UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LAYS VITURINO DE FREITAS

DIVERGÊNCIA E CONSERVANTISMO DE NICHO EM PARES DE AVES ALOPÁTRICAS NA CAATINGA E NO CHACO

Recife
2018

LAYS VITURINO DE FREITAS

DIVERGÊNCIA E CONSERVANTISMO DE NICHO EM PARES DE AVES ALOPÁTRICAS NA CAATINGA E NO CHACO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Área de concentração zoologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Luciano N. Naka

Recife
2018

Reservada para ficha catalográfica

LAYS VITURINO DE FREITAS

DIVERGÊNCIA E CONSERVANTISMO DE NICHO EM PARES DE AVES ALOPÁTRICAS NA CAATINGA E NO CHACO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Área de Concentração Zoologia, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 26/04/2018

COMISSÃO EXAMINADORA

I Examinador_____
Dr. DIEGO ASTÚA DE MORAES
Universidade Federal de Pernambuco

II Examinador_____
Dr. HELDER FARIAS PEREIRA DE ARAUJO
Universidade Federal da Paraíba

III Examinador_____
Drª. MARIA CLÁUDIA MELO PACHECO DE MEDEIROS
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul

I Suplente_____
Drª. FLOR MARIA GUEDES LAS-CASAS
Universidade Federal de Pernambuco

II Suplente_____
Dr. JOÃO PEDRO SOUZA ALVES
Universidade Federal de Pernambuco

Recife
2018

À minha mãe,
Maria Aparecida Viturino da Silva.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a contribuição desse trabalho. Seja com uma palavra amiga de apoio, ou de alguma outra forma igualmente especial.

Agradeço ao meu orientador, Luciano Naka, por todo o suporte e conselhos.

A todos meus amigos do “ornitolab” e aos seus agregados, que estavam lá me apoiando e me fazendo rir nos momentos de cansaço ao longo desses dois anos: Dani, Suzy, John, Yuri, Jonathas, Lucas, Lilia, Gigi, Marcos, Bruna, Raíssa, Thaís, Maurício, Flor, Iolanda, Hevana,Victor, Layse, Akemi, Lucas, Mariana, Andressa.

À Flávia Pinto, Mariana Delgado-Jaramillo e Maria Cláudia Medeiros, que tiraram minhas dúvidas de modelagens.

A Henrik Söderholm, por todo o apoio.

À FACEPE, pela bolsa concedida.

Meus mais sinceros agradecimentos.

RESUMO

A adaptação dos organismos ao meio onde eles habitam é fundamental para a sobrevivência das populações e evolução das espécies. As Florestas Sazonalmente Secas (FSS), localizadas na diagonal seca sul-americana, representam um laboratório natural para entender a influencia das condições ecológicas no processo evolutivo das espécies. Numerosas espécies de diferentes grupos biológicos (principalmente animais e plantas) possuem populações alopátrica na Caatinga e no Chaco, os dois principais blocos de florestas secas da região Neotropical. Este trabalho teve como objetivo testar hipóteses de divergência *versus* conservantismo de nicho em 12 pares de populações/táxons de aves com distribuições alopátricas nessas duas florestas secas. Utilizamos o teste de identidade para avaliar o grau de diferenciação dos nichos entre cada par de populações/táxon e o teste de fundo (*background*) para testar se as diferenças encontradas eram maiores do que esperadas ao acaso, dada a variação ambiental natural de duas regiões geográficas distintas. Ambos testes foram realizados usando Modelos de Nicho Ecológico e Analises de Ordenação (PCA-env). Os resultados para ambas metodologias usadas apontaram que na maior parte dos casos, existe um claro conservantismo de nicho entre as populações alopátricas. Estes resultados sugerem que o atual padrão de distribuição destas populações se encaixa com a tolerância natural das espécies, e não representam casos de diferenciação ecológica. Concluímos que as diferenças observadas no fenótipo e genótipo das populações isoladas, possivelmente sejam o resultado de mudanças neutras e não o resultado direto de adaptações às características ambientais de ambos ecossistemas.

Palavras-chave: Florestas secas neotropicais. Conservantismo de nicho. Modelos de nicho ecológico. PCA-env.

ABSTRACT

The adaptation of organisms to the environment where they inhabit is fundamental for the survival of populations and evolution of species. The Seasonally Dry Forests (SDF), located in South American dry diagonal, represent a natural laboratory to understand the influence of ecological conditions on the evolutionary process of species. Numerous species of different biological groups (mainly animals and plants) have allopathic populations in the Caatinga and Chaco, the two main blocks of dry forests of the Neotropics. This work aimed to test hypotheses of divergence *versus* niche conservatism in 12 pairs of bird~~'s~~ populations/taxa with allopatric distributions in these two dry forests. We used the Identity test to evaluate the degree of niche differentiation between each pair of populations/taxon and the Background test to test whether the differences found were greater than expected at random given the natural environmental variation between two distinct geographical areas. Both tests were performed using Ecological Niche Models and Ordering Analysis (PCA-env). The results for both methodologies used indicated that in most cases, there is a clear niche conservatism among allopatric populations. These results suggest that the current pattern of distribution of these populations fits with the natural tolerance of the species, and do not represent cases of ecological differentiation. We conclude that the differences observed in the phenotype and genotype of the isolated populations are possibly the result of neutral changes and not the direct result of adaptations to the environmental characteristics of both ecosystems.

Keywords: Neotropical dry forests. niche conservatism. environmental niche models. PCA- env

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 9
2 MATERIAIS E MÉTODOS 11
2.1 Área de estudo 11
2.2 Espécies alvo 13
2.3 Obtenção de pontos de ocorrência 14
2.4 Obtenção de variáveis ambientais 15
2.5 Modelagens de nicho ecológico 18
2.6 Diferenciação de nicho em populações alopátricas 18
2.7 Conservantismo *versus* divergência de nicho 20
3 RESULTADOS 20
3.1 Pontos de ocorrência 20
3.2 Modelos de Nicho Ecológico 21
3.3 Conservantismo *versus* divergência de nicho na Caatinga e no Chaco 28
4 DISCUSSÃO 38
5 CONCLUSÃO 41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 42

DIVERGÊNCIA E CONSERVANTISMO DE NICHO EM PARES DE AVES ALOPÁTRICAS NA CAATINGA E NO CHACO

Nota: esse capítulo irá gerar um artigo científico que conta com a colaboração de outros pesquisadores. O mesmo será submetido para o periódico internacional *Journal of Biogeography* (Qualis A1, Área de Biodiversidade). Entretanto, para facilitar a leitura, nem todas as regras de formatação da revista estão sendo seguidas. Por exemplo, o texto foi mantido em português e as imagens e maior parte das tabelas estão sendo apresentadas no corpo do texto.

