

Macroecologia de corujas (Aves: Strigiformes) da América do Sul

Carlos Eduardo Ramos de Sant'Ana¹ e José Alexandre Felizola Diniz-Filho²

¹ Escola Técnica Federal de Goiás - ETEGO, Coordenação de Química e Biologia, Rua 75, n.º 46, Centro, 74055-110, Goiânia, GO, Brasil.

² Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, Caixa Postal 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil.

Recebido em 3 de março de 1998; aceito em 30 de junho de 1998

ABSTRACT. Macroecology of South American owls (Aves: Strigiformes). Macroecology is the study of the relationships among ecological variables in large scales of space and time. In this paper, the macroecological relationship between body size and geographic range size was analyzed for 29 species of South American owls (Strigiformes). This relationship followed the Brown and Maurer model (1987, 1989), characterized by a triangular region in bivariate space, with the minimum geographic range size being positively correlated with body length. This is an expected association because large species require more energy and must use a larger area of the environment. On the other hand, small geographic ranges imply higher intraspecific competition, low local population density and, therefore, a higher probability of extinction. However, since species do not usually provide independent observations in a statistical analysis because they share characteristics through descent from common ancestors, at distinct levels, it is necessary to control these effects in macroecological data. For this study, phylogenetic relationships among species were based on the cladogram provided by Sibley and Ahlquist (1990), constructed using DNA-DNA hybridization. The control of these phylogenetic effects from cross-species data was done using the phylogenetic autocorrelation analysis (correlograms and the autoregressive model), that indicated strong phylogenetic autocorrelation in body size. The correlation between body size and geographic range size for South American owls is significant at the 1% level after controlling the phylogenetic effects. Thus, we conclude that this positive relationship must be interpreted as a real ecological process and not as the by-product of phylogenetic inertia in each of the characters.

KEY WORDS: body size, geographic range, phylogenetic inertia, Strigiformes.

RESUMO. A macroecologia tem por objetivo compreender a relação entre variáveis ecológicas em grandes escalas de tempo e espaço. Analisou-se neste trabalho a relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo em 29 espécies de corujas da América do Sul. A relação obtida entre essas variáveis para as corujas segue o modelo de Brown e Maurer (1987, 1989), formando uma região triangular no espaço bivariado, com a área geográfica mínima estando positivamente correlacionada com o tamanho corpóreo. Isso ocorre em função das espécies de maior porte possuírem maiores necessidades energéticas necessitando, conseqüentemente, de uma área de vida maior. Por outro lado, pequenas áreas de distribuição implicam em maior competição intra-específica, baixa densidade populacional local e, portanto, maior probabilidade de extinção. Como as espécies não são independentes nas análises estatísticas, pois compartilham caracteres através da descendência de ancestrais comuns, é necessário controlar o efeito filogenético dos dados relativos a essas espécies. As relações filogenéticas entre as espécies de corujas foram obtidas a partir do cladograma de Sibley e Ahlquist (1990), construído com dados de hibridização de DNA. O controle desses efeitos filogenéticos foi realizado através de uma análise de autocorrelação filogenética (correlogramas e modelo autorregressivo), que indicou a existência de uma forte autocorrelação filogenética para a variável tamanho corpóreo. A correlação entre os resíduos do modelo autorregressivo é significativa a nível de 1%. Assim, conclui-se que a relação positiva entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo em corujas da América do Sul deve ser explicada por um processo ecológico real, como o predito pelo modelo de Brown e Maurer, não sendo apenas um artefato dos efeitos de inércia filogenética das variáveis consideradas.

PALAVRAS-CHAVE: distribuição geográfica, inércia filogenética, tamanho corpóreo, Strigiformes.

A macroecologia tem por objetivo compreender a partição do espaço físico/geográfico e dos recursos entre os organismos, através da derivação de modelos empíricos de correlação entre variáveis ecológicas, tais como o tamanho corpóreo, a área de distribuição geográfica e a densidade populacional, mensuradas em grandes grupos taxonômicos e grandes escalas continentais (Brown e Maurer 1989, Brown 1995). Essa abordagem reflete uma mudança de enfoque conceitual na ecologia teórica e aplicada, onde os modelos gerais passam a ser utilizados para explicar a composição das comunidades locais e prever suas mudanças após perturbações regionais do ambiente (Brown 1995).

Em grandes escalas de tempo e espaço, os processos evolutivos e biogeográficos determinam a composição inicial de espécies em uma dada área, enquanto os processos ecológicos locais, como a competição e a predação, determinam os parâmetros da dinâmica populacional de cada uma dessas espécies, permitindo que algumas delas mantenham populações estáveis e viáveis nas comunidades

(Brown e Maurer 1987). Esses processos regionais e locais, e notadamente a interação entre eles nessas duas escalas, têm recebido destacada atenção nos últimos anos (Ricklefs 1987, Ricklefs e Schluter 1993). Em oposição, encontram-se modelos reducionistas específicos de comunidades locais, construídos após a estimativa detalhada de parâmetros de dinâmica populacional das espécies e suas interações, que possuem alcance claramente limitado no tempo e espaço (Brown 1995). No entanto, a despeito da importância da abordagem macroecológica, a maior parte dos estudos realizados até agora com esse enfoque foram realizados em regiões temperadas do hemisfério norte (América do Norte e Europa) (Gaston e Lawton 1988a,b, Brown e Maurer 1989, Letcher e Harvey 1994, Pianka 1994, Taylor e Gotelli 1994, Brown 1995).

