



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

GABRIELLE CHRISTINA FIRMINO SOARES

**CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTOR DA DIVERSIDADE BETA
FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO GRADIENTE
LATITUDINAL**

MONOGRAFIA

RECIFE

2018

GABRIELLE CHRISTINA FIRMINO SOARES

**CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTORES DA DIVERSIDADE BETA
FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO GRADIENTE
LATITUDINAL**

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 Oliveira

Recife, 26 de fevereiro de 2018

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)

- S676c FIRMINO SOARES, GABRIELLE CHRISTINA
CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTOR DA DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL E
FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO GRADIENTE LATITUDINAL: Estudo exploratório / GABRIELLE
CHRISTINA FIRMINO SOARES. - 2018.
28 f. : il.
- Orientadora: Thiago Goncalves Souza.
Coorientadora: Gustavo Oliveira.
Inclui referências.
- Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Bacharelado em
Ciências Biológicas, Recife, 2020.
1. Tamanho corporal. 2. Temperatura. 3. Precipitação. 4. Estabilidade. I. Souza, Thiago Goncalves, orient. II.
Oliveira, Gustavo, coorient. III. Título

GABRIELLE CHRISTINA FIRMINO SOARES

**CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTORES DA DIVERSIDADE
BETA FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO
GRADIENTE LATITUDINAL**

Monografia submetida à apreciação da banca examinadora:

Titulares:

Dr. André Felipe de Araujo Lira
Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Juliana Ramos de Andrade
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Suplente:

Dra. Paula Gomes Braga
Universidade de Buenos Aires

RECIFE

2018

CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTORES DA DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO GRADIENTE LATITUDINAL

Em 1848 Bergman demonstrou que espécies que são próximas filogeneticamente possuem diferenças no tamanho corporal de acordo com o clima onde habitam. A espécie que vive em clima frio vai apresentar um tamanho corporal maior como reação a resistência ao frio e a espécie que vive em clima quente apresenta tamanho corporal menor. Este trabalho visa testar como as variações climáticas ao longo do gradiente latitudinal geram padrões na beta diversidade funcional e filogenética de aranhas sabendo-se que é importante entender o padrão de tamanho corporal gerado pela temperatura através do gradiente latitudinal. Também entender como o clima passado, representado por estimativas globais dos últimos 20,000 anos, afeta a distribuição atual de atributos das espécies ao longo do gradiente latitudinal, desta forma, compreender vários processos ocorrendo em diferentes escalas.

GABRIELLE CHRISTINA FIRMINO SOARES

THIAGO GONÇALVES SOUZA

GUSTAVO OLIVEIRA

RECIFE, 2018

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela força de vontade que me deu e por me fazer aguentar tudo o que eu já passei e seguir com um sonho de infância que era me tornar bióloga. A Universidade e conseqüentemente a população brasileira, o primeiro por me dar todo o material do qual eu precisava para crescer e o segundo por pagar meus estudos apesar de não necessariamente acreditar em mim. Agradeço aos meus tios por terem me dado um enorme suporte financeiro durante a minha vida inteira.

Agradeço a Richard, o pai do meu filho, por ter me aguentado nos momentos de ódio e TPM e até para tirar meus carrapatos depois de cada campo. A minha turma porque é a turma mais f**** que eu poderia ter me juntado, sem intrigas desnecessárias, todo mundo na amizade se ajudando.

Agradeço imensamente ao Diretório Acadêmico do meu curso, por além de ter sido basicamente um sonho para mim, ter sido também a voz e ouvidos da comunidade estudantil, por ter ensinado a muita gente que a universidade não é só ir assistir aula e ir para casa. Agradeço a todos os professores que me motivaram na vida, desde o meu ensino médio até a trajetória onde cheguei, com um especial para Thiago que além de professor também considero um grande amigo. Agradeço ao Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional por ter sido tudo e muito mais do que eu esperava de um laboratório, onde fiz amigos, tive uma visão melhor sobre a academia e sobre aquilo que eu já gostava que era a Biologia. Agradeço ao Programa de Educação Tutorial por ter me ensinado tudo o que eu preciso para vida dentro e fora da academia, por ter sido uma experiência única e por dar grandes oportunidades aos estudantes do curso.

Agradeço ao meu filho por ter me dado mais coragem para viver a vida.

SUMÁRIO

1. RESUMO	8
2. ABSTRACT	9
3. INTRODUÇÃO	10
4. MÉTODOS	12
5. RESULTADOS	16
6. DISCUSSÃO	17
7. CONCLUSÃO	19
8. LISTA DE FIGURAS E LEGENDAS	19
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24

**CLIMA ATUAL E PASSADO COMO CONDUTORES DA DIVERSIDADE
BETA FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ARANHAS AO LONGO DO
GRADIENTE LATITUDINAL**

Gabrielle C. F. Soares¹, Gustavo R. Oliveira² & Thiago Gonçalves-Souza^{1*}

1. Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional (ECOFFUN), Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brazil.

2. Laboratório de Paleontologia de Vertebrados (LAPASE), Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

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

Revista alvo: Journal of Tropical Ecology

RESUMO

Gradientes climáticos podem afetar a distribuição espacial e temporal, bem como a diferenciação morfológica dos organismos. A teoria prevê que espécies próximas filogeneticamente possuem maior tamanho corporal em regiões mais frias pela necessidade de armazenamento de calor; esta explicação tem sido atribuída à regra de Bergmann. Porém, a aplicabilidade desta regra para artrópodes é ainda um desafio. Nosso trabalho teve como finalidade testar se a variação espacial (ao longo de 2,000 km gradiente latitudinal) e temporal (ao longo de 120,000 anos) do clima afetam a diversidade filogenética e funcional de aranhas. Utilizamos dados da literatura (Gonçalves-Souza et al. 2014) que foram coletados em áreas de Restinga desde o sul da Bahia até Santa Catarina numa extensão de 12°34'10" a 27°37'9" de latitude. Os atributos funcionais obtidos foram: altura, comprimento e largura do prossoma e o comprimento do opistossoma. A árvore filogenética foi construída a partir de topologias em nível de família e gênero. Para testar o efeito do clima recente e passado na diversidade funcional e filogenética, utilizamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) combinada com uma Análise de Redundância Baseada em Distância (dbRDA) com o clima sendo a variável independente. Nossos resultados demonstraram que aranhas próximas filogeneticamente não compartilham atributos morfológicos semelhantes (i.e., baixo sinal filogenético). Além disso, encontramos que a estabilidade favorece a ocorrência de aranhas menores. A temperatura máxima do mês mais quente do passado, foi a variável que mais explicou as variações da diversidade funcional e filogenética das aranhas. As variáveis que indicam valores extremos de temperatura e a precipitação anual, tanto do clima recente como do passado foram as que afetaram mais fortemente o tamanho corporal. Desta forma, podemos afirmar que a sazonalidade e extremos climáticos estão ditando a variação do tamanho corporal e que isso reflete também nas relações de parentesco das aranhas. Tendo em vista as variações climáticas globais esperadas para os próximos 50 anos, nossos resultados podem ajudar a entender possíveis padrões futuros de distribuição espacial de artrópodes.