1 INTRODUÇÃO

A adaptação dos organismos ao meio onde eles habitam é fundamental para a sobrevivência das populações e evolução das espécies (Darwin, 1959; Wiens, 2004). O processo de especiação pode ser iniciado quando populações contínuas têm suas distribuições fragmentadas ou quando uma parte da população se dispersa ativamente ocupando novas regiões geográficas. Estes processos evolutivos, denominados de especiação alopátrica e peripátrica, são considerados os principais mecanismos de especiação dentre os vertebrados (Mayr, 1963). Se estas populações permanecerem isoladas ao longo do tempo, elas podem sofrer mutações (adaptativas ou neutras), e eventualmente serem classificadas como diferentes espécies ou sub-espécies, dependendo do grau de diferenciação alcançado (Edwards et al., 2005; Shpak, 2005; Geraldes et al., 2011). Desta forma, entender como a ecologia influencia o surgimento de novas espécies trata-se de uma peça chave para a biologia evolutiva.

O nicho ecológico descreve o conjunto de condições onde uma espécie é capaz de manter suas relações e funções fisiológicas ótimas para a persistência de suas populações e linhagens na paisagem ao longo do tempo (Hutchison, 1957; Wiens et al., 2010). Populações isoladas geograficamente que experimentem condições ambientais relativamente semelhantes às encontradas por seus ancestrais, tenderão a sofrer mudanças não-adaptativas ou neutras, e terão os seus nichos conservados, fenômeno conhecido como conserva~~n~~tismo de nicho (Cowell & Rangel, 2009; Peterson, 2009). Caso estas populações encontrem características ambientais muito distintas, podem se extinguir ou sofrer mudanças adaptativas, também conhecido como evolução de nicho (Cowell & Rangel, 2009). Fatores como seleção natural, fluxo gênico, pleiotrofia e ausência de variabilidade são apontados como os principais mecanismos pelos quais as espécies limitam sua capacidade adaptativa após eventos

vicariantes (Wiens, 2004). A evolução do nicho pode ser uma variável importante no processo de especiação, pois populações que acumulam mudanças adaptativas podem finalizar o processo de especiação mais rapidamente (Holt & Gomulkiewicz, 2004; Wiens, 2004). Desta forma, avaliar casos de conservantismo *vs.* divergência de nicho em populações alopátricas, é uma forma de entender os processos ecológicos e evolutivos que resultaram na atual distribuição das populações animais.

As Florestas Sazonalmente Secas (FSS), localizadas na diagonal seca sul-americana, representam um laboratório natural para testar hipóteses de conservantismo e divergência de nicho. Numerosas espécies de diferentes grupos biológicos (principalmente animais e plantas) possuem populações alopátricas na Caatinga e no Chaco, os dois principais blocos de florestas secas da região Neotropical (Prado, 1991; Prado & Gibbs, 1993; Zanella, 2000; Werneck & Colli, 2006). Ao todo, existem doze pares de populações/táxons (espécies ou subespécies) de aves com populações alopátricas nestas duas florestas secas. Os fatores que levaram a tais padrões de distribuição ainda são pouco claros. Duas hipóteses alternativas incluem a dispersão em longa distância (Caetano et al., 2008) e eventos vicariantes que isolaram esses ambientes (Andrade-Lima, 1982; Prado & Gibbs, 1993).

Independetemente do processo evolutivo que levou à atual distribuição dessas aves, o uso de múltiplos pares de populações/espécies com padrões de distribuição relativamente semelhantes permite realizar um estudo comparativo do efeito do clima e das condições ambientais no processo de especiação das espécies endêmicas das florestas secas. As modelagens de nicho ecológico (MNE) mostram-se ferramentas cada vez mais úteis na busca por entendimento a cerca das preferências ambientais e dos processos ecológico-evolutivos que gerem a acumulação de diversidade entre os clados (Warren et al., 2008). Combinando dados de ocorrência com informações sobre as preferências ambientais das espécies, tais ferramentas geram predições sobre as áreas de adequabilidade das espécies e fazem inferências sobre a distribuição dessas, sendo úteis em diversos tipos de estudos (Alvarado-Serrano & Knowles, 2014).

Neste estudo, obtivemos dados de ocorrência dos 12 pares de populações/táxons de aves que possuem populações alopátricas na Caatinga e no Chaco, os quais nós testamos para conservantismo *versus* divergência de nicho. Utilizamos modelos de nicho ecológico e análises multivariadas para avaliar o multiespaço de nicho ambiental e testar o grau de diferenciação ambiental em tais pares de populações. Ambas metodologias utilizam

simulações e aleatorizações para comparar o grau de diferenciação ambiental das simulações com a variação ambiental observada, permitindo testar se estas diferenças sao maiores ou menores do que seria esperado ao acaso (Warren et al., 2010; Broenniman et al., 2012). Assim, avaliando o grau de diferenciação ecológica entre populações alopátricas, e testando padrões evolutivos comuns em múltiplos pares de táxons com distribuições semelhantes, pretendemos iluminar os processos evolutivos das aves das florestas secas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) representam um bioma pantropical localizado em regiões relativamente secas (<1.800 mm/ano), onde a pluviosidade média durante pelo menos cinco ou seis meses não supera os 100 mm (Murphy & Lugo, 1986). As FTSS incluem áreas arbustivas ricas em plantas suculentas e florestas mais altas em sítios um pouco mais úmidos (Pennington et al., 2009). Tratam-se de florestas encontradas em áreas com alto conteúdo de nutrientes em solos que apresentam pH de moderado a alto (Murphy & Lugo, 1986).

Na região Neotropical, as FTSS se distribuem de forma fragmentada e disjunta ao longo de núcleos isolados (Figura 1) que vão do México, atravessando a América central e Caribe e se espalhando pela América do Sul, onde ocupam desde pequenas áreas como regiões ao norte da Venezuela e Colômbia, além de fragmentos em vales secos dos Andes, a áreas maiores como os núcleos Caatinga, no nordeste da América do Sul, Misiones, ao longo do sistema de rios Paraguai e Uruguai; e o Piedmont, ao sudoeste da Bolívia e noroeste da Argentina (Prado & Gibbs, 1993; Pennington, 2000; Werneck et al., 2011). O Chaco é considerado uma Floresta Sazonalmente Seca subtropical; a principal diferença sendo a existencia de geadas durante o inverno, o que tem importantes implicações na fisiologia das plantas que habitam esse ecossistema (Pennington et al., 2000).