Dentre os aspectos centrais da macroecologia destaca-se a análise da correlação entre o tamanho corpóreo e a área de distribuição geográfica das espécies (Taylor e Gotelli 1994, Brown 1995, Gaston e Blackburn 1996a). Dois modelos se

destacam na explicação da relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo: o modelo de Brown (Brown 1981, 1995, Brown e Maurer 1987, 1989) e o modelo de Gaston e Lawton (1988a, b).

O modelo de Brown (Brown 1981, 1995, Brown e Maurer 1987, 1989), construído principalmente com base em observações de aves e mamíferos da América do Norte (Pagel *et al.* 1991), prediz uma relação positiva entre o tamanho corpóreo e a área mínima de distribuição geográfica das espécies. O modelo prevê que as espécies de menor porte podem ocupar áreas grandes ou pequenas, enquanto que as espécies de tamanhos corpóreos maiores devem ter as suas áreas de distribuição necessariamente maiores. Isso gera, no gráfico da relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo, uma distribuição das espécies em forma triangular (figura 1), onde o aumento da área de distribuição seria resultado de uma restrição da relação entre tamanho corpóreo e a densidade populacional. As espécies de maior porte possuem necessidades energéticas maiores e menor densidade local. Consequentemente, necessitam de áreas maiores para a manutenção de populações viáveis, o que não acontece com as espécies menores e com maior taxa de crescimento populacional, nas quais é mais fácil alcançar uma população mínima que seja capaz de evitar a extinção estocástica.

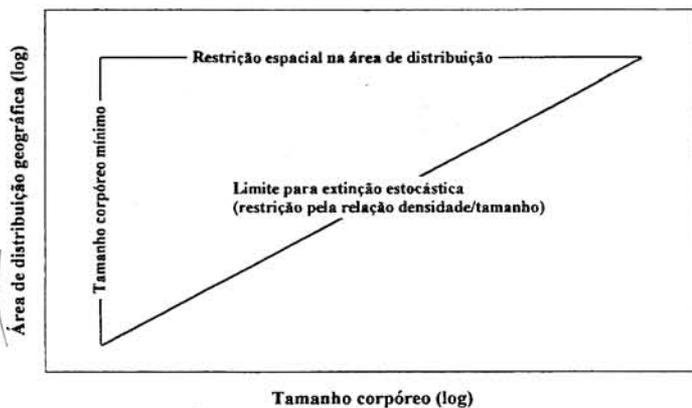


Figura 1. Restrições ecológicas/evolutivas mais importantes no modelo de Brown para a relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo.

O modelo de Gaston e Lawton (1988a,b) baseou-se principalmente em dados de insetos fitófagos da Inglaterra, embora também tenha sido ajustado para pequenos mamíferos (roedores) com elevadas taxas de crescimento populacional (Taylor e Gotelli 1994). O modelo sugere uma relação inversa para a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo, onde organismos maiores teriam áreas de distribuição geográfica menores, uma vez que a taxa intrínseca de crescimento populacional (r) está inversamente relacionada ao tamanho do corpo (Gaston 1988). Dessa forma, como o aumento das populações de organismos menores ocorre em uma taxa maior, estes conseguem colonizar áreas maiores mais rapidamente.

Mais recentemente, Gaston e Blackburn (1996a)

acrescentaram outras hipóteses para explicar a correlação positiva entre tamanho do corpo e distribuição geográfica. Uma delas estaria relacionada ao fato de que espécies maiores mantêm a homeostase em uma maior variedade de habitats, e como grandes áreas de distribuição englobam um maior número desses habitats, haveria consequentemente uma correlação positiva entre área e tamanho do corpo. Outra explicação seria a estruturação das variáveis ao longo do espaço, sendo a correlação positiva uma conseqüência de gradientes latitudinais semelhantes no tamanho do corpo (efeito de Bergmann) e na área de distribuição geográfica (efeito Rapoport). Outra explicação seria que as espécies de maior tamanho corpóreo são melhor sucedidas no sentido de se dispersar para um maior número de habitats, ou que elas são mais antigas evolutivamente, de modo que a relação entre a área de distribuição observada/potencial seria maior. Neste último caso, a estruturação das variáveis ao longo da filogenia seria responsável pela correlação positiva entre elas.

As relações macroecológicas discutidas anteriormente estão baseadas em espécies. Muitos estudos que utilizam análises de correlação ou de regressão em Ecologia partem do princípio de que todas as observações (espécies) são independentes entre si em relação aos caracteres analisados (Harvey e Pagel 1991). Entretanto, como as espécies compartilham ancestrais comuns, elas não são independentes, tornando-se assim grande a possibilidade de obter correlações espúrias que não estejam sugerindo adaptações de fato, e sim apenas covariação ao longo de uma filogenia (Felsenstein 1985, 1988, Pagel e Harvey 1988, Bell 1989, Harvey e Pagel 1991, Harvey e Purvis 1991, Garland *et al.* 1992, Gittleman e Luh 1992). Nesses casos, é necessário utilizar algum método para controlar o efeito da "inércia filogenética" sobre o caráter analisado, como por exemplo a análise de autocorrelação filogenética (Cheverud *et al.* 1985). O componente específico extraído nessa análise expressa a porção do caráter que pode ser atribuída à adaptação, ou seja, modificações na morfologia ou no comportamento como resultado de seleção direcional independente dentro das linhagens. Esse método foi utilizado recentemente por Sant'Ana e Diniz-Filho (1997) para avaliar o efeito de inércia filogenética no tamanho do corpo em corujas da América do Sul. As relações macroecológicas devem ser realmente perturbadas por esses efeitos filogenéticos, pois o tamanho corpóreo possui elevada inércia filogenética, estando portanto bastante estruturado ao longo da filogenia.