ABSTRACT

Climatic gradients can affect spatial and temporal distribution, as well as the morphological differentiation of organisms. The theory predicts that phylogenetically close species have larger body sizes in colder regions because of the need for heat storage; this explanation has been attributed to Bergmann's rule. However, the applicability of this rule to arthropods is still a challenge. Our objective was to test whether the spatial (over 2,000 km latitudinal gradient) and temporal (over 120,000 years) climate variability affect the phylogenetic and functional diversity of spiders. We used data from the literature (Gonçalves-Souza et al., 2014) that were collected in Restinga areas from southern Bahia to Santa Catarina in an extension of 12 ° 34'10 'at 27 ° 37'9' latitude. The functional attributes obtained were: height, length and width of the prosoma and the length of the opisthosoma. The phylogenetic tree was constructed from topologies at family and gender level. To test the effect of recent and past climate on functional and phylogenetic diversity, we used a Principal Coordinate Analysis (PCoA) combined with a Distance Based Redundancy Analysis (dbRDA) with the climate being the independent variable. Our results demonstrated that phylogenetically close spiders do not share similar morphological attributes (i.e., low phylogenetic signal). In addition, we found that stability favors the occurrence of smaller spiders. The maximum temperature of the hottest month of the past was the variable that most explained the variations of the functional and phylogenetic diversity of the spiders. The variables that indicate extreme temperature values and the annual precipitation of both the recent climate and the past were those that affected the body size most strongly. In this way, we can affirm that the seasonality and climatic extremes are dictating the variation of the body size and that this also reflects in the kinship relations of the spiders. Given the global climatic variations expected over the next 50 years, our results may help to understand possible future patterns of spatial distribution of arthropods.

INTRODUÇÃO

Gradientes ambientais afetam a distribuição espacial de espécies por que causam mudanças em determinados atributos funcionais via seleção natural. Um exemplo clássico é a variação climática ao longo do gradiente latitudinal, que influencia as taxas de diferenciação das espécies (resultando no aumento do número espécies em direção ao equador) e gera uma distribuição não-aleatória de atributos funcionais (ALLEN et al., 2006; JABLONSKI; ROY; VALENTINE, 2006). Tem sido demonstrado que o tamanho corporal de animais homeotérmicos próximos filogeneticamente aumenta em direção aos polos, uma vez que indivíduos maiores retêm mais calor corporal em climas frios; este padrão é conhecido como regra de Bergmann (FIELD et al., 2009). Porém, as evidências demonstrando que os organismos são maiores em climas frios são contestáveis até mesmo dentro de endotérmicos (MEIRI, 2011), o que pode ser ainda menos generalizável para outros organismos, como ectotérmicos (BLANCKENHORN; DEMONT, 2004).

Para ectotérmicos, o modelo de Von Bertalanffy-Perrin (ANGILLETTA; DUNHAM, 2003) sugere que adultos atingem tamanho corporal menor em regiões quentes pelo fato de se desenvolverem mais rápido (SIBLY; ATKINSON, 1994). Esse modelo foi aplicado para abelhas que apresentaram o mesmo padrão de Bergman sendo maiores em climas mais frios (CLASSEN et al., 2017). Porém, mesmo as propostas mais recentes que foram aplicadas para ectotérmicos têm sido refutadas para insetos (SHELOMI, 2012), peixes, moluscos e artrópodes (e.g. ANGILLETTA; DUNHAM, 2003). Apesar disso, as evidências teóricas indicam como a relação entre metabolismo e energia é determinante na resposta corporal a variações climáticas. Foi demonstrado experimentalmente que altas temperaturas além de aumentar o metabolismo de *Drosophila* possui relação com a disponibilidade de oxigênio influenciando o tamanho corporal (FRAZIER et al., 2001; VIJENDRAVARMA; NARASIMHA; KAWECKI, 2011). Frazier et al. (2001) mostraram que em altas temperaturas o oxigênio modificava a taxa de crescimento e tamanho corporal. Desse modo, é possível que o padrão esperado pela regra de Bergmann seja extrapolado para artrópodes. Classen et al 2016, por

exemplo, também demonstraram que abelhas têm tamanho corporal menor em ambientes com baixa energia (regiões de maior altitude).

Entling et al. (2010), por sua vez, compilou estudos que demonstraram os mecanismos fisiológicos em ectotérmicos que respondem a mudanças na temperatura e formalizou a ocorrência de dois padrões distintos de variação no tamanho corporal. Por um lado, a resistência à fome (que aumenta com o tamanho corporal) e a maturação acelerada (que gera adultos menores em temperatura elevadas) contribuem para uma relação negativa entre temperatura e tamanho corporal. Por outro lado, a predação e a competição, podem ser mais intensas em ambientes mais quentes e assim podem gerar adultos maiores em latitudes menores (ENTLING et al., 2010). Além disso, a taxa metabólica geralmente aumenta com a temperatura e contribuiria para originar um grande inverso em ectotérmicos (revisado em ENTLING et al., 2007; veja também BLACKBURN et al., 1999).

Ainda mais importante, as relações entre tamanho e clima são geralmente comparadas com medidas recentes de clima. Desse modo, respostas adaptativas em longo prazo podem não ser detectadas. Desde o surgimento das aranhas, no Paleozóico, mudanças no clima com glaciações, períodos de estiagens e aquecimento tiveram forte efeito na estabilidade do meio, principalmente quando apontamos regiões costeiras (LÓPEZ-GAMUNDI; LIMARINO; CESARI, 1992). Portanto temos um meio instável influenciando o refúgio de espécies e seus atributos funcionais (CARNAVAL; MORITZ, 2008). Por exemplo, em regiões de alta sazonalidade onde há um período grande de exposição ao frio pode-se observar mais de um ciclo de vida por ano, em alguns grupos de aranhas (THOMAS; FORCHHAMMER, 2016). Além disso, a morte em massa de indivíduos maiores facilita a reprodução dos menores sobreviventes que possuem maturação sexual, o que, conseqüentemente, diminui o tamanho dos descendentes quando adultos (CLASSEN et al., 2017). Assim, mudanças climáticas extremas, como glaciações e aquecimentos, ou até mesmo variações temporais e ambientes heterogêneos foram motivadoras para a plasticidade adaptativa dos indivíduos ao longo da árvore filogenética (SIBLY; ATKINSON, 1994).