Os dois maiores blocos de florestas Sazonalmente Seca (FSS) da região Neotropical, sejam estas tropicais ou subtropicais, são a Caatinga e o Chaco. A Caatinga, localizada na regiões nordeste do Brasil ocupa uma extensão de aproximadamente 735.000 km², incluindo nove estados do nordesde brasileiro, desde o Piaui e Ceará até o norte de Minas Gerais (Casteleti et al., 2000) (Figura 1). Ela representa uma das florestas secas do mundo mais ricas

em biodiversidade (Oliveira et al., 2003; Rodrigues, 2003; Rosa et al., 2003; Silva et al., 2003; Zanella & Martins, 2003; Giulietti et al., 2004), e com um elevado grau de endemismo que chega a 30% das plantas vasculares e 57% em peixes (Rosa et al., 2003). Cerca da metade deste ecossistema tem sido degradado em função das atividades agrícolas e pecuárias, e atualmente menos de 1% da sua extensão se encontra protegido por unidades de conservação de proteção integral (Leal et al., 2005).

O Chaco, também conhecido como “Gran Chaco”, se extende do Oeste do Paraguai ao Leste dos Andes, no Sul da Bolivia e Norte da Argentina, além de uma estreita região no canto mais Oeste do estado do Mato Grosso do Sul, no Brasil (Olson, 2000; Prado & Gibbs, 1993). Com área de aproximadamente 609.000 km² (Olson, 2000), é frequentemente lembrado por suas diversas espécies, pertencentes a diversos grupos zoológicos, em comum com muitas FTSS (Short, 1975; Prado, 1991, Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al. 2000, . Porém apresenta clima subtropical, com geadas frequentes e, durante sua estação chuvosa, alagamentos corriqueiros (Pennington et al., 2000; Werneck et al, 2011). A região do Gran Chaco é marcada por um mosaico de florestas xerofíticas, florestas lenhosas, arbustivas, savanas e gramíneas (Bucher & Saravia Toledo, 2001) e apenas nas últimas décadas os cientistas começaram a desenvolver maior interesse por sua biodiversidade, de forma que muitas espécies ainda estão sendo descobertas (WWF, 2018).

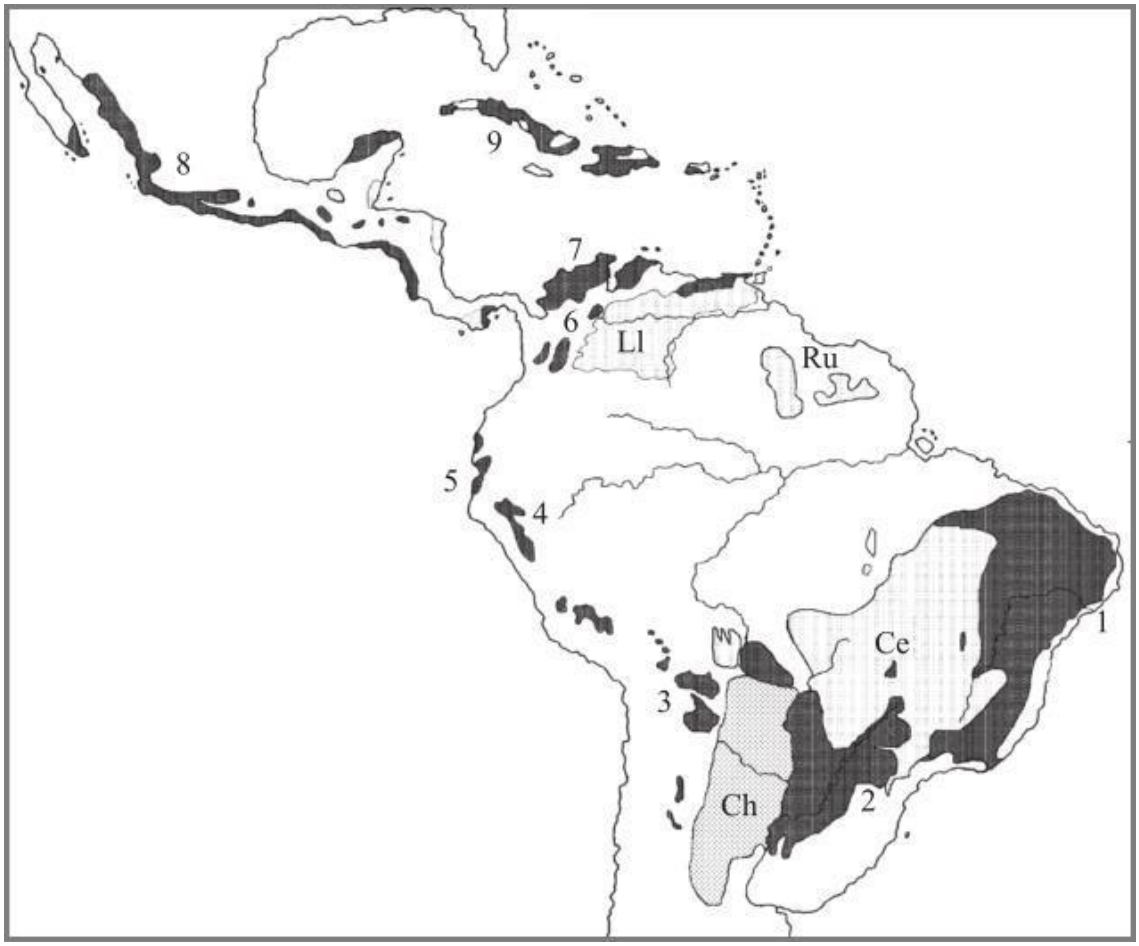

Figura 1: Distribuição das vegetações sazonais secas no neotrópicos destacando áreas de endemismo. Cinza escuro, FTSS; Branco, Savanas; Cinza claro, Chaco. Florestas tropicais sazonalmente secas: 1, Caatinga; 2, Núcleo Misiones; 3, Núcleo Piedmont (incluindo o norte das FTSS bolivianas); 4, , Vales inter-andianos do norte do Peru; 5, Costa do pacífico do Equador e Peru; 6, Vales inter-andeanos da Colômbia e Venezuela; 7, Costa caribenha da Colômbia e Venezuela; 8, México and América Central; 9, Ilhas do Caribe. Savanas: Ce, Cerrado; Ll, Llanos; Ru, Rupununi; Ch, Chaco. Figura obtida de Pennington et al, 2009 (Modificada de Pennington et al. 2000).