A América do Sul é o continente de maior riqueza de aves, onde o total de espécies ultrapassa 3200, o que representa praticamente 1/3 das aves do mundo (Sibley e Monroe 1990). O Brasil apresenta cerca de 1677 espécies, sendo as aves o grupo mais pesquisado dentre os animais, pois calcula-se que mais de 99% das espécies sejam conhecidas (Sick 1997). A ordem Strigiformes apresenta aves distribuídas por todos os continentes (exceto na região Antártica) com origem provável a partir do Velho Mundo (Sick 1997). São reconhecidas cerca de 178 espécies de

corujas em todo o mundo (Sibley e Monroe 1990), sendo que na América do Sul existem cerca de 30 espécies, uma delas integrante da família Tytonidae e as demais pertencentes à família Strigidae (Dunning 1987, Sibley *et al.* 1988, Sibley e Ahlquist 1990, Sibley e Monroe 1990, 1993, Sick 1997). As adaptações dos pés e dos bicos às atividades de rapina (hábito alimentar carnívoro), predominantemente durante o período noturno, a plumagem macia, os olhos grandes e a visão binocular, além do disco facial funcionando como concha acústica, tornam esse grupo relativamente homogêneo, bem delineado e facilmente distinguível de outras aves (Sibley e Ahlquist 1990, Motta-Júnior 1996, Sick 1997).

As corujas apresentam uma elevada amplitude quanto aos valores para o tamanho corpóreo, variando desde as pequenas espécies do gênero *Glaucidium* (14 cm de comprimento médio), até as maiores dos gêneros *Pulsatrix* (41 cm) e *Bubo* (52 cm) (Dunning 1987, Sick 1997). As aves de rapina (Strigiformes e Falconiformes), que ocupam níveis tróficos de topo nas cadeias alimentares, provaram ser sensíveis à degradação ambiental e têm atraído a atenção para a alarmante contaminação ambiental (Bierregaard 1995). Essa sensibilidade das aves de rapina as tornam úteis para o monitoramento da degradação de habitats na América do Sul, por fatores como crescimento populacional humano, pressões econômicas, desmatamento e contaminação de alimentos pelo uso indiscriminado de pesticidas (Bierregaard 1995). Terborgh (1992) sugeriu que a perda dos predadores de topo de cadeia pode causar surpreendentes e dramáticos efeitos sobre vários aspectos da estrutura de comunidades das florestas tropicais, não somente sobre as populações de presas, mas também efeitos secundários à comunidade vegetal. Portanto, torna-se necessária a conservação das aves de rapina para a manutenção da biodiversidade das florestas tropicais.

A grande biodiversidade, aliada à facilidade de avaliação dos padrões (já que os dados relativos à área de distribuição geográfica e ao tamanho corpóreo para as aves são facilmente compilados da literatura), e ao grande interesse teórico gerado pelas interações entre a macroecologia e outras áreas da Biologia (como a Biogeografia e a Macroevolução), justificam a importância de estudos macroecológicos para a região Neotropical. Apesar de estudos em escalas continentais para a avifauna sul-americana terem sido desenvolvidos recentemente (Blackburn e Gaston 1996a, b, 1997, Gaston e Blackburn 1996a, b), estes não levaram em consideração aspectos relativos aos padrões filogenéticos nas variáveis estudadas. Assim, neste estudo os padrões macroecológicos de espécies de corujas (Aves: Strigiformes) sensu Sibley e Ahlquist (1990) da América do Sul foram avaliados com o objetivo de verificar se a relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo corrobora o modelo de Brown e Maurer (1987, 1989) ou o modelo de Gaston e Lawton (1988a,b). Além disso, procurou-se avaliar também os padrões de inércia filogenética nesses caracteres e seu efeito sobre a sua relação.

MÉTODOS

Foram analisados dados de tamanho corpóreo e de área de distribuição geográfica de 29 espécies de corujas (Aves: Strigiformes) da América do Sul. Os valores para o tamanho corpóreo das corujas (comprimento total médio, em centímetros) foram coletados preferencialmente de Sick (1997), obtendo-se de Dunning (1987) os dados referentes às espécies não citadas pelo autor anterior. Os valores foram transformados em logaritmos antes da análise, a fim de corrigir efeitos de alometria e heterocedasticidade, comuns nesse tipo de variável (Peters 1983, Harvey e Pagel 1991).

Embora em estudos macroecológicos o peso corpóreo tenha sido utilizado mais freqüentemente do que o comprimento, como estimativa do tamanho geral do corpo, os valores de comprimento estavam disponíveis para todas as espécies estudadas, enquanto que os valores de peso estavam disponíveis apenas para 24 delas (Dunning 1993). De qualquer modo, a correlação entre os logaritmos peso e o comprimento, para essas espécies cujo peso e comprimento estavam disponíveis, foi altamente significativa ($r = 0,981$; $P < 0,001$), de modo que as conclusões deste estudo não devem ser qualitativamente afetadas por essa escolha.

Os dados referentes à área de distribuição geográfica (extensão de ocorrência sensu Gaston 1991 e Blackburn e Gaston 1996a) das corujas foram obtidos a partir de descrições e de mapas encontrados na literatura especializada (Dunning 1987, Sibley e Monroe 1990, 1993, Sick 1997). As áreas de distribuição das corujas foram redesenhadas em papel vegetal, em uma escala de 1:31.250.000, padronizadas para todas as espécies. Os desenhos foram recortados e pesados em uma balança de precisão, com quatro casas decimais. A partir da determinação do peso específico do papel obteve-se as áreas geográficas estimadas das espécies (expressas em km²), como em Ricklefs e Latham (1992).

