadas (BECK et al., 2012; LYONS et al., 2019). Para o avanço da teoria, incluir organismos como artrópodes e regiões tropicais são necessários se quisermos compreender porque os padrões encontrados com os grupos principais são os mesmos, ou são diferentes, dos menos populares. Aqui, encontramos que a distribuição de tamanho corporal de aranhas chicote não é relacionada com o clima, mas com a história filogenética do grupo. Ao contrário do que esperávamos, as variáveis climáticas não afetaram a variação do tamanho corporal dos animais entre regiões zoogeográficas. Porém, encontramos que a história evolutiva determina a variação no tamanho corporal desses organismos. Isto é, as espécies de Amblypygi mais próximas filogeneticamente são mais parecidas em relação ao tamanho corporal. Além disso, encontramos uma estrutura espacial na distribuição filogenética desses organismos, sugerindo que as regiões biogeográficas representam berçários de especiação de espécies da família Charinidae.

Estudos anteriores têm relatado que o clima não afeta a variação de tamanho corporal entre ectotérmicos (GARVEY & MARSCHALL, 2003; OLALLA-TÁRRAGA & RODRÍGUEZ, 2007; ADAMS & CHURCH, 2008), o que pode significar que os mecanismos que regem o tamanho corporal dos grupos são muito diferentes e não respondem da mesma maneira. Para Amblypygi, talvez não seja possível fazer generalizações e associar mecanismos baseados em variáveis climáticas, ou até que não seja possível acessar essa informação apenas com os dados analisados. Muito ainda precisa ser estudado sobre a relação dos amblipígios com fatores abióticos. Mas, por serem animais que vivem em "refúgios" (cavernas, embaixo de rochas, em troncos de árvores, etc), provavelmente climas globais não afetem diretamente taxas metabólicas a ponto de interferir no tamanho corporal desses animais.

Em relação à filogenia, quando a similaridade fenotípica em espécies próximas é observada se descreve como padrão de conservadorismo de nicho filogenético (PNC, LOSOS 2008; CRISP & COOK 2012), que é um processo evolutivo que determina que o tamanho corporal é mais parecido dentro dos clados, sendo resultado de convergência nas linhagens ao longo do tempo (CAVENDER-BARES ET AL., 2009). O que observamos em Amblypygi é dois ancestrais comuns com características fixas de tamanho corporal (menor ou maior) que deu origem a clados que o tamanho corporal an-

cestral se manteve. O exemplo é a figura 4, onde os animais de região Amazônica são bem menores aos habitantes da Mata Atlântica, também explicitado pelo gráfico da figura 5. Por sua vez, as aranhas-chicote presente na África, tem tamanho corporal mais parecido com os da Mata Atlântica, o que sugere ainda mais essa conservação do nicho desde a época em que esses continentes se separaram, cerca de 200 milhões de anos atrás (JOKAT et al., 2003), visto que os amblipígios datam de 350 milhões de anos.

No geral, padrões macroecológicos precisam sempre ser indagados se são motivados por diferenças ecológicas entre as espécies ou se apenas refletem a história evolutiva daquele grupo. É importante a documentação de exceções as regras macroecológicas já estabelecidas, como a Regra de Bergmann, porque há o acesso aos mecanismos que modulam a distribuição dessa variação fenotípica, que é o mais importante para entendermos processos futuros e passados (CRISP & COOK, 2012).

LISTA DE FIGURAS E LEGENDAS

- **Figura 1:** Distribuição global de cada espécie da família Charinidae. Sendo o gênero *Charinus* representado por um círculo em vermelho, *Sarax* representado por um quadrado em azul e *Weygoldtia* representado por um losango em roxo.
- **Figura 2:** Distribuição global de aranhas-chicote da família Charinidae por ocorrência. Cores representando regiões zoogeográficas.
- **Figura 3:** Distribuição do tamanho corporal de aranhas-chicotes representada na legenda em milímetros.
- **Figura 4:** Ampliação do tamanho corporal na região Neotropical e Panamenha, destaque para a diferença de tamanho entre animais da Mata Atlântica e Amazônia e região Panamenha.
- **Figura 5:** Gráfico comparativo entre o tamanho de espécies de aranha-chicote da Amazonia (em vermelho) e espécies da Mata Atlântica (em azul).
- **Figura 6:** Gráfico de composição funcional das espécies de Amblypygi por região zoogeográficas
- **Figura 7:** Distribuição filogenética da família Charinidae (em verde gênero Charinus, em roxo gênero Sarax, e vermelho o gênero Weygoldtia) incluídos na análise de espaço fenotípico, relação de Mantel com p < 0.01 e r = 0.21
- **Figura 8:** Distribuição filogenética do gênero Charinus para a América Central e América do Sul.