2.2 Espécies alvo

O conjunto de espécies analizadas neste estudo inclui 12 espécies de aves que possuem populações isoladas na Caatinga e no Chaco (senso lato). Em geral, as populações da Caatinga são restritas a este ecossistema e não ocorrem em biomas vizinhos, como a Floresta Amazônica ou a Mata Atlântica, embora algumas espécies possam ter parte da sua distribuição no Cerrado. Por outro lado, embora as populações da Caatinga sejam relativamente restritas a este ecossistema, as populações do Chaco incluem outros biomas, como os Pampas, as savanas da Bolivia, e as regiões andinas para uma espécie. Entretanto, o principal fator é que a distribuição das populações da Caatinga e do Chaco nao seja continua. O primeiro a chamar a atenção sobre a existência de espécies com populações alopátricas na Caatinga e o Chaco foi L. Short (1975) no seu trabalho sobre zoogeografia da avifauna do Chaco. Esta lista foi posteriormente refinada por Prado

(1991), quem incluiu 15 especies de aves com populações alopátrica nestas duas florestas secas neotropicais. Neste trabalho, mantivemos oito dessas 15 especies, e incluimos outras quatro nos gêneros *Xiphocolaptes*, *Phacellodomus*, *Suiriri*, e *Pseudoseisura*. Destes 12 pares, quatro representam espécies distintas em complexos de espécies, sete representam diferentes subespécies em espécies politípicas, e um par é considerado como sendo duas populações isoladas (sem diferenciação taxonômica) (Tabela 1). Os pares analizados representam sete diferentes familias de aves, incluindo espécies com diferentes caracter~~s~~isticas nas suas formas de vida, historia natural, e requerimentos ambientais, e desta forma ajudam a trazer esclarecimentos sobre o os fenômenos que moldam a diversidade em aves e oferecem pistas sobre os fenômenos evolutivos por trás da atual distribuição fragmentada desses ambientes.

2.3 Obtenção de pontos de ocorrência

A distribuição das populações foi modelada através de localidades de ocorrência, as quais foram obtidas de diferentes fontes, incluindo: 1) espécimes de museus e coleções, obtidos através de bancos de dados como GBIF (www.gbif.org/), SpeciesLink (http://www.splink.org.br/), e a coleção de aves da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE); 2) registros de gravações obtidos de bancos de dados online como Xenocanto (www.xeno-canto.org/) e Macaulay Library (www.macaulaylibrary.org/); 3) registros de fotografias digitais obtidos a partir do site wikiaves (www.wikiaves.com.br); 4) localidades resultantes de publicações, projetos de anilhamento, e observações de campo, fornecidos pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE, ICMBio) e 5) observações cedidas por pesquisadores (Tabela 1). Como parte da limpeza ou tratamentos dos dados, todas as localidades foram plotadas nos mapas para descobrir possíveis erros de georreferenciamento. Além disso, registros duvidosos, localidades repetidas, coordenadas geográficas ausentes ou insuficientes foram excluídas das análises (Anderson & Gonzales, 2011; Boria et al., 2014). Por fim, os pontos foram tratados para remoção da autocorrelação espacial entre eles com a utilização do índice de Pearson, de forma que pontos com características ambientais similares foram excluídos. Tais procedimentos foram desenvolvidos com a utilização do software ArcGis 10.3.1 (Esri, 2011), pacote SDMtoolbox 1.1c (Brown, 2014).

Tabela 1. Lista dos pares de táxons utilizados no estudo, incluindo a quantidade de pontos de ocorrência originalmente obtidos (entre parênteses) e utilizados após o tratamento dos dados. Taxonomia e ordem filogenética das espécies segue Piacentini (2015).

Par de táxons (Caatinga / Chaco)	Número de localidades utilizadas (obtidas)	
	Caatinga	Chaco
Nothura boraquira	119 (158)	50 (164)
Thectocercus a. haemorrhous /T. a. acuticaudatus	65 (206)	57 (305)
Myrmorchilus strigilatus strigilatus /M. s. suspicax	221 (630)	79 (254)
Xiphocolaptes falcirostris/X. major	98 (138)	319 (832)
Pseudoseisura cristata/P. lophotes	391 (614)	366 (1252)
Phacellodomus r. rufifrons e specularis/P. r. sincipitalis	354 (854)	265 (759)
Schoeniophylax phryganophilus petersi/S. p. phryganophilus	71 (79)	606 (2477)
Stigmatura budytoides gracilis/S. b.budytoides, inzonata e flavocinerea	97 (123)	311 (909)
Suiriri suiriri bahiae/S. s. suiriri	57 (72)	616 (1840)
Xolmis irupero niveus/X.i. irupero	214 (285)	878 (2591)
Icterus jamacaii/I. croconotus	137 (245)	544 (2607)
Agelaioides fringillarius/A. badius	133 (159)	1238 (5253)

2.4 Obtenção de variáveis ambientais

Para a determinação das variáveis bioclimáticas a serem utilizadas, primeiramente foi realizada uma análise de correlação das 19 variáveis ambientais para temperatura e precipitação disponíveis no WordClim versão 2.0 (Fick & Hijmans, 2017). Tal análise foi desenvolvida através do pacote SDMtoolbox versão 1.1c (Brown, 2014) no software ArcGis 10.3.1. (Esri, 2011), que utiliza o índice de correlação de Pearson. Avaliou-se as variáveis obtidas a fim de checar aquelas com índice de correlação acima de 80%. Além disso, também foram gerados modelos testes buscando-se avaliar as variáveis com maior importância biológica para cada par de populações. Para tal, levou-se em consideração a importância de permutação do índice de Jackniffe por esta ter se apresentado muito mais acurada que os resultados encontrados para o percentual de contribuição no estudo desenvolvido por Searcy & Shaffer (2016). As informações sobre correlação e importância biológica das variáveis foram então

combinadas, de forma a se evitar que uma variável mais importante fosse excluída da análise em detrimento de outra com menor importância biológica para os pares de espécies caso apenas os percentuais de correlação fossem levados em consideração. Assim, dentre as variáveis com correlação acima de 80%, optou-se por manter aquela com maior importância biológica. Após tal processo, obteve-se grupos de variáveis diferentes, selecionados especificamente para cada par. Tais variáveis descrevem médias de temperatura, precipitação, sazonalidade e extremos biológicos de superfície terrestre com potencial limitante (Hijmans et al., 2005). Além destas, foram também utilizadas para desenvolvimento dos modelos variáveis que representassem: (1) a cobertura vegetacional (NDVI) (Rouse et al., 1974; Tucker, 1979) (2) Topografia (Topodata–AMBDATA) (INPE, disponível em http://www.dpi.inpe.br/Ambdata/download.php) (Valeriano, 2008); (3) aridez (Zomer et al., 2008); e (4) as variáveis para pressão de vapor, radiação solar e velocidade do vento, também disponibilizadas pelo WordClim versão 2.0 (Fick & Hijmans, 2017) (Tabela 2).

Tabela 2: Contribuição relativa das variáveis ambientais utilizadas nos modelos de nicho ecológico para cada par de populações/táxons com distribuição alopátrica na Caatinga e no Chaco. As variáveis ambientais incluem fonte e abreviatura. Valores entre parênteses representam os valores de AUC para os modelos do Chaco e da Caatinga, respectivamente. Valores em negrito representam as variáveis com maior importância.