Os padrões filogenéticos no tamanho (comprimento) do corpo foram analisados inicialmente através de correlogramas filogenéticos (Gittleman e Kot 1990, Gittleman *et al.* 1996), que expressam as variações na semelhança entre pares de espécies em função do tempo de divergência entre elas. O índice I de Moran foi utilizado para definir essa semelhança, sendo estimado por

$$I = (n/H) \sum_i \sum_j W_{ij} (y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y}) / \sum_i (y_i - \bar{y})^2$$

onde n é o número de espécies, y_i é a variável analisada (comprimento do corpo); \bar{y} é a média da variável y_i ; W_{ij} é um valor igual a 1 ou zero (conectividade), indicando se o par de distâncias da matriz simétrica de distâncias filogenéticas, definidas com base no cladograma de Sibley e Ahlquist 1990 (figura 2), está ou não dentro da classe k ; e H é a soma de elementos de conectividades em cada classe de distância. Autocorrelações positivas e significativas em uma dada classe de distância indicam similaridade de espécies, enquanto que autocorrelações negativas indicam extremos de variação. O valor do índice I de Moran sob a hipótese nula de ausência de autocorrelação é dado por

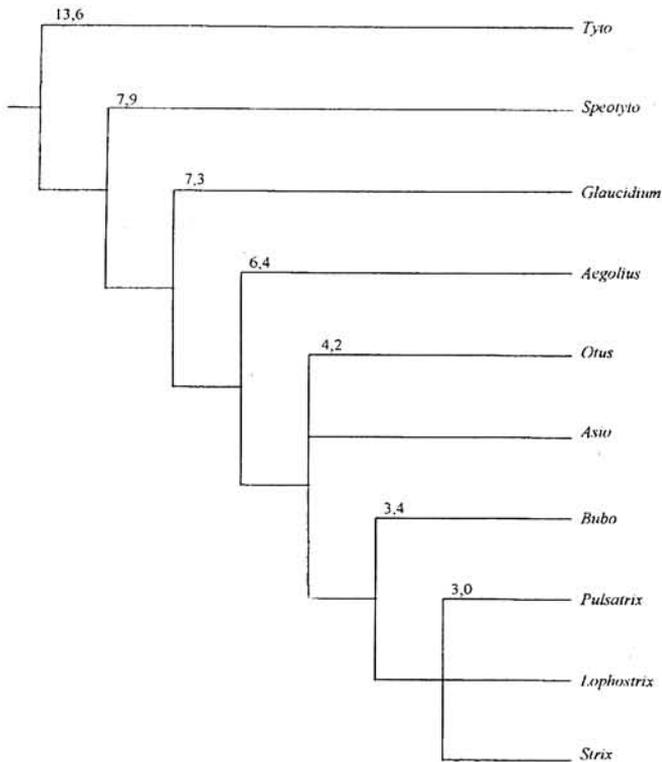


Figura 2. Relações filogenéticas entre os gêneros de corujas analisados e as distâncias estimadas com dados de hibridação de DNA, obtidas a partir de Sibley e Ahlquist (1990). As espécies analisadas em cada gênero encontram-se na Tabela I.

$E(I) = -1/(n-1)$. Procedimentos detalhados para estabelecer a significância estatística do I de Moran são apresentados por Sokal e Oden (1978) e Diniz-Filho (1999). Para este estudo, os índices I de Moran foram estimados em 4 classes de tempo (em milhões de anos) ao longo da filogenia proposta por Sibley e Ahlquist (1990): 0-15, 15-30, 30-45 e 45-60. Essas análises foram realizadas no programa AUTOPHY, escrito em linguagem Basic por um dos autores (J.A.F.D.-F.).

Como os correlogramas detectaram um padrão filogenético significativo para o tamanho do corpo (ver resultados), é importante caracterizar o quanto da variação total no caráter pode ser atribuída à filogenia (inércia filogenética), e controlá-la estatisticamente. Foi realizada então uma análise de autoregressão filogenética (Cheverud *et al.* 1985, Gittleman e Kot 1990, Martins 1996, Sant'Ana e Diniz-Filho 1997), que objetiva particionar o valor total de um caráter (T) em um componente filogenético (P), que expressa a parte da variação compartilhada entre as espécies, e em um componente específico (S), que contém a parte da variação única (equivalente a uma autapomorfia) de cada espécie, de modo que

$$T = P + S$$

Correlações entre os componentes S de vários caracteres são independentes da inércia filogenética e podem indicar respostas correlacionadas à seleção ao longo da história do grupo. Essa partição pode ser realizada através do modelo linear

$$y = \rho W y + \varepsilon$$

onde y é o vetor do caráter estudado (tamanho corpóreo); ρ é o coeficiente autoregressivo; e ε o resíduo do modelo linear; e cada elemento da matriz W é dado por $W_{ij} = 1/D_{ij}$, onde D_{ij} é o elemento da matriz D de distâncias filogenéticas. O termo $\rho W y$ expressa o valor de P, enquanto que ε é equivalente ao S. Esse modelo é ajustado através de uma equação de máxima verossimilhança, e o coeficiente de determinação, expressando a proporção da variação atribuída à filogenia, é dado por $R^2 = 1 - \sigma_\varepsilon^2 / \sigma_T^2$, onde σ_ε^2 é a variância do resíduo e σ_T^2 é a variância total. Esses procedimentos foram realizados utilizando a rotina AUTOCORR, do programa COMPARE 1.2 (versão Windows 95) (Martins 1997).