A diversidade beta funcional se mostra uma potencial ferramenta para compreendermos como o clima afeta a distribuição de atributos funcionais de

espécies de aranhas em um gradiente latitudinal (CARDOSO et al., 2014). Nós utilizamos dados sobre as variações extremas e sazonalidade climática (temperatura e precipitação). A divergência funcional entre localidades irá nos indicar de que forma os atributos estão relacionados com as diferenças na temperatura. A beta diversidade filogenética também será utilizada por apresentar informações sobre de que forma essas adaptações ocorreram e foram conservadas através do espaço e do tempo (GRAHAM; FINE, 2008).

O presente estudo foi desenvolvido em ~2,000 km da região costeira em região de Mata Atlântica com a vegetação de restinga (GONÇALVES-SOUZA; ROMERO; COTTENIE, 2014). Esta vegetação se estende por mais de 4000 km na costa brasileira (WAECHTER 1985; ARAÚJO, 1992) e representa os bancos de areia costeiros formados pelas deposições do Quaternário tendo surgido no Pleistoceno (ARAÚJO 2000; SCHERER; MARASCHIN-SILVA; BAPTISTA, 2005; SILVA et al., 2014). Este trabalho visa testar como as variações climáticas ao longo do gradiente latitudinal afetam a diversidade beta funcional e filogenética de aranhas. Além disso, entender a conexão do clima passado e a distribuição de atributos das espécies ao longo do gradiente latitudinal. Testaremos a seguintes predições: (1) O padrão de tamanho corporal segue a regra de Bergmann, ou seja, regiões mais quentes, estáveis e com maior precipitação vão possuir aranhas com menor tamanho corporal, (2) locais com clima mais semelhante possuem um agrupamento de espécies com características funcionais semelhantes, (3) dentro de uma mesma localidade, espécies próximas filogeneticamente são mais diferentes morfológicamente do que esperado ao acaso

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

As aranhas foram coletadas ao longo da costa brasileiro desde o sul da Bahia até Santa Catarina numa extensão de 12°34'10' to 27°37'9' de latitude. Foram selecionadas 12 áreas de restinga ao longo de 2,040 km na costa brasileira. Além disso, foram definidas cinco espécies de plantas tendo com base o tamanho do dossel (com excessão de bromélias) e características morfológicas das folhas (GONÇALVES-SOUZA et al., 2015; GONÇALVES-SOUZA; ROMERO; COTTENIE, 2014).

DADOS CLIMÁTICOS

Nós utilizamos dados de clima passado (PBio) e clima atual (Bio). Os dados de clima passado foram capturados no banco de dados do Hadley Center com intervalos de 4000 anos e representam estimativas climáticas dos últimos 120,000 anos (FUCHS et al., 2013). Os dados de clima recente foram considerados através de uma interpolação de 1960 a 1990 com 1 km² de resolução (FICK; HIJMANS, 2017). Para caracterizar as variações extremas de temperatura, nós usamos inicialmente 11 variáveis climáticas relacionadas com temperaturas médias, precipitação e sazonalidade: (1) Temperatura média anual, (2) Média diurna (temperatura máxima e mínima), (3) Isotermalidade (média do alcance de temperatura diurna e anual), (4) Sazonalidade da temperatura, (5) Temperatura máxima do mês mais quente, (6) Temperatura mínima do mês mais frio, (7) Alcance da temperatura anual, (8) Precipitação anual, (9) Precipitação do mês mais úmido, (10) Precipitação do mês mais seco e (11) sazonalidade da precipitação. As variáveis 1, 3 e 8 representam tendências anuais recentes, a 2, 3, 4, 7 e 11 representam a sazonalidade do clima atual, enquanto que a 5, 6, 9 e 10 são referentes a fatores ambientais extremos (FICK; HIJMANS, 2017).

Em cada ponto foram extraídos 8 dados macroclimáticos tanto recentes como passado. As variáveis relativas a umidade, foram baseadas em taxas precipitação (8, 9 e 10), as relativas a estabilidade foram baseadas em sazonalidade, pois indicam variação (4 e 11), ou seja, quanto maior a sazonalidade maior a instabilidade. As outras variáveis são relativas a médias de temperatura.

ARANHAS COLETADAS

Aranhas foram coletadas em ramos de 5 tipos diferentes de arquitetura de plantas (que pertenciam a diferentes famílias, tais como Myrtaceae, Lauraceae, Sapotaceae, and Melastomataceae: veja GONÇALVES-SOUZA ET AL., 2014) entre os meses de Setembro e Novembro de 2009 e entre Junho e Agosto de 2010. Foram obtidas todas as permissões necessárias para coleta das aranhas (fornecido pelo “Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade/ICMBio-

SISBIO'') e elas foram depositadas na coleção de aracnídeos da Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais (curador A.J. Santos). Após a coleta as aranhas foram identificadas no menor nível taxonômico possível (GONÇALVES-SOUZA et al., 2014).

Para coleta nós usamos bolsas de plástico transparentes de 100 L para amostrar de quatro a dez ramos (dependendo do tamanho do ramo teve que ser cortado). As bolsas foram balançadas 20 vezes para as aranhas caírem dos ramos e, em seguida, os ramos foram batidos em um tecido branco para que as aranhas coletadas fossem visualizadas. Todas as aranhas encontradas a olho nu na superfície dos ramos foram capturadas e conservadas em álcool 70% (GONÇALVES-SOUZA; ROMERO; COTTENIE, 2014). Em Bromeliaceae nós encontramos artrópodes em todas as superfícies, assim concluímos a coleta em cada bromélia quando não encontramos mais nenhuma aranha depois de um minuto (GONÇALVES-SOUZA; ROMERO; COTTENIE, 2014).

SELEÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Tamanho corporal

As características morfológicas das aranhas foram mensuradas no microscópio a partir da altura, comprimento e largura do prossoma e comprimento do opistossoma (mm) (GONÇALVES-SOUZA; ROMERO; COTTENIE, 2014).