Variável	Not (0,969/ 0,860)	The (0,824/ 0,855)	Myr (0,981/ 0,958)	Xip (0,908/ 0,879)	Pse (0,870/ 0,896)	Pha (0,912/ 0,872)	Sch (0,837/ 0,903)	Sti (0,892/ 0,921)	Sui (0,797/ 0,933)	Xol (0,829/ 0,880)	Ict (0,950/ 0,790)	Age (0,760/ 0,875)
Temperatura Média Anual (WC, Bio 1)	**60,4**/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Média Diurna Mensal (T max – T min) (WC,	0/5,5	-	0,9/2,4	-	0,6/4,2	0,4/**37,1**	-	-	0,2/0	0/0,2	1/0,6	-
Isotermía (BIO2/BIO7) (* 100) (WC, Bio 3)	0,1/2,1	-	**11,9**/2,6	-	**10,1**/2,9	4,3/**8,8**	1,3/9,8	0,7/0,1	13,4/4,9	**20,88**/4,5	-	**12,9**/1,3
Temp. Sazonal (desvio padrão *100) (WC,	-	0,7/2,3	-	**24,8**/0,2	-	-	-	-	-	-	**9,5**/7,4	-
Temp. Máx. do Mês mais Quente (WC, Bio5)	0/0	-	-	1/0	0,3/0	0,3/1,4	0,1/1,3	0,9/0,9	2,1/0	0,1/0	2,6/0,2	4,4/0
Temp. Mín. do Mês mais Frio (WC, Bio 6)	-	2,3/3,8	-	**15,8**/0,1	6,1/1,8	6,9/**11,4**	7,7/0	7,2/0,4	**13,4**/0,2	6/**16,2**	1,5/**10,3**	**10,5**/0
Temp. Anual (BIO5-BIO6) (WC, Bio7)	-	3,5/**16,2**	0,2/**26,6**	-	-	-	-	-	-	-	1/**8,2**	-
Temp. Média do Trim. mais Chuvoso (WC, Bio	**9,4**/0	**20,4**/0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Temp. Média do Trim. mais Seco (WC, Bio9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Temp. Média do Trim. mais Quente (WC,	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Temp. Média do Trim. mais Frio (WC, Bio11)	-	0/0	**21,1**/1,9	-	-	-	1,3/0	-	0,9/1,5	-	-	4,4/0
Prec. Anual (WC, Bio12)	0,3/**10,7**	-	**47,1**/**31,2**	-	1,5/**15,3**	-	-	5,2/**80,8**	0,1/2,4	1,5/**30,9**	2/2,5	0,5/**81,4**
Prec.do Mês mais Chuvoso (WC, Bio13)	-	-	-	-	**21,8**/1,7	-	3,4/1,1	-	3,2/2,6	-	-	-
Prec.do Mês mais Seco (WC, Bio14)	-	-	0,1/**23,4**	-	-	-	5,1/0	-	0,6/0	-	-	-
Prec.Sazonal (Coef. de Variação) (WC, Bio15)	4,1/0,7	1,5/2,8	0/0,5	0,8/1,3	1,9/**6,5**	5,7/6,2	9/**37,3**	2,5/4,3	0,5/0	**13,2**/3,5	4,4/4,7	3,1/0,1
Prec.do Trim. mais Chuvoso (WC, Bio16)	0/5,3	**31,8**/0	-	2,8/0,1	0,2/7,4	**17,2**/1,4	0,3/0,4	7,9/0	0,5/**30,6**	-	0,6/0,2	4,6/3,1
Prec.do Trim. mais Seco (WC, Bio17)	0/6,7	1,3/**18,3**	-	5,9/6,6	-	**8**/7,6	2,8/0	**17,2**/0	**11**/0,1	**11,7**/**14,4**	**23,2**/**19,2**	4,6/05
Prec.do Trim. mais Quente (WC, Bio18)	0/4,1	**18,5**/**36**	**13,4**/0,8	0,4/5	**13,8**/2	6,3/1,2	0,1/0	**8,7**/0,9	3,3/**43,5**	4,3/7,6	7,8/4,6	0,6/2,8
Prec.do Trim. mais Frio (WC, Bio19)	0,1/**12,6**	5,9/0,1	0,3/1,7	2,9/0,5	0,6/0,7	3,9/7,8	**20,5**/1,1	0,1/5,2	**19,3**/0,1	0,8/2,7	1,6/**17**	**20,7**/0,2
Cobertura da vegetação (NASA, NDVI)	0,6/**15,4**	1,3/5,4	4,1/0,9	3,4/1,3	4,2/3,6	2,2/2,6	1,2/0,9	1,4/2,2	1,6/7,3	3,5/7,1	5/2	1,1/0,1
Topografia (AMB, Alt)	**12,6**/5,7	0,5/0,2	0,9/8,1	8/0	7,7/3,6	**8,1**/1	**23,5**/0	**10,1**/0,3	**10,9**/0	**14,3**/0,4	6,1/4	**15,1**/0,1
Pressão de vapor (WC, Vapr)	0/2,4	0,7/0,1	-	**31**/**8,1**	2,5/**9,2**	**27,6**/4	**14,5**/**18,3**	3,2/0,6	**8,2**/0,4	**10,6**/**10,1**	8,3/**8,9**	5,4/0,2
Radiação solar (WC, Rad)	0/0,9	0,8/**14,1**	-	0,2/**65,1**	**13,5**/**20,9**	3,3/3,1	0,9/0,2	1,4/3,4	4,9/0,1	4,3/0,5	6,6/0,3	3,1/**9,9**
Velocidade do vento (WC, Wind)	**12,4**/1,4	**9,2**/04	-	1,7/**7,3**	**10,6**/1,9	4,2/4,6	2,8/**23,7**	**8,8**/	4,1/4,9	8,2/0,8	1,4/8	1,7/0,3
Aridez (PC, Aridity)	0/**26,5**	0,2/0,2	-	1,5/0,8	4,5/**18,2**	1,6/1,7	5,5/0,7	**24,8**/0	1,8/1,2	0,7/1,3	**17,6**/1,8	7,1/0

Fonte: WC, WorldClim; AMB, Ambdata/Topodata; PC, Pet-Cigiar. Espécies (Chaco/Caatinga): Not, *Nothura boraquira*; The, *Thectocercus a. acuticaudatus/T. a. haemorrhous*; Myr, *Myrmorchilus strigilatus suspicax/M. s. strigilatus;* Xip, *Xiphocolaptes major/X. falcirostris;* Pse, *Pseudoseisura lophotes/P. cristata*; Pha, *Phacellodomus rufifrons rufifrons e specialis/P. r. sincipitalis;* Sch, *Schoeniophylax phryganophilus phryganophilus/S. p petersi*; Sti, *Stigmatura budytoides budytoides,flavocinerea e inzonata/S .t. gracilis;* Sui, *Suiriri suiriri suiriri/S. s. bahiae;* Xol, *Xolmis irupero irupero/X. i. niveus;* Ict, *Icterus croconotus/I. jamacaii;* Age, *Agelaioides badius/A. fringillarius.*