Diversos estudos em dados empíricos e simulados mostram que o modelo autoregressivo é adequado para controlar efeitos filogenéticos, especialmente quando os correlogramas apresentam uma tendência monotônica (decréscimo do I de Moran com as classes de tempo) ou mesmo quando estes apresentam decréscimo exponencial (Gittleman e Kot 1990, Gittleman e Luh 1992, Martins 1996). Além disso, quando existem muitas politomias, o modelo autoregressivo tende a ser mais robusto que o método de contrastes filogenéticos de Felsenstein (1985), que tem sido frequentemente utilizado em estudos de biologia comparada (Martins e Hansen 1996). De qualquer modo, os resíduos do modelo autoregressivo (os componentes S das espécies) foram também submetidos à análise através dos correlogramas, a fim de evidenciar se os padrões filogenéticos nos dados foram efetivamente controlados (Gittleman e Kot 1990, Diniz-Filho *et al.* 1998).

A análise dos dados foi realizada através dos gráficos da relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo, construídos utilizando-se as variáveis originais e os resíduos do modelo autoregressivo, que indicam a relação entre a área e o tamanho independentemente do efeito da filogenia sobre essas variáveis.

RESULTADOS

A relação positiva entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo das espécies, em escala logarítmica (figura 3; tabela 1) não foi estatisticamente significativa ($r = 0,321$; $P = 0,18$). Entretanto, essa relação se caracteriza melhor por uma região triangular no espaço bivariado (um envelope, em que a área geográfica mínima é positivamente correlacionada com o tamanho corpóreo), do que por uma simples relação linear.

Os correlogramas filogenéticos observados para as duas variáveis analisadas, a partir das 29 espécies de corujas da América do Sul (figuras 4 e 5), indicam a existência de autocorrelação positiva significativa apenas no tamanho do corpo, para a primeira classe de distância no tempo (0-15 milhões de anos). Espécies separadas por esse intervalo de

Tabela 1. As vinte e nove espécies de corujas analisadas, com os seus respectivos valores para o tamanho corpóreo (em centímetros) e para a área de distribuição geográfica (em quilômetros quadrados).

Espécies	Tamanhos (cm)	Área (km ²)
<i>Tyto alba</i>	36	10069531
<i>Speotyto cunicularia</i>	23	7917089
<i>Glaucidium minutissimum</i>	14	870898
<i>Glaucidium brasilianum</i>	16	6160253
<i>Glaucidium nanum</i>	18	517676
<i>Glaucidium jardinni</i>	15	509206
<i>Aegolius harrisii</i>	20	416015
<i>Otus albogularis</i>	27	436914
<i>Otus clarkii</i>	23	96679
<i>Otus watsonii</i>	22	2166894
<i>Otus roboratus</i>	23	150976
<i>Otus atricapillus</i>	24	799184
<i>Otus choliba</i>	22	4668555
<i>Otus guatemalae</i>	18	506216
<i>Otus ingens</i>	25	377669
<i>Asio stygius</i>	38	1510644
<i>Asio flammeus</i>	37	7878748
<i>Asio (≡Rhinoptynx) clamator</i>	37	3437890
<i>Bubo virginianus</i>	52	10253906
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	48	4552929
<i>Pulsatrix melanota</i>	38	287500
<i>Pulsatrix koeniswaldiana</i>	44	477816
<i>Lophotrix cristata</i>	39	2527636
<i>Strix hylophila</i>	35	582421
<i>Strix rufipes</i>	36	653710
<i>Strix virgata</i>	34	4637695
<i>Strix nigrolineata</i>	36	709999
<i>Strix huhula</i>	35	3898268
<i>Strix albitarsus</i>	36	487781

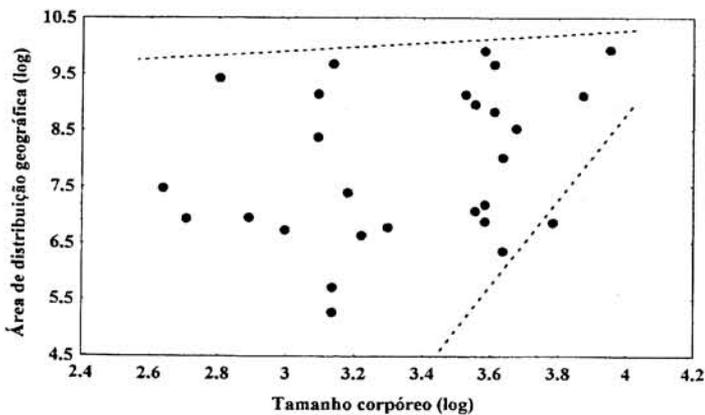


Figura 3. Relação entre a área de distribuição geográfica (km²) e o tamanho corpóreo. As linhas tracejadas indicam restrições evolutivas e ecológicas propostas por Brown.

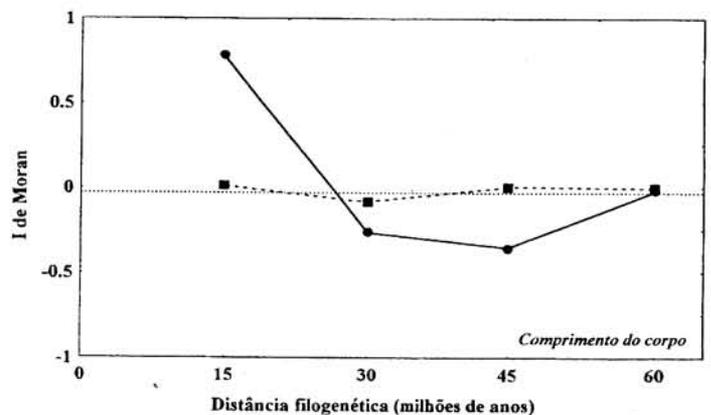


Figura 4. Correlograma filogenético para o tamanho corpóreo (linha cheia) e para os resíduos do modelo autoregressivo aplicado sobre esse caráter (linha tracejada), evidenciando que os efeitos filogenéticos foram estatisticamente controlados.

tempo, portanto, tendem a ser semelhantes para esse caráter, considerando a variação total entre as espécies. A partir dessa classe, os índices deixam de ser significativos e se estabilizam próximo ao valor esperado sob a hipótese nula de ausência de autocorrelação. A forma dos correlogramas sugere que a aplicação de um modelo autoregressivo é adequada para controlar estatisticamente os padrões filogenéticos existentes nos dados.