CONSTRUÇÃO DA ÁRVORE FILOGENÉTICA

A análise da diversidade filogenética foi baseada em uma árvore composta para a filogenia geral das aranhas (CODDINGTON; LEVI, 1991), juntamente com outras filogenias tais como Griswold et al. (1998) (GRISWOLD et al., 1999), Maddison et al. (2008) (MADDISON; BODNER; NEEDHAM, 2008), Bodner and Maddison (2012) (BODNER; MADDISON, 2012), Dimitrov et al. (2012) (DIMITROV; ASTRIN; HUBER, 2012), Bayer and Schönhofner (2013) (BAYER; SCHÖNHOFER, 2013). Nós também usamos filogenia molecular e morfológica a nível de família: Scharff and Coddington (1997) (SCHARFF; CODDINGTON, 1997), Hedin and Maddison (2001) (HEDIN; MADDISON, 2001), Agnarsson

(2004) (AGNARSSON, 2004), Álvarez-Padilla et al. (2009) (ALVAREZ-PADILLA et al., 2009), Arnedo et al. (2009) (ARNEDO; HORMIGA; SCHARFF, 2009), and Hormiga (1994) (HORMIGA, 1994).

ANÁLISE DE DADOS

Para testar a influência do clima no tamanho corporal é fundamental entender a evolução dessa característica ao longo da filogenia. Nós testamos o sinal filogenético (K de Blomberg) para entender se espécies com parentesco em comum possuem maior semelhança nos atributos morfológicos.

Para testar se as variáveis climáticas afetam a diversidade filogenética, dividimos as análises em duas categorias: análise de Coordenadas Principais de Estruturas Funcionais (PCFS) e análise de Coordenadas Principais de Estruturas Filogenéticas (PCPS). Esta análise utiliza distância filogenética (ou funcional) combinada com Análises de Coordenadas Principais (PCoA) para produzir escores que representam a estrutura filogenética e funcional. A estrutura filogenética (ou funcional; representada pelas escores da PCoA) foi utilizada para gerar uma matriz de distância euclidiana entre as parcelas. As matrizes de distância filogenética (e funcional) foram utilizadas como variáveis dependentes em uma Análise de Redundância baseada em distância (dbRDA) para compreender como o clima afeta a estrutura filogenética e funcional de aranhas (DUARTE et al., 2016).

Para testar qual das variáveis climáticas foi a mais explicativa quanto a distribuição do tamanho corporal ao longo do gradiente latitudinal, fizemos uma regressão múltipla, cuja varável dependente foi o tamanho corporal médio das espécies da localidade e as variáveis independentes as variáveis climáticas supracitadas. Foi feito um teste de correlação com as variáveis independentes anteriormente para eliminar as que estavam correlacionadas ($r > 0.65$).

RESULTADOS

Demonstramos que a variação do clima (precipitação e temperatura) afeta a diversidade filogenética e funcional de aranhas. Os scores do PCPS e PCFS diferiram de acordo com as variáveis climáticas demonstrando que as mudanças de tamanho corporal e as diferenças filogenéticas dos organismos entre as parcelas foram afetadas pelo clima (Tabela 1). A variável de precipitação anual foi a mais relevante para a diferenciação funcional e filogenética. A menor temperatura do mês mais frio recente e passado foram relevantes para as diferenças funcional de tamanho corporal. Por sua vez, a temperatura máxima do mês mais quente, a menor temperatura do mês mais frio e a temperatura máxima do mês mais quente do passado foram relevantes para as diferenças filogenéticas de tamanho corporal entre parcelas.

Encontramos baixo sinal filogenético para o tamanho corporal ($K = 0.078$ e $P = 0.001$). Isso indica que espécies mais aparentadas não necessariamente apresentam tamanho corporal parecido (Figura 2), indicando alta plasticidade das espécies próximas filogeneticamente. O tamanho corporal entre espécies aparentadas é menos semelhante do que o previsto pelo modelo Browniano para a evolução onde as modificações de características acontecem de forma aleatória, não seguindo, portanto, uma definição filogenética prévia.

Quando selecionamos dados climáticos do Quaternário com intervalos de 4000 anos, as variáveis macroclimáticas se mostraram correlacionadas, desta forma, retiramos as que apresentavam maior correlação restando: Temperatura média anual, Precipitação anual, Sazonalidade da precipitação, e Sazonalidade da temperatura. Destas apenas a Bio 4, que indica sazonalidade (uma medida de estabilidade), foi explicativa ($P = 0.002$). Ao passo que diminuimos a latitude (localidades próximas ao equador), observamos maior estabilidade climática e, conseqüentemente, maior tamanho corporal de aranhas (Fig. 1). Porém, este resultado não foi linearmente negativo, o que pode ser visto pelo aumento do tamanho corporal também em latitudes maiores. Ao contrário do esperado, aranhas menores ocorrem em latitudes intermediárias (Fig. 3).

Em um gradiente latitudinal, portanto, tivemos a presença de espécimes maiores em latitudes extremas. Em baixas latitudes (mais estável), entretanto, tivemos aranhas

maiores que em altas latitudes. Nas regiões intermediárias existe diminuição ainda maior do tamanho corporal atribuindo ao gráfico um padrão de parábola com concavidade voltada para cima. A figura 4 ilustra no eixo da abcissa a variação no tamanho corporal, enquanto que a ordenada demonstra a frequência de espécimes encontradas, os gráficos estão distribuídos verticalmente das menores latitudes (próximos a linha do equador) para as maiores latitudes (norte → sul).

DISCUSSÃO

Ao contrário do que pensávamos o tamanho corporal das aranhas não seguiu o padrão previsto pela regra de Bergmann, uma vez que foi maior nos extremos latitudinais, enquanto aranhas menores foram mais comuns em latitudes intermediárias. Encontramos que as regiões localizadas em menores latitudes (Bahia, por exemplo) se mostraram mais estáveis, ou seja, menor sazonalidade ao longo do ano, e possuíram uma média climática mais quente ao longo dos anos. Em contrapartida as regiões localizadas mais ao sul foram mais instáveis e tiveram média climática mais baixa. O tamanho corporal, que demonstramos ser influenciado pela sazonalidade, respondeu da mesma forma nos extremos latitudinais com uma média de tamanho maior que nas localidades intermediárias (e.g., sudeste do Brasil). O parentesco filogenético não explicou as variações de tamanho corporal, ou seja, uma espécie não vai apresentar o tamanho corporal maior ou menor de acordo com seu ancestral na filogenia ou por semelhança filogenética, o nosso teste demonstrou exatamente que quanto mais próximos filogeneticamente as espécies, mais diferentes elas serão quanto ao tamanho corporal.