2.5 Modelagens de nicho ecológico

Os modelos de nicho ecológico foram obtidos usando o algoritmo da máxima entropia, implementado no programa MaxEnt (Phillips *et al.,* 2006). Para evitar a utilização de beta- regularizadores que causem modelos sub- ou super-ajustados (i.e. modelos que apresentassem áreas de adequabilidade reduzidas ou maiores que a realidade) (Radosavljevic & Anderson, 2014), foram desenvolvidos modelos testes separados para cada população de cada par, onde cada teste apresentou um beta-regularizador individual. Tais modelos foram avaliados quanto à sua performance de acordo com os valores gerais do AUC e os valores gerados para o AUC de treino e teste. O beta-regularizador 4 mostrou-se o melhor em todas as situações, exceto para *Thectocercus acuticaudatus,* cujo melhor beta-regularizador foi o de valor 3. Foram selecionados 25% dos pontos para teste. Para cada população, foram desenvolvidos modelos a partir de 50 réplicas. Ainda, avaliou-se a configuração que melhor representaria a distribuição das espécies de acordo com as variáveis onde escolheu-se a opção "do clamp" devido a seus modelos mais ajustados, com melhores valores de AUC de treino e menores valores de desvio padrão. Ainda, calculamos o sobre-ajuste de cada modelo através da subtração do AUC de treino (calibração) pelo AUC de teste (avaliação) (Warren & Seifert, 2011). Ainda, foram desenvolvidos modelos testes projetados apenas para a própria área de ocorrência de cada espécie, buscando checar a possibilidade de modelos inflados devido ao tamanho da área de estudo (Lobo et al., 2008). Os modelos contínuos obtidos foram então transformados em binários. Para isso, testou-se como limiar as opções *Equal training sensitivity and specificity logistic threshold*, *Maximum training sensitivity plus specificity logistic*, *Minimum training presence logistic threshold* e *10 percentile training presence training omission,* no que a opção *Maximum training sensitivity plus specificity logistic* foi a que apresentou modelos mais ajustados para omissões e comissões.

2.6 Diferenciação de nicho em populações alopátricas

Para avaliar o grau de semelhança entre os nichos ecológicos de cada uma das populações estudadas (Caatinga ou Chaco), utilizamos um teste de aleatorização desenvolvido por Warren et al. (2008) (*Identity test*). Avaliamos os resultados com utilização do 'D' de Schoener (Schoener, 1968). Esta métrica varia de 0 a 1, onde

valores próximos a 0 indicam uma baixa sobreposição de nicho (nichos mais diferenciados) e valores próximos a 1 indicam uma maior sobreposição de nicho (nichos mais parecidos). Ela assume uma probabilidade de distribuição definida sobre o espaço geográfico, onde os *scores* de adequabilidade são proporcionais à abundância das espécies. Esse teste foi calculado a partir de duas metodologias diferentes, incluindo i) Modelos de Nicho Ecológico (MNE) e ii) uma abordagem desenvolvida por Bröenniman et al. (2012), conhecida por PCA-env.

Para os MNEs, é necessário calcular o valor de sobreposição do nicho entre os MNEs gerados para cada par de populações. A hipótese nula é gerada a partir do agrupamento dos dados de adequabilidade georreferenciados para cada população. A identidade dos pontos é então aleatorizada e estes são reagrupados em duas populações com a mesma quantidade de pontos das populações originais. Este processo é repetido 100 vezes. Os valores obtidos são plotados em um histograma e comparados com o valor único de sobreposição dos MNEs reais, no que a posição deste último em relação aos valores do histograma determinará se os nichos são mais diferenciados (valor próximo a 0) ou mais semelhantes (valor próximo a 1).

A análise de ordenação (PCA-env) também utiliza modelos nulos, ordenando as variáveis através de uma análise dos componentes principais (PCA), no lugar de MNEs. Broenniman *et al.* (2012) justificam esta metodologia devido à variação no valor de sobreposição de nicho causada pela extensão e distribuição dos gradientes ambientais na área de estudo e potencialmente devido a artefatos estatísticos não-quantificados, relacionados ao desempenho do modelo. Nesta análise, o espaço ambiental é definido pelos valores ambientais, máximo e mínimo, obtidos dos pontos de ocorrência. Para evitar vieses nos valores de sobreposição de nicho causados pela forma de amostragem, as densidades de ocorrência foram primeiramente suavizadas com uma função Kernel (Kernel gaussiano, largura de banda padrão – o que significa 0.9 vezes o mínimo do desvio padrão e a amplitude do inter-quantil dos dados dividido por 1.34 vezes o tamanho da amostra elevado à quinta potência negativa) (Silverman, 1986 *apud* Broenniman et al., 2012).

2.7 Conservantismo *versus* divergência de nicho

Para avaliar se os nichos das populações alopátrica representam casos de conservantismo ou divergência de nicho, utilizamos o teste conhecido como "*background test*" (Warren et al., 2008), que avalia se os nichos calculados a partir dos valores reais de adequabilidade ambiental são mais ou menos similares do que esperado ao acaso. Também nesse caso, as análises foram desenvolvidas a partir de MNEs (Warren et al., 2008) e a partir de análises de ordenação (PCA-env) (Broenniman et al., 2012). Utilizamos como modelos nulos, 100 pseudoréplicas preparadas a partir da comparação dos pontos de ocorrência de uma população, com pontos de ocorrência obtidos por aleatorização dentro da área de ocorrência da outra população. Na análise de ordenação, os valores foram obtidos de dentro do espaço ambiental (ver acima) e os valores ambientais para a distribuição nula foram providos pelos dois primeiros eixos da PCA. Os valores obtidos foram plotados em um histograma, onde valores próximos a 0 indicam maior diferenciação de nicho, enquanto que valores próximos a 1 indicam maior conservantismo de nicho.

3 RESULTADOS

3.1 Pontos de ocorrência

Após o tratamento dos dados para remoção de vieses espaciais, 68,87% dos 23.406 pontos obtidos foram excluídos, resultando em 7.286 pontos de ocorrência restantes (para as 12 linhagens estudadas). Destes, 4.905 pertenciam às populações do Chaco, enquanto 2.381 pertenciam às populações da Caatinga. Dois terços dos pontos, 76% (5.577) foram obtidos a partir de espécimes de museus e coleções (5.615 do GBIF e 38 do SpeciesLink); 192 representam registros documentados através de gravações disponíveis em arquivos acústicos online (136 do Xenocanto e 56 da Macaulay Library); 416 pontos representam registros documentados através de fotografias, disponíveis em arquivos digitais online (Wikiaves); 897 foram fornecidos pelo CEMAVE (localidades resultantes de publicações, projetos de anilhamento, e observações de campo); 2 foram fornecidos por pesquisadores; e 129 foram obtidos a partir de pesquisas bibliográficas (Tabela 1).