Os resultados do modelo autoregressivo confirmaram as interpretações dos correlogramas. Para o tamanho do corpo, o coeficiente ρ foi significativo e igual a 0,799, de modo que cerca de 70% da variação neste caráter está no componente filogenético inercial. Para a área de distribuição geográfica, o coeficiente ρ foi igual a -0,29, não sendo estatisticamente significativo.

Obteve-se uma correlação positiva entre os componentes específicos (S) da área de distribuição geográfica e do tamanho corpóreo, obtidos a partir do modelo autoregressivo ($r = 0,477$; $P = 0,009$; figura 6). Esses componentes S não apresentaram, em seus correlogramas, índices I de Moran significativos (figuras 4 e 5), o que valida a utilização do modelo autoregressivo. Assim, o controle do efeito filogenético evidenciou a existência de uma relação positiva significativa entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo, de modo que essa relação não é apenas um artefato da existência de um padrão filogenético no tamanho do corpo.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos relacionando a área de distribuição das espécies com seus respectivos tamanhos corporais evidenciam que essas variáveis, em corujas da América do Sul, dão suporte ao modelo de Brown (Brown 1981, 1995, Brown e Maurer 1987, 1989) e não ao modelo de Gaston e Lawton (1988a, b), considerando a presença do envelope de

restrição. Esse modelo prevê que espécies de menor tamanho podem ocupar áreas de tamanhos diferentes, grandes ou pequenas, devido a eventos diferenciais de colonização e extinção. Entretanto, à medida que as espécies passam a ter tamanhos corporais maiores, suas áreas de distribuição devem, necessariamente, aumentar. Esse aumento da área de distribuição seria resultado de uma restrição da relação entre o tamanho do corpo e a densidade populacional. Como as espécies de grande porte possuem maiores necessidades energéticas na obtenção de recursos do ambiente, elas devem ter menor densidade local, de forma que populações efetivas totais (N) grandes somente podem ser mantidas em áreas significativamente maiores. Isso gera, no gráfico da relação área/tamanho, o envelope de restrição, evidenciado nesse trabalho com as corujas sul-americanas. Dessa forma, espécies grandes estão mais suscetíveis a eventos de extinção estocástica se possuírem pequenas áreas de distribuição geográfica (área de restrição no gráfico área/tamanho), já que a probabilidade de extinção está inversa e exponencialmente relacionada ao N (MacArthur 1972, Renshaw 1993, Maurer 1994). É interessante notar que, no modelo de Brown, a restrição de densidade não se aplica a organismos pequenos e com elevada taxa de crescimento populacional, pois em uma área geograficamente pequena pode haver uma população com número de indivíduos suficiente para evitar a extinção estocástica. Isso abre espaço para o desenvolvimento de outros modelos, como o de Gaston e Lawton (1988a,b), que explicariam relações negativas entre essas mesmas variáveis.

Entretanto, ao contrário do que ocorre com a área de distribuição geográfica, o tamanho do corpo está frequentemente estruturado ao longo da filogenia, confirmando um padrão que tem sido encontrado para muitos organismos (Cheverud *et al.* 1985, Gittleman e Kot 1990, Edwards e Kot 1995, Geffen *et al.* 1996, Gittleman *et al.* 1996). Assim, a relação encontrada entre a área de

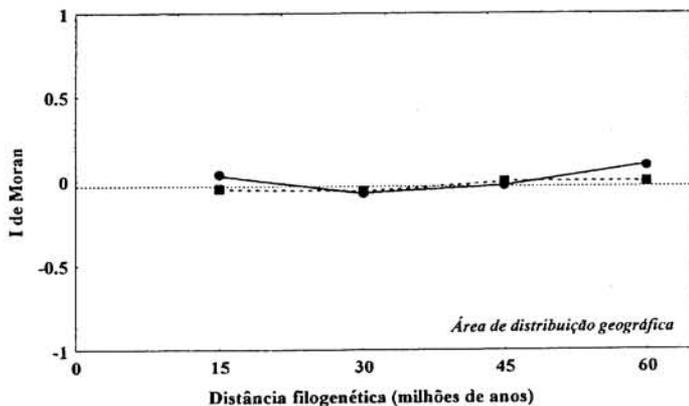


Figura 5. Correlograma filogenético para a área de distribuição geográfica (linha cheia) e para os resíduos do modelo autoregressivo aplicado sobre esse caráter (linha tracejada). Os dois correlogramas indicam ausência de padrões filogenéticos nas variáveis.