Figura 1:

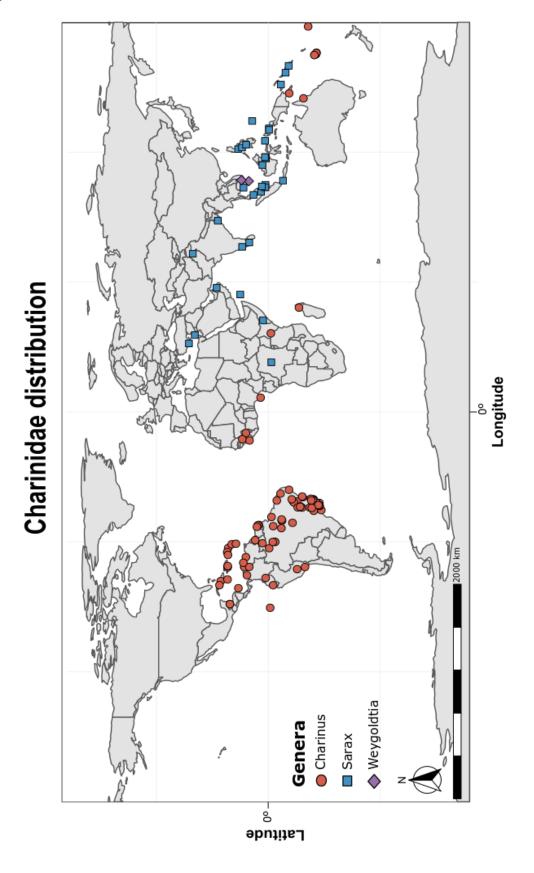


Figura 2:

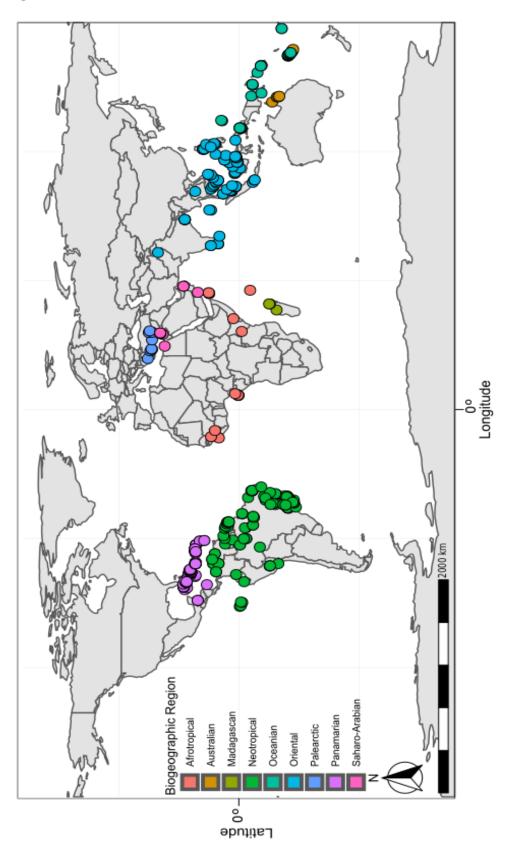


Figura 3:

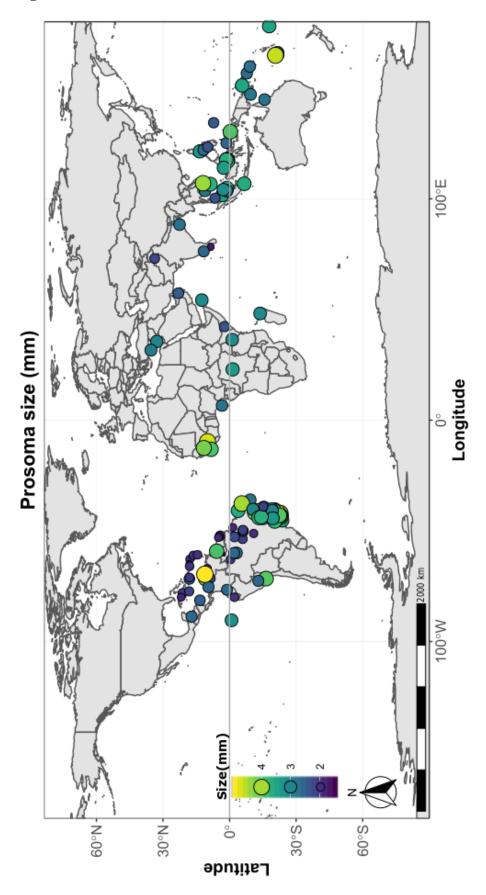


Figura 4:

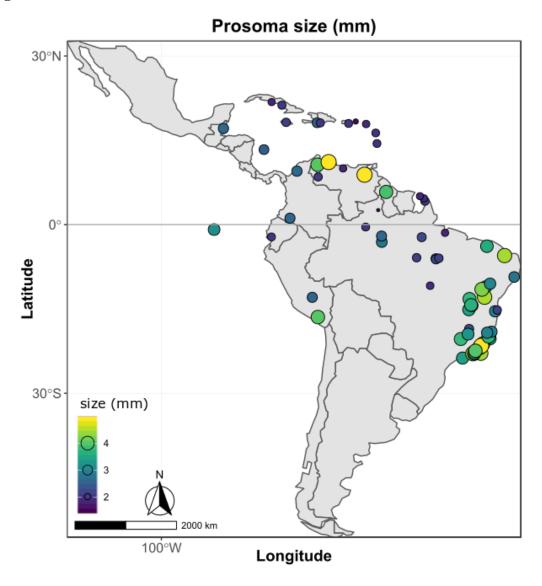


Figura 5:

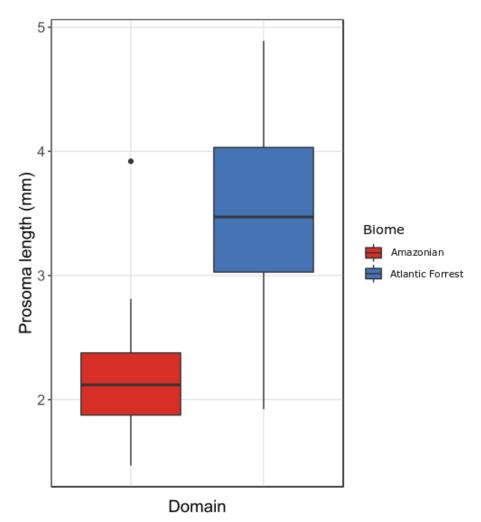


Figura 6:

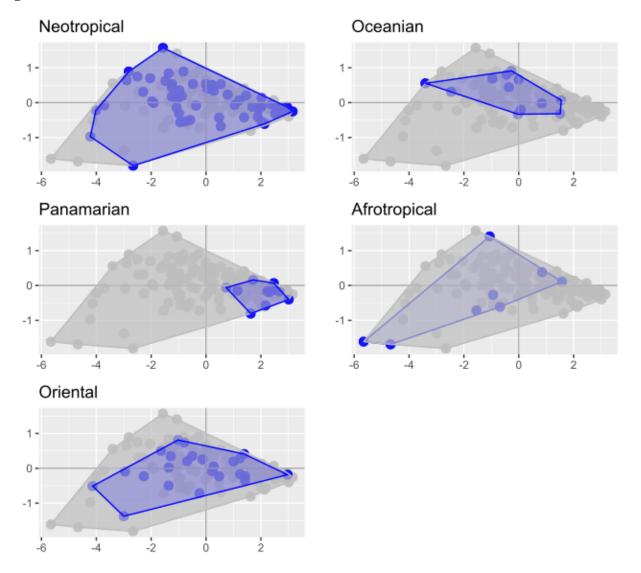


Figura 7:

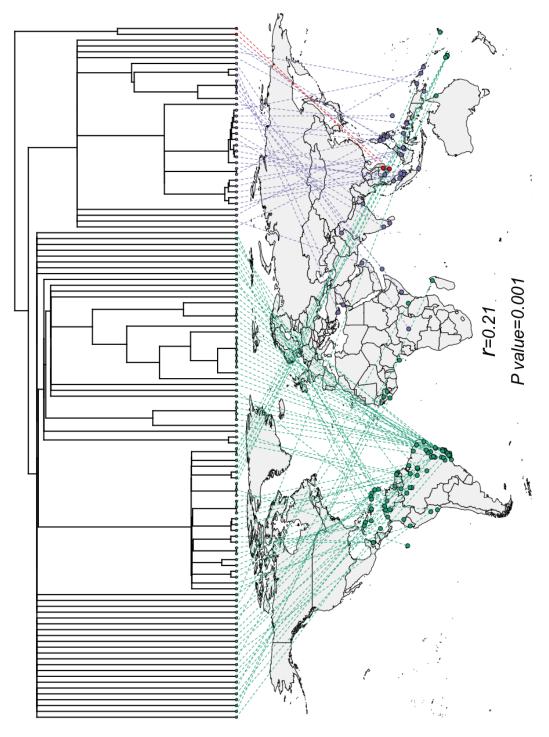
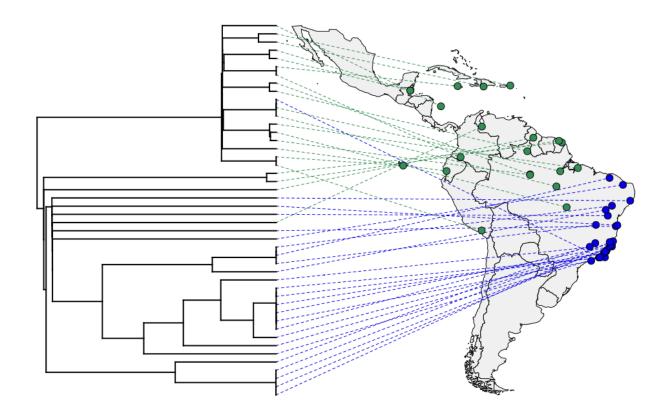


Figura 8:



REFERÊNCIAS

ADAMS, D. C.; CHURCH, J. O. AMPHIBIANS DO NOT FOLLOW BERGMANN'S RULE. **Evolution**, v. 62, n. 2, p. 413–420, fev. 2008.

ASHTON, K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 4, p. 708–716, abr. 2002a.

ASHTON, K. G. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. **Global Ecology and Biogeography**, v. 11, n. 6, p. 505–523, nov. 2002b.

ASHTON, K. G.; FELDMAN, C. R. BERGMANN'S RULE IN NONAVIAN REPTILES: TURTLES FOLLOW IT, LIZARDS AND SNAKES REVERSE IT. **Evolution**, v. 57, n. 5, p. 1151–1163, maio 2003.

ASHTON, K. G.; TRACY, M. C.; QUEIROZ, A. DE. Is Bergmann's Rule Valid for Mammals? **The American Naturalist**, v. 156, n. 4, p. 390–415, out. 2000.

BECK, J. et al. What's on the horizon for macroecology? **Ecography**, v. 35, n. 8, p. 673–683, 2012.

BEGUERÍA, S.; PUEYO, Y. A comparison of simultaneous autoregressive and generalized least squares models for dealing with spatial autocorrelation. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 3, p. 273–279, maio 2009.

BERGMANN, C. Ueber die verhaltnisse der warmeo konomie der thiere zu ihrer grosse. **Gottinger studien**, v. 3, p. 595–708, 1847.

BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J.; LODER, N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. BIODIVERSITY RESEARCH. **Diversity Distributions**, v. 5, n. 4, p. 165–174, jul. 1999.

BLACKBURN, T. M.; HAWKINS, B. A. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. **Ecography**, v. 27, n. 6, p. 715–724, dez. 2004.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. TESTING FOR PHYLOGENETIC SIGNAL IN COMPARATIVE DATA: BEHAVIORAL TRAITS ARE MORE LABILE. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, abr. 2003.

BROWN, J. H. Macroecology. Chicago: University of Chicago Press, 1995.

CALDER, W. A. **Size, function, and life history**. Cambridge, Mass: Harvard University Press, 1984.

CARDILLO, M. Body size and latitudinal gradients in regional diversity of New World birds: Body size and latitudinal diversity gradients. **Global Ecology and Biogeography**, v. 11, n. 1, p. 59–65, 20 fev. 2002.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, jul. 2009.

CHAPIN, K. J.; HEBETS, E. A. The behavioral ecology of amblypygids. **Journal of Arachnology**, v. 44, n. 1, p. 1–14, abr. 2016.

- CHOWN, S. L.; GASTON, K. J.; ROBINSON, D. Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. **Functional Ecology**, v. 18, n. 2, p. 159–167, abr. 2004.
- COOPER, N.; FRECKLETON, R. P.; JETZ, W. Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1716, p. 2384–2391, 7 ago. 2011.
- COOPER, N.; PURVIS, A. Body Size Evolution in Mammals: Complexity in Tempo and Mode. **The American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 727–738, jun. 2010.
- CRISP, M. D.; COOK, L. G. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? **New Phytologist**, v. 196, n. 3, p. 681–694, nov. 2012.
- CUSHMAN, J. H.; LAWTON, J. H.; MANLY, B. F. J. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. **Oecologia**, v. 95, n. 1, p. 30–37, mar. 1993.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Macroevolutionary dynamics in environmental space and the latitudinal diversity gradient in New World birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1606, p. 43–52, 7 jan. 2007.
- DUNLOP, J. A. An Upper Carboniferous amblypygid from the Writhlington Geological Nature Reserve. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 105, n. 4, p. 245–250, jan. 1994.
- DUNLOP, J. A.; MARTILL, D. M. The first whipspider (Arachnida: Amblypygi) and three new whipscorpions (Arachnida: Thelyphonida) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences**, v. 92, n. 3, p. 325–334, set. 2001.
- EBACH, M. C. The bioregionalisation revival. **Zootaxa**, v. 3635, n. 3, p. 269–274, 27 mar. 2013.
- EBACH, M. C.; PARENTI, L. R. The dichotomy of the modern bioregionalization revival. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 10, p. 1801–1808, out. 2015.
- EDGAR, B. A. How flies get their size: genetics meets physiology. **Nature Reviews Genetics**, v. 7, n. 12, p. 907–916, dez. 2006.
- ENTLING, W. et al. Body size-climate relationships of European spiders. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 3, p. 477–485, mar. 2010.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas: NEW CLIMATE SURFACES FOR GLOBAL LAND AREAS. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, out. 2017.
- GARVEY, J. E.; MARSCHALL, E. A. Understanding latitudinal trends in fish body size through models of optimal seasonal energy allocation. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 60, n. 8, p. 938–948, ago. 2003.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. Pattern and process in macroecology. Oxford,