Outros trabalhos como o de Entling et al (2010) e Remmert (1981) encontraram um padrão contrário ao esperado pela regra de Bergmann, mas semelhante ao nosso, resultando em aranhas maiores habitando ambientes mais quentes, secos e no presente trabalho mais estáveis. Os mecanismos que eles utilizam para justificar o resultado estão principalmente atrelados a resistência que animais de tamanho corporal maior tem de perder menos água do que animais de tamanho corporal menor em ambientes secos. Portanto, em regiões mais secas e mais quentes (ENTLING et al., 2010), espécies com tamanho corporal maior estariam sendo favorecidas já que a área da superfície corporal seria menor em

indivíduos com maior volume, evitando, desta forma, a perda de água do organismo. A precipitação foi explicativa para as variações filogenéticas de tamanho corporal entre as parcelas indicando que o clima é um dos fatores que corroboram para a distribuição desse atributo ao longo do gradiente latitudinal.

Estudos investigando a relação entre tamanho corporal de artrópodes em gradientes climáticos de escala regional ou global têm sido cada vez mais comuns (SHERIDAN; BICKFORD, 2011). Porém, os resultados recentes demonstram que padrões gerais em artrópode representam ainda um grande desafio. Outros autores trazem a preocupação com as mudanças climáticas dos últimos anos e sua influência nas taxas metabólicas dos organismos que resultam nas mudanças de tamanho corporal, entretanto outros tópicos também entram em questão como a nutrição dos organismos em áreas de perda de habitat e fragmentação das matas (GARDNER et al., 2011). Ou seja, a instabilidade climática atual acelerada pela ação humana poderá no futuro estar ditando as variações de tamanho de corpo dos organismos.

Diniz-filho et al 2009 mostram a influência das mudanças climáticas na variação de tamanho corporal de mamíferos carnívoros em locais que passaram por glaciações ao longo do tempo. Assim como o nosso trabalho que demonstrou a variação beta funcional respondendo a temperaturas antigas mais frias e a precipitação recente. Também é demonstrado que existe influência humana explicando o componente filogenético do tamanho corporal em regiões que passaram por maiores processos adaptativos podendo ter gerado novos padrões de tamanho corporal (DINIZ-FILHO et al., 2009). Nosso trabalho também encontrou uma relação entre as diferenças filogenéticas entre os locais e as variações climáticas recentes.

CONCLUSÃO

Nosso estudo identificou um padrão na distribuição do tamanho corporal tendo como condutor as variações climáticas ao longo do tempo e da latitude. A variação mais explicativa foi a de sazonalidade que apresentou ser menor em regiões próximas a linha do equador e maior próximo ao trópico de capricórnio, essas foram regiões em que as aranhas apresentaram maior tamanho corporal ao contrário de regiões intermediárias, contradizendo a regra de Bergman. Portanto a regra além de não ser generalizável é excludente quanto aos organismos ectotermicos que ainda precisam de muito estudo para compreender todos os condutores desse atributo.

FIGURAS E LEGENDAS

Figura 1. Tamanho corporal oscilando com as mudanças de latitude. Em regiões intermediárias observamos um tamanho corporal menor quando comparado aos extremos mesmo tratando de valores extremos (estatísticas apresentadas no texto).

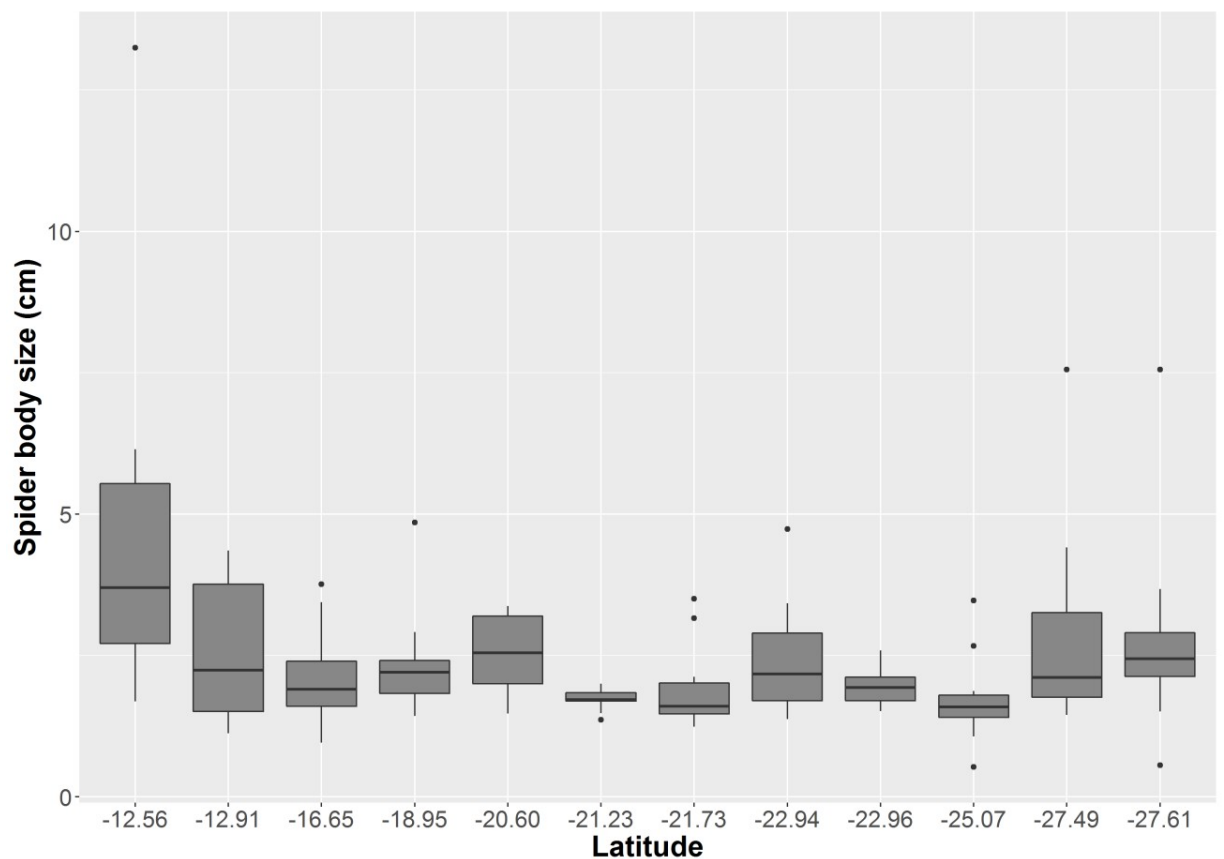


Figura 2. “Traitgram” demonstrando a alta plasticidade e ausência de sinal filogenético do tamanho corporal entre as famílias de aranhas. No eixo Y podemos observar a variação do tamanho corporal entre as espécies ao longo do tempo (eixo X). As espécies mais aparentadas apresentaram maiores diferenças quanto ao tamanho corporal.