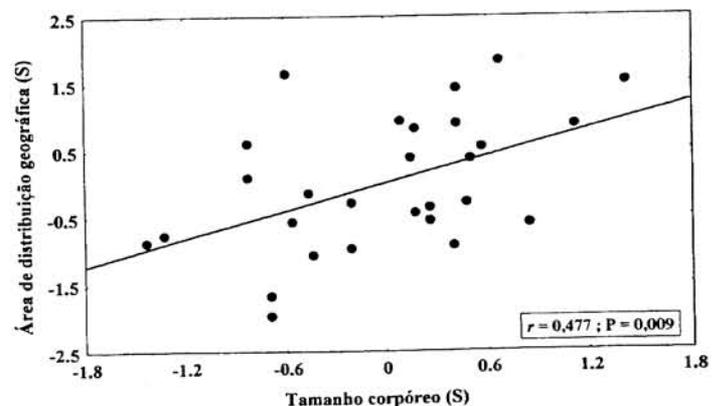


Figura 6. Relação entre os componentes específicos do tamanho corpóreo e da área de distribuição geográfica obtida através do modelo autoregressivo.

distribuição geográfica e o tamanho corpóreo poderia ser simplesmente um artefato que apareceria em função da inércia filogenética no tamanho do corpo (Gaston e Blackburn 1996a). Entretanto, após remover os efeitos filogenéticos utilizando um modelo autoregressivo, a relação entre a área de distribuição geográfica e o tamanho corpóreo se tornou uma relação positiva e significativa a nível de 1%. Além disso, não foram detectados efeitos espaciais significativos para as duas variáveis, considerando análises de autocorrelação espacial realizadas utilizando o ponto central (midpoint) das distribuições geográficas como critério de pareamento. Portanto, a relação positiva entre o tamanho corpóreo e a distribuição geográfica não pode ser considerada simplesmente um artefato, devendo ser explicada por processos ecológicos que atuaram nas espécies independentemente de sua história evolutiva.

Por outro lado, como o envelope de restrição desapareceu após o controle dos efeitos filogenéticos, é preciso considerar também o modelo de homeostase e diversidade de habitats (Gaston e Blackburn 1996a) como uma explicação alternativa para a correlação positiva entre as variáveis. Esse modelo parte do princípio de que apenas espécies de grande porte conseguiriam manter sua homeostase em uma grande diversidade de ambientes e, como pode existir uma correlação entre heterogeneidade ambiental e tamanho da área de distribuição geográfica, apenas estas conseguiriam colonizar grandes regiões. Assim, seria esperada uma correlação positiva entre tamanho do corpo e a área de distribuição. A fim de testar esse modelo utilizando dados comparativos, seria preciso controlar estatisticamente a heterogeneidade ambiental da área de distribuição geográfica de cada espécie. Entretanto, há dificuldade em estimar corretamente essa heterogeneidade em cada uma das distribuições em grandes escalas geográficas, e isso dificulta a escolha de um modelo para explicar a correlação. De qualquer modo, o modelo de Brown prevê a existência de um envelope de restrição nas variáveis originais, o que o torna, a princípio, mais adequado para descrever os dados analisados neste estudo. Abre-se também a possibilidade de que o próprio espaço de restrição definido nesse modelo seja um efeito da estruturação filogenética dos dados.

Se o modelo macroecológico de Brown é realmente válido para o grupo estudado, as espécies maiores de corujas, como *Bubo virginianus* (52 cm) e *Pulsatrix perspicilata* (48 cm), seriam mais suscetíveis a eventos de extinção estocástica ao terem reduções na sua área de distribuição geográfica, quando comparadas às espécies de menor tamanho como *Glaucidium minutissimum* (14 cm), *Glaucidium brasilianum* (16,5 cm) e *Otus watsonii* (22 cm). Estas últimas espécies podem apresentar grandes reduções em suas distribuições geográficas antes de ultrapassarem a reta de restrição inferior no modelo de Brown, que indica grande aumento da probabilidade de extinção em função da redução no tamanho populacional da espécie.

A espécie *Pulsatrix melanota* aparece com a sua área de distribuição geográfica um pouco abaixo do que seria esperado para o seu tamanho pelo modelo de Brown (figura

3), o que indica que os dados da literatura podem estar subestimando a sua área real ou que a espécie pode estar sofrendo reduções populacionais, o que é sugerido pela sua localização, no gráfico, próxima à região de restrição pela relação densidade/tamanho corpóreo (extinção estocástica). Uma outra possibilidade a ser considerada é o fato de que essa espécie não está devidamente resolvida do ponto de vista taxonômico (Sibley e Monroe 1990). *Pulsatrix melanota* e *Pulsatrix koenigswaldiana* podem ser de fato duas subespécies de *Pulsatrix melanota* (*Pulsatrix melanota melanota* e *Pulsatrix melanota koenigswaldiana*), o que aumentaria significativamente a área da espécie. Essa situação retiraria a espécie da região do gráfico relacionada à restrição pela relação densidade/tamanho corpóreo, corroborando ainda mais o modelo de Brown.

Assim, conclui-se que a relação entre o tamanho corpóreo e a área de distribuição geográfica em corujas da América do Sul não é um artefato dos efeitos de inércia filogenética encontrados para o tamanho corpóreo nessas espécies. Embora os modelos teóricos desenvolvidos para explicar essa relação (o modelo de Brown e o modelo de manutenção de homeostase) não possam ser completamente distinguidos com base nos dados comparativos em grandes escalas, a existência do envelope de restrição sugere que, a princípio, o modelo de Brown é o mais adequado para explicar os padrões observados neste trabalho.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Luís Maurício Bini, Rogério P. Bastos, Sérgio Furtado dos Reis, Cleiber Marques Vieira, Fernanda Bonfim e dois referees anônimos pela leitura crítica de diferentes versões deste manuscrito e pelas numerosas discussões sobre macroecologia. O suporte técnico/financeiro foi fornecido pela Escola Técnica Federal de Goiás (ETFGO), pela Fundação de Amparo a Pesquisa (FUNAPE) da Universidade Federal de Goiás e pelo CNPq, através de diversos auxílios.

REFERÊNCIAS

- Bell, G. (1989) A comparative method. *Am. Nat.* 133:553-571.
- Bierregaard, R. O., Jr. (1995) The biology and conservation status of Central and South American Falconiformes: a survey of current knowledge. *Bird Conserv. Intern.* 5:325-340.
- Blackburn, T. M. e K. J. Gaston (1996a) The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos* 77:146-152.
- Blackburn, T. M. e K. J. Gaston (1996b) Spatial patterns in the body sizes of bird species in the New World. *Oikos* 77:436-446.
- Blackburn, T. M. e K. J. Gaston (1997) The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *J. Anim. Ecol.* 11:195-204.