- OX; Malden, MA, USA: Blackwell Science, 2000.
- GIBB, H. et al. Responses of foliage-living spider assemblage composition and traits to a climatic gradient in *Themeda* grasslands: Spider Traits and Climatic Gradients. **Austral Ecology**, v. 40, n. 3, p. 225–237, maio 2015.
- HARVEY, M. S.; HARVEY, M. S. Catalogue of the smaller arachnid orders of the world: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae. Collingwood, Vic: CSIRO Pub, 2003.
- HAWKINS, B. A.; LAWTON, J. H. Latitudinal gradients in butterfly body sizes: is there a general pattern? **Oecologia**, v. 102, n. 1, p. 31–36, abr. 1995.
- HAYES, J. P.; SCOTT SHONKWILER, J. Allometry, Antilog Transformations, and the Perils of Prediction on the Original Scale. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 79, n. 3, p. 665–674, maio 2006.
- HOISS, B.; KRAUSS, J.; STEFFAN-DEWENTER, I. Interactive effects of elevation, species richness and extreme climatic events on plant-pollinator networks. **Global Change Biology**, v. 21, n. 11, p. 4086–4097, nov. 2015.
- HOLT, B. G. et al. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. **Science**, v. 339, n. 6115, p. 74–78, 4 jan. 2013.
- JAMES, F. C. Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. **Ecology**, v. 51, n. 3, p. 365–390, maio 1970.
- JOKAT, W. et al. Timing and geometry of early Gondwana breakup. **Journal of Geophysical Research: Solid Earth**, v. 108, n. B9, 2003.
- KUBOTA, U. et al. Body size and host range co-determine the altitudinal distribution of Neotropical tephritid flies. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 5, p. 632–639, set. 2007.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, out. 2008.
- LYONS, S. K.; SMITH, F. A.; ERNEST, S. K. M. Macroecological patterns of mammals across taxonomic, spatial, and temporal scales. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 3, p. 1087–1104, 23 maio 2019.
- MAYR, E. Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. **Evolution**, v. 10, n. 1, p. 105, mar. 1956.
- MEIRI, S.; DAYAN, T. On the validity of Bergmann's rule: On the validity of Bergmann's rule. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 3, p. 331–351, 20 mar. 2003.
- MILLA, R. et al. Phylogenetic patterns and phenotypic profiles of the species of plants and mammals farmed for food. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 11, p. 1808–1817, nov. 2018.
- MILLIEN, V. et al. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. **Ecology Letters**, v. 9, n. 7, p. 853–869, jul. 2006.
- MITTELBACH, G. G. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology Letters**, v. 10, n. 4, p. 315–331, abr. 2007.

MIRANDA, G. S. Phylogeny and biogeography of Charinidae Quintero, 1986 based on morphological and molecular data. Natural History Museum of Denmark, Faculty of Science, University of Copenhagen, 2017.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, fev. 2000.

NIJHOUT, H. F. The control of body size in insects. **Developmental Biology**, v. 261, n. 1, p. 1–9, set. 2003.

OLALLA-TÁRRAGA, M. Á.; RODRÍGUEZ, M. Á. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 5, p. 606–617, set. 2007.

OLALLA-TARRAGA, M. A.; RODRIGUEZ, M. A.; HAWKINS, B. A. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 5, p. 781–793, maio 2006.

OLSON, V. A. et al. Global biogeography and ecology of body size in birds. **Ecology Letters**, v. 12, n. 3, p. 249–259, mar. 2009.

PALLARÉS, S. et al. An interspecific test of Bergmann's rule reveals inconsistent body size patterns across several lineages of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae): Bergmann's rule in water beetles. **Ecological Entomology**, v. 44, n. 2, p. 249–254, abr. 2019.

PETERS, R. H. **The ecological implications of body size**. Cambridge [Cambridgeshire]; New York: Cambridge University Press, 1983.

RENSCH, B. Bonner Zoologische Beitrage. v. 1, p. 58–69, 1950.

RUGGIERO, A.; HAWKINS, B. A. Mapping macroecology. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 5, p. 433–437, set. 2006.

SOUDZILOVSKAIA, N. A. et al. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 45, p. 18180–18184, 5 nov. 2013.

VIOLLE, C. et al. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13690–13696, 23 set. 2014.

WALTERS, R. J.; HASSALL, M. The Temperature-Size Rule in Ectotherms: May a General Explanation Exist after All? **The American Naturalist**, v. 167, n. 4, p. 510–523, abr. 2006.

WEIR, J. T.; SCHLUTER, D. The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals. **Science**, v. 315, n. 5818, p. 1574–1576, 16 mar. 2007.

WEYGOLDT, P. Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi)*. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 34, n. 4, p. 185–202, 27 abr. 2009.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 519–539, 2005.