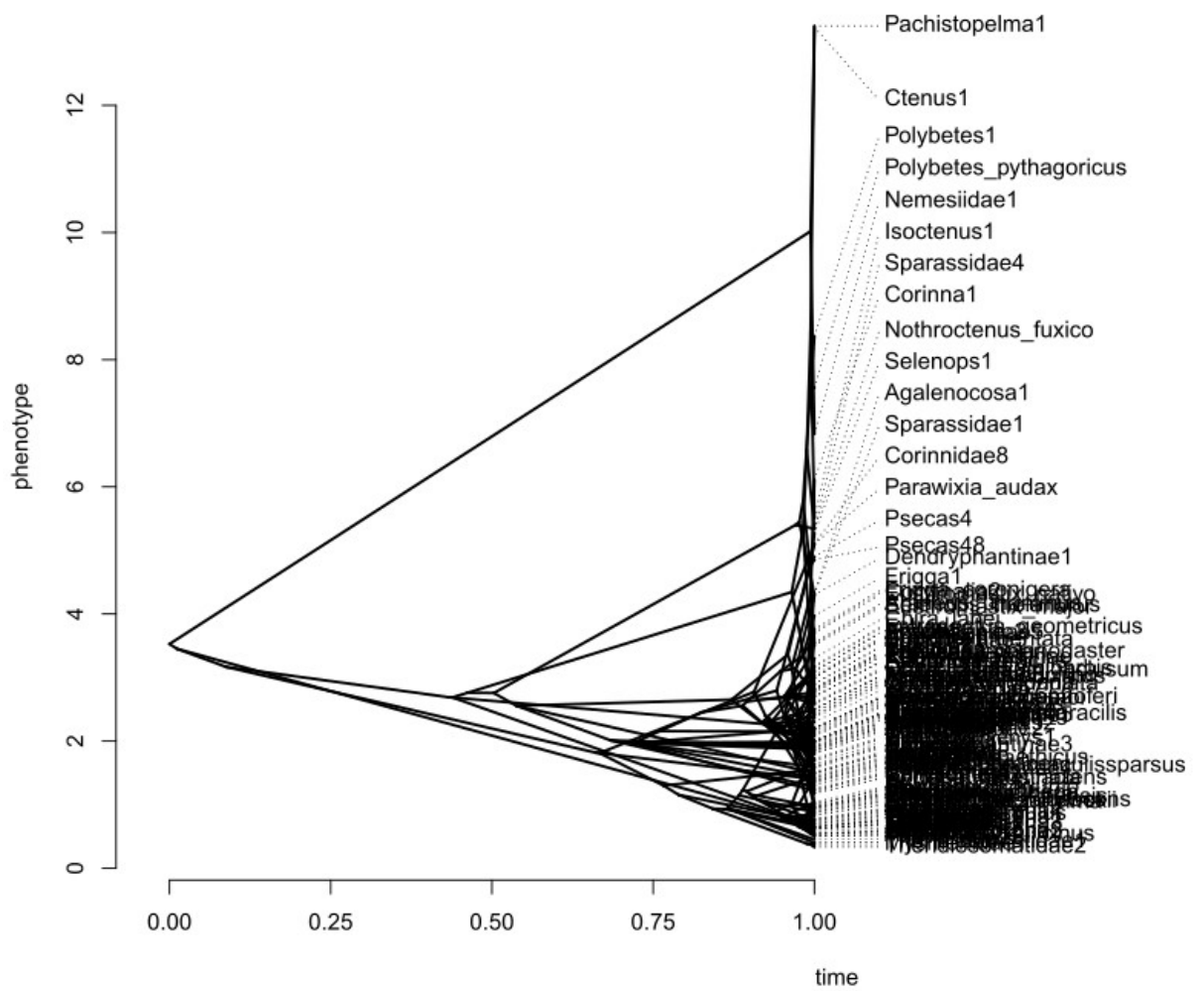


Figura 3. Gráfico de densidades demonstrando a distribuição de tamanhos corporais de aranhas em diferentes latitudes. O eixo X (abscissa) indica o tamanho corporal em centímetros e o eixo Y (ordenada) a densidade de indivíduos com aquele tamanho. Os valores de frequência foram padronizados entre 0 e 1 para facilitar a comparação. Podemos observar que as aranhas localizadas na latitude -12.65 apresentam maior tamanho corporal que as demais.