- Brown, J. H. (1981) Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *Amer. Zool.* 21:877-888.
- Brown, J. H. (1995) *Macroecology*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Brown, J. H. e B. A. Maurer (1987) Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *Am. Nat.* 130:1-17.
- Brown, J. H. e B. A. Maurer (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150.
- Cheverud, J. M., M. M. Dow e W. Leutenegger (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analysis: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Diniz-Filho, J. A. F. (1999) *Análise de autocorrelação espacial: inferências microevolutivas e aplicações em genética de populações*. Série Monografias, Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- Diniz-Filho, J. A. F., C. E. R. Sant'Ana, L. M. Bini (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247-1262.
- Dunning, J. S. (1987) *South American birds*. Newtown Square: Harrowood Books.
- Dunning, J. S. (1993). *CRC handbook of avian body masses*. Boca Raton: CRC press.
- Edwards, S. V. e M. Kot (1995) Comparative methods at the species level: geographic variation in morphology and group size in Grey-Crowned Babblers (*Pomatostomus temporalis*). *Evolution* 49:1134-1146.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125:1-15.
- Felsenstein, J. (1988) Phylogenies and quantitative characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:445-471.
- Garland, T., P. H. Harvey e A. R. Ives (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41:18-32.
- Gaston, K. J. (1988) The intrinsic rates of increase of insects of different sizes. *Ecol. Entomol.* 14:399-409.
- Gaston, K. J. (1991) How large is a species geographic range? *Oikos* 61:434-438.
- Gaston, K. J. e T. M. Blackburn (1996a) Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* 75:479-485.
- Gaston, K. J. e T. M. Blackburn (1996b) Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *J. Anim. Ecol.* 65:701-714.
- Gaston, K. J. e J. H. Lawton (1988a) Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature* 331:709-712.
- Gaston, K. J. e J. H. Lawton (1988b) Insect herbivores on bracken do not support the core-satellite hypothesis. *Am. Nat.* 134:761-777.
- Geffen, E., M. E. Gompper e J. L. Gittleman (1996) Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *Am. Nat.* 147:140-160.
- Gittleman, J. L. e M. Kot (1990) Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Syst. Zool.* 39:227-241.
- Gittleman, J. L. e H. K. Luh (1992) On comparing comparative methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23:383-404.
- Gittleman, J. L., C. G. Anderson, M. Kot e H. K. Luh (1996) Phylogenetic lability and rates of evolution: a comparison of behavioral, morphological and life-history traits, p. 166-205. In: E. P. Martins (ed.) *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Harvey, P. H. e M. D. Pagel (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Harvey, P. H. e A. Purvis (1991) Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351:619-624.
- Letcher, A. J. e P. H. Harvey (1994) Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *Am. Nat.* 144:30-42.
- MacArthur, R. H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York: Harper & How.
- Martins, E. P. (1996) Phylogenies, spatial autocorrelation and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 50:175-1765.
- Martins, E. P. (1997) *COMPARE: Statistical analysis of comparative data*. Versão 1.5. Distribuído pela autora. Departamento de Biologia, Universidade do Oregon, Eugene.
- Martins, E. P. e T. F. Hansen (1996) The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods, p. 23-75. In: E. P. Martins (ed.) *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Maurer, B. (1994) *Geographic population analysis*. Oxford: Blackwell.
- Motta-Júnior, J. C. (1996) *Ecologia alimentar de corujas (Aves, Strigiformes) na região central do Estado de São Paulo: biomassa, sazonalidade e seletividade de suas presas*. Tese de doutorado. São Carlos: Univ. Fed. São Carlos.
- Pagel, M. D. e P. H. Harvey (1988) Recent developments in the analysis of comparative data. *Quart. Rev. Biol.* 63:413-440.
- Pagel, M. D., R. M. May e A. R. Collie (1991) Ecological aspects of the geographic distribution and diversity of mammalian species. *Am. Nat.* 137:791-815.
- Peters, R. H. (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Pianka, E. (1994) *Evolutionary ecology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Renshaw, E. (1993) *Modelling biological populations in space and time*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Ricklefs, R. E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Ricklefs, R. E. e R. E. Latham (1992) Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial

- herbs. *Am. Nat.* 139:1305-1321.
- Ricklefs, R. E. e D. Schluter (1993) *Species diversity in ecological communities*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Sant'Ana, C. E. R. e J. A. F. Diniz-Filho (1997) Autocorrelação filogenética para o tamanho do corpo em corujas (Strigiformes) da América do Sul. *Ararajuba* 5:39-43.
- Sibley, C. G. e J. E. Ahlquist (1990) *Phylogeny and classification of birds*. New Haven: Yale Univ. Press.
- Sibley, C. G. e B. L. Monroe Jr. (1990) *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale University Press.
- Sibley, C. G. e B. L. Monroe Jr. (1993) *A supplement to distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale Univ. Press.
- Sibley, C. G., J. E. Ahlquist e B. L. Monroe Jr. (1988) A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk* 105:409-423.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira.
- Sokal, R. R. e N. L. Oden (1978) Spatial autocorrelation in biology. I. methodology. *Biol. J. Linn. Soc.* 10:199-228.
- Taylor, C. M. e N. J. Gotelli (1994) The macroecology of *Cyprinella*: correlates of phylogeny, body size and geographic range. *Am. Nat.* 144:549-569.
- Terborgh, J. (1992) Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24:283-292.