3.2 Modelos de Nicho Ecológico

De maneira geral, os modelos de nicho ecológico obtidos nas modelagens mostraram-se satisfatórios e adequados, sob diferentes aspectos. Houve taxas relativamente baixas de omissões (falta de predição para áreas com localidades ocupadas). Os valores de AUC (Treino) foram também relativamente elevados (média de 0,881 ± 0,08) (Tabela 2). Não foi encontrada uma grande diferença entre a influência das variáveis para a geração dos modelos entre uma área e outra com exceção da altitude. Sete populações do Chaco tiveram essa variável como a mais influente para o modelo (*Nothura, Phacellodomus, Schoeniophylax, Stigmatura, Suiriri, Xolmis* e *Agelaioides),* enquanto que nenhuma população da Caatinga foi influenciada por essa variável na geração dos modelos. A precipitação anual foi importante para seis populações da Caatinga (*Nothura, Myrmorchilus, Pseudoseisura, Stigmatura, Xolmis e Agelaioides*), mas para apenas uma população do Chaco *(Myrmorchilus).* Ainda, quatro populações da Caatinga (*Thectocercus, Xiphocolaptes, Pseurodeisura* e *Agelaioides)* e uma população do Chaco (*Pseudoseisura*) foram influenciadas pela radiação solar; e quatro populações do Chaco (*Myrmorchilus, Pseudoseisura, Xolmis* e *Agelaioides)* e uma população da Caatinga (*Phacellodomus)* foram principalmente influenciadas pela Isotermia na geração dos modelos.

A maioria dos modelos apresentou áreas de significante adequabilidade ambiental para além da distribuição conhecida da população modelada (comissões). Para as aves do Chaco, a Caatinga foi recuperada frequentemente (75% dos casos, 9 de 12) (Figs. 3, 4, 6, 7, 9-13), seguida por áreas de Floresta Atlântica em 58% dos casos (7 de 12) (Figs. 3, 5, 7, 8, 10-13), por regiões do Peru em 41% dos casos (5 de 12) (Figs. 3, 7, 9, 12-13), por áreas ao norte da Venezeuela em 16% dos casos (2 de 12) (Figs. 2 e 4), além de e por áreas nas ilhas do Caribe, norte da Patagônia, e as savanas de Roraima em 8% dos casos (1 de 12) (Fig. 2). Para as aves da Caatinga, diferentes regiões do Chaco foram recuperadas em mais de 91% dos casos (11 das 12 especies) (Figs. 2-4, 6-13). Outra região que foi frequentemente apontada foi a Venezuela, recuperada em 75% dos casos (9 das 12 especies) (Figs. 2, 4, 6, 7, 9-13). As savanas de Roraima foram recuperadas em pouco mais de 41% dos casos (5 de 12) (Figs. 2, 6, 7, 11, 12, 13), os vales secos do Peru apareceram em 75% dos casos (9 de 12) (Figs. 2-4, 7, 9-13) e as FSS da América Central apareceram em 41% dos casos (5 de 12) (Figs. 5-7, 12 e 13).

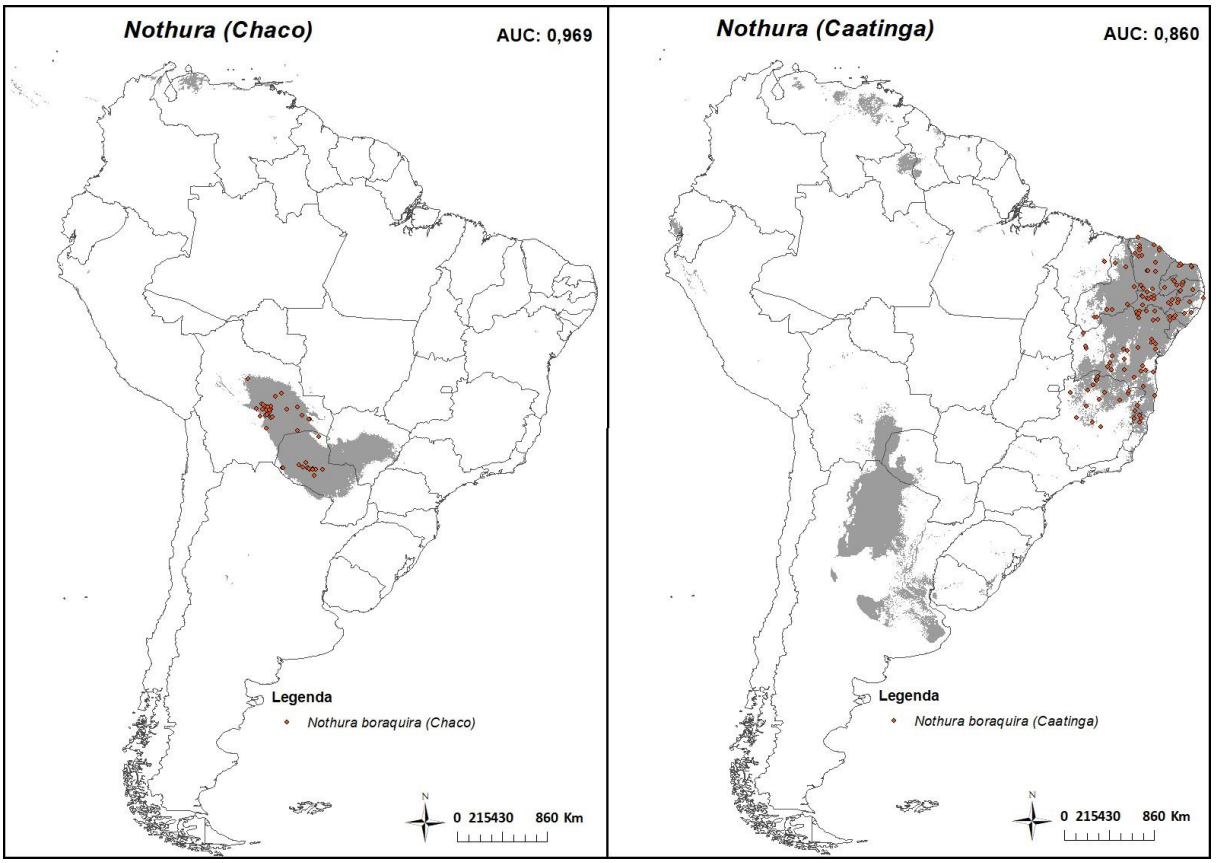

Figura 2: Distribuição modelada para *Nothura boraquira* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic).* Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