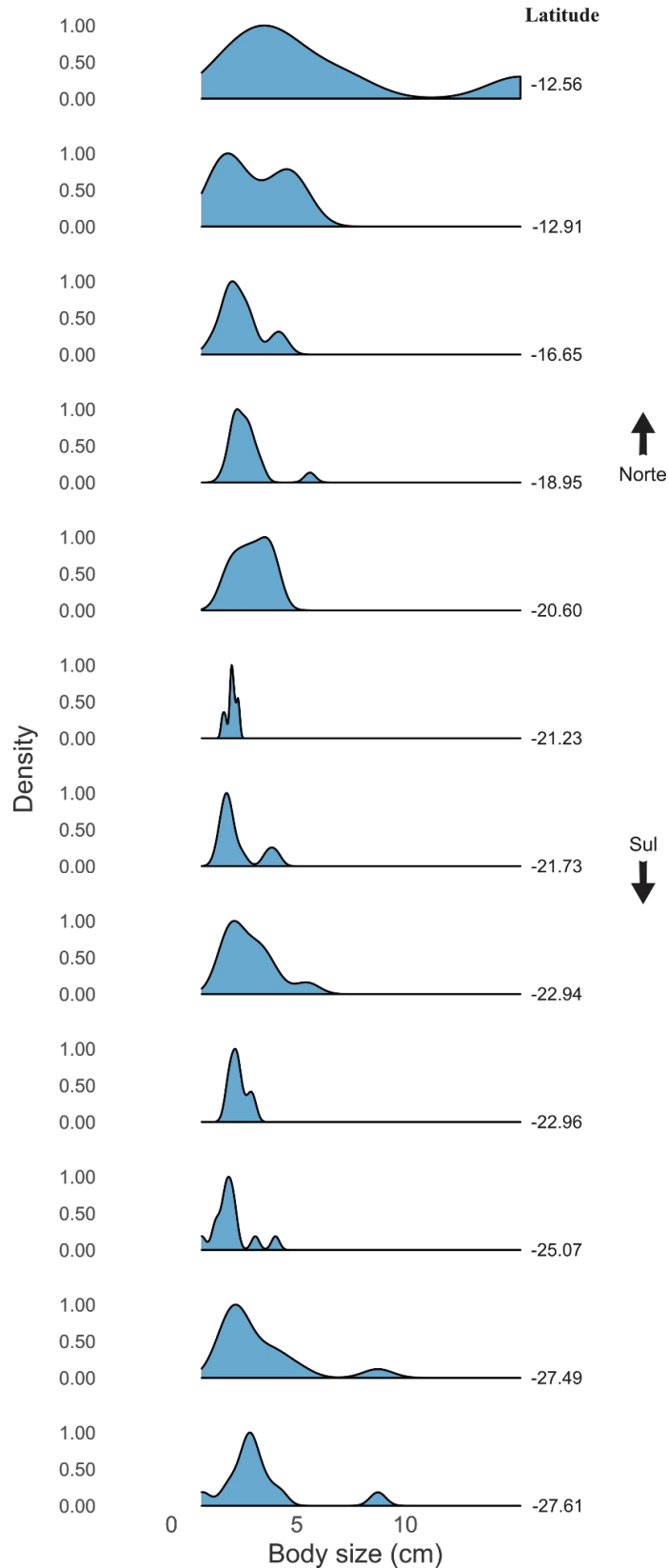


Figura 4. Tamanho corporal oscilando com as mudanças de latitude. Em regiões intermediárias observamos um tamanho corporal menor quando comparado aos extremos mesmo tratando de valores extremos (estatísticas apresentadas no texto).

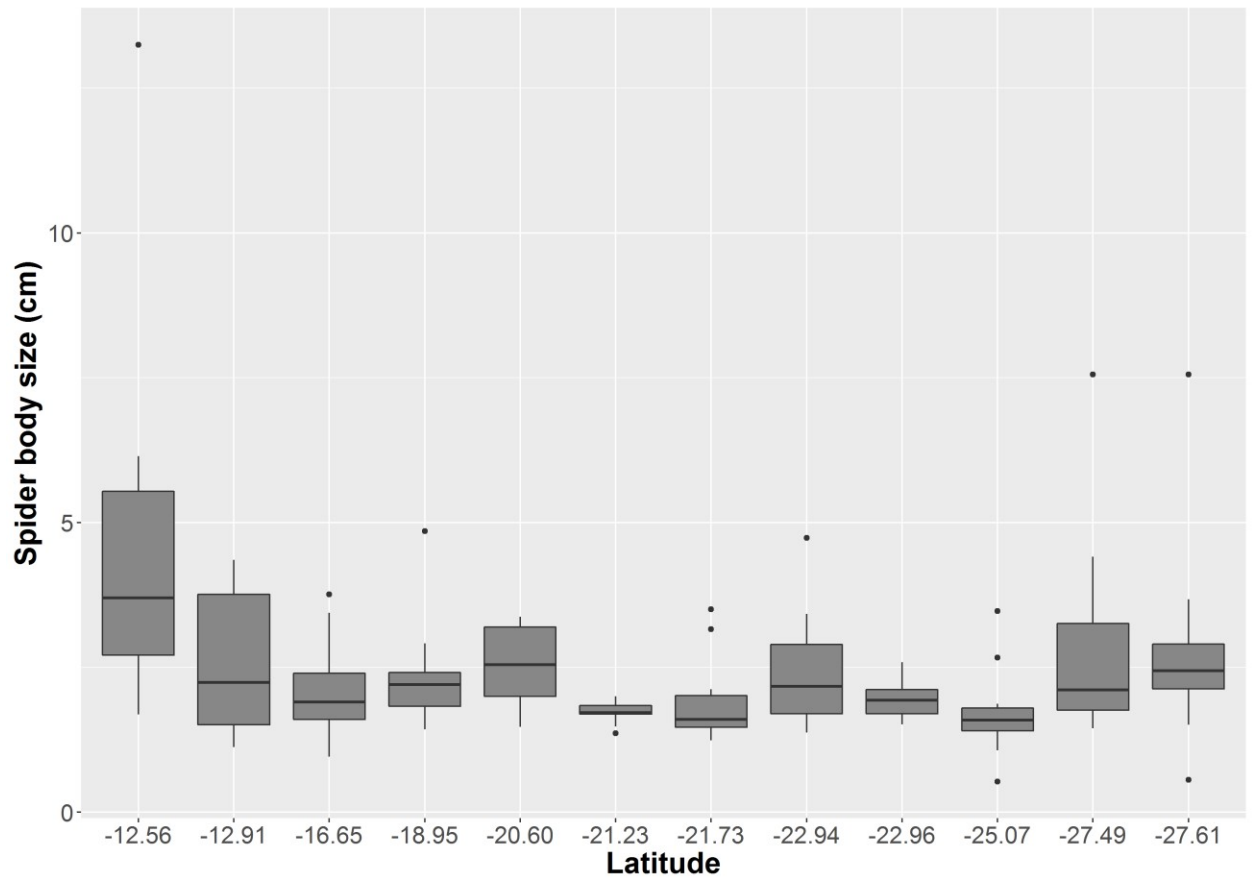


Tabela 1 – Resultados da análise dbrDA comparando o efeito do clima recente (Bio 5, Bio 6, e Bio 12) e passado (PBio 5, PBio 6 e PBio 12) na diversidade beta funcional (PCFS) e filogenética (PCPS).

Variável Climática		Diversidade beta funcional (PCFS)		Diversidade beta filogenética (PCPS)	
		F	P	F	P
Bio 5	Temperatura máxima do mês mais quente	1.2281	0.291	2.9630	0.042
Bio 6	Menor temperatura do mês mais frio	2.5343	0.062	6.4757	0.003
Bio 12	Precipitação anual	4.4492	0.008	8.8745	0.001
PBio 5	Temperatura máxima do mês mais quente do passado	1.6305	0.196	7.5849	0.001
PBio 6	Menor temperatura do mês mais frio do passado	3.2827	0.033	1.7025	0.173

REFERÊNCIAS

- AGNARSSON, I. Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae , Araneoidea , Theridiidae). p. 447–626, 2004.
- ALLEN, A. P. et al. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 24, p. 9130–5, 13 jun. 2006.
- ALVAREZ-PADILLA, F. et al. Phylogenetic relationships of the spider family Tetragnathidae (Araneae , Araneoidea) based on morphological and DNA. v. 25, p. 109–146, 2009.
- ANGILLETTA, M. J.; DUNHAM, A. E. The temperature-size rule in ectotherms: Simple evolutionary explanations may not be general. **American Naturalist**, v. 162, n. 3, p. 332–342, 2003.
- ARAÚJO, D. S. D. **Vegetation Types of Sandy Coastal Plains of Tropical Brazil: A First Approximation**. [s.l.] ACADEMIC PRESS, INC., 1992.
- ARAÚJO, D.S.D. **Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado de Rio de Janeiro**. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.
- ARNEDO, M. A.; HORMIGA, G.; SCHARFF, N. Higher-level phylogenetics of linyphiid spiders (Araneae, Linyphiidae) based on morphological and molecular evidence. v. 25, p. 231–262, 2009.
- BAYER, S.; SCHÖNHOFER, A. L. Phylogenetic relationships of the spider family Psecridae inferred from molecular data , with comments on the Lycosoidea (Arachnida : Araneae). n. 1900, p. 53–80, 2013.
- BLACKBURN, T. I. M. M. et al. Geographic gradients in body size : a clarification of Bergmann ’ s rule. p. 165–174, 1999.
- BLANCKENHORN, W. U.; DEMONT, M. Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? **Integrative and comparative biology**, v. 44, n. 6, p. 413–424, 2004.
- BODNER, M. R.; MADDISON, W. P. Molecular Phylogenetics and Evolution The

biogeography and age of salticid spider radiations (Araneae : Salticidae).
Molecular Phylogenetics and Evolution, v. 65, n. 1, p. 213–240, 2012.

CARDOSO, P. et al. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 4, p. 749–761, 2014.

CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. p. 1187–1201, 2008.

CLASSEN, A. et al. Integrating intraspecific variation in community ecology unifies theories on body size shifts along climatic gradients. **Functional Ecology**, v. 31, n. 3, p. 768–777, 2017.

CODDINGTON, J. A.; LEVI, H. W. Systematics and evolution of * spiders (araneae). 1991.

DIMITROV, D.; ASTRIN, J. J.; HUBER, B. A. Pholcid spider molecular systematics revisited, with new insights into the biogeography and the evolution of the group. v. 1, p. 1–15, 2012.

DINIZ-FILHO, A. F. et al. Climate history , human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia : Eutheria) at multiple evolutionary scales. p. 2222–2236, 2009.

DUARTE, L. D. S. et al. Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 8, p. 937–946, 2016.

ENTLING, W. et al. Niche properties of Central European spiders : shading , moisture and the evolution of the habitat niche. p. 440–448, 2007.

ENTLING, W. et al. Body size – climate relationships of European spiders. p. 477–485, 2010.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

FIELD, R. et al. Spatial species-richness gradients across scales : a meta-analysis.

p. 132–147, 2009.

FRAZIER, M. R. et al. Interactive Effects of Rearing Temperature and Oxygen on the Development of *Drosophila melanogaster*. 2001.

FUCHS, J. et al. Extending ecological niche models to the past 120000 years corroborates the lack of strong phylogeographic structure in the Crested Drongo (*Dicrurus forficatus forficatus*) on Madagascar. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, n. 3, p. 658–676, 2013.

GARDNER, J. L. et al. Declining body size: a third universal response to warming ? v. 26, n. 6, p. 285–291, 2011.

GONÇALVES-SOUZA, T. et al. Fine-scale Beta-diversity Patterns Across Multiple Arthropod Taxa Over a Neotropical Latitudinal Gradient. **BIOTROPICA**, p. 7, 2015.

GONÇALVES-SOUZA, T.; ROMERO, G. Q.; COTTENIE, K. Metacommunity versus Biogeography : A Case Study of Two Groups of Neotropical Vegetation-Dwelling Arthropods. p. 1–20, 2014.

GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265–1277, 2008.

GRISWOLD, C. E. et al. Towards a Phylogeny of Entelegyne Spiders (Araneae, Araneomorphae, Entelegynae). v. 27, n. 1, 1999.

HEDIN, M. C.; MADDISON, W. P. A Combined Molecular Approach to Phylogeny of the Jumping Spider Subfamily Dendryphantinae (Araneae : Salticidae). v. 18, n. 3, p. 386–403, 2001.

HORMIGA, G. **Cladistics and the comparative morphology of linyphiid spiders and they relatives (Araneae, Araneoidea, Linyphiidae)**, 1994.

JABLONSKI, D.; ROY, K.; VALENTINE, J. W. Out of the Tropics : Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. n. October, p. 102–106, 2006.

LÓPEZ-GAMUNDI, O. R.; LIMARINO, C. O.; CESARI, S. N. Late Paleozoic paleoclimatology of central west Argentina. v. 91, n. I 992, p. 305–329, 1992.

MADDISON, W. P.; BODNER, M. R.; NEEDHAM, K. M. Salticid spider phylogeny revisited, with the discovery of a large Australasian clade (Araneae: Salticidae). n. October 2008, 2008.

MEIRI, S. CORRESPONDENCE Bergmann's Rule – what's in a name? Despite the great interest it generates, the definition of Bergmann's Rule is vague and often contested. Debate focuses on whether the rule should be described in terms of pattern or process. **Global Ecology and Biogeography**, p. 203–207, 2011.

SCHARFF, N.; CODDINGTON, J. A. A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). 1997.

SCHERER, A.; MARASCHIN-SILVA, F.; BAPTISTA, L. R. DE M. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 717–726, 2005.

SHELOMI, M. Where Are We Now? Bergmann's Rule Sensu Lato in Insects. v. 180, n. 4, p. 511–519, 2012.

SHERIDAN, J. A.; BICKFORD, D. Shrinking body size as an ecological response to climate change. p. 1–7, 2011.

SIBLY, R. M.; ATKINSON, D. How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. **Functional Ecology**, v. 8, n. 4, p. 486–493, 1994.

SILVA, A. L. C. DA et al. Sedimentary architecture and depositional evolution of the Quaternary coastal plain of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 44, n. 2, p. 191–206, 2014.

THOMAS, T.; FORCHHAMMER, M. C. Phenology of High-Arctic Arthropods: Effects of Climate on Spatial, Seasonal, and Inter-Annual Variation Phenology of High - Arctic Arthropods: Effects of Climate on Spatial, Seasonal, and Inter - Annual Variation. n. August, 2016.

VIJENDRAVARMA, R. K.; NARASIMHA, S.; KAWECKI, T. J. Plastic and evolutionary responses of cell size and number to larval malnutrition in *Drosophila melanogaster*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 24, n. 4, p. 897–903, 2011.

WAECHTER, J. L. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, série Botânica**, 33(1), 49-68, 1985.