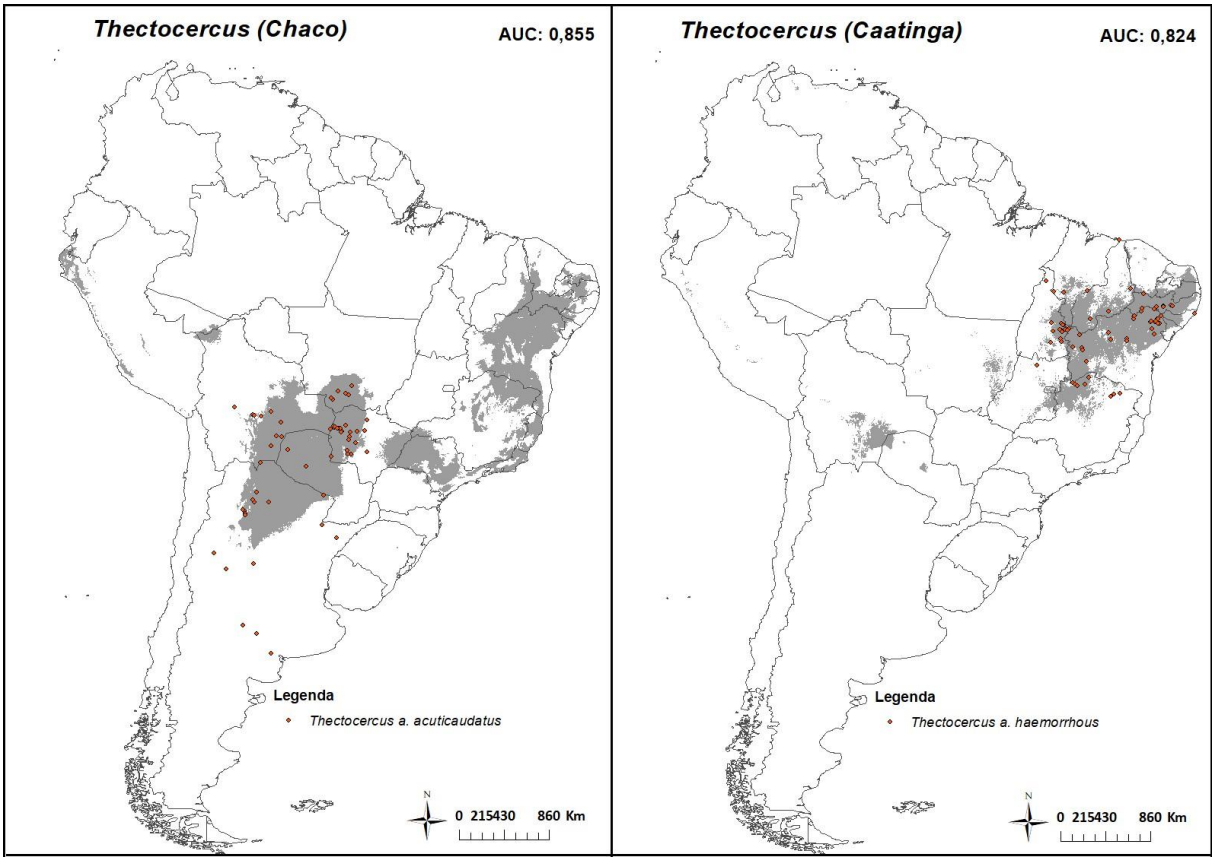

Figura 3: Distribuição modelada para *Thectocercus acuticaudatus* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

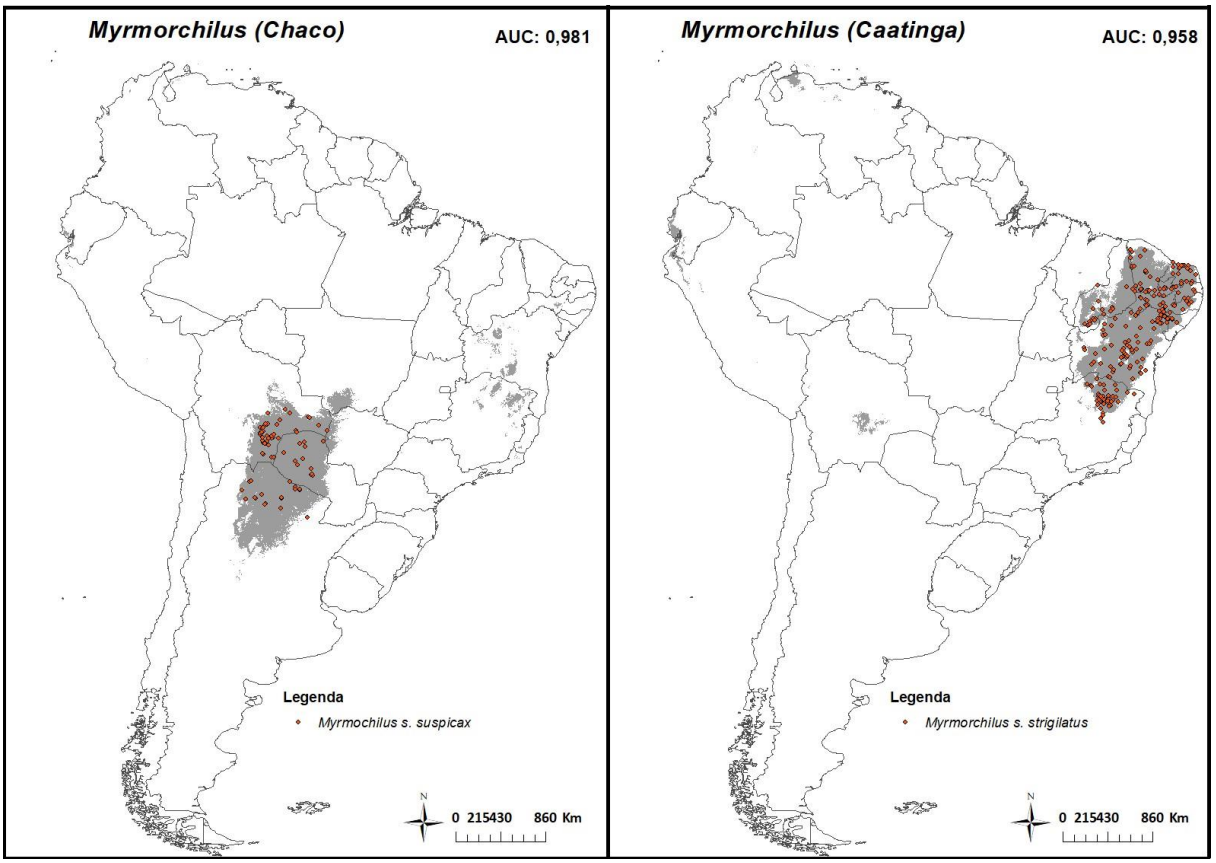

Figura 4: Distribuição modelada para *Myrmorchilus strigilatus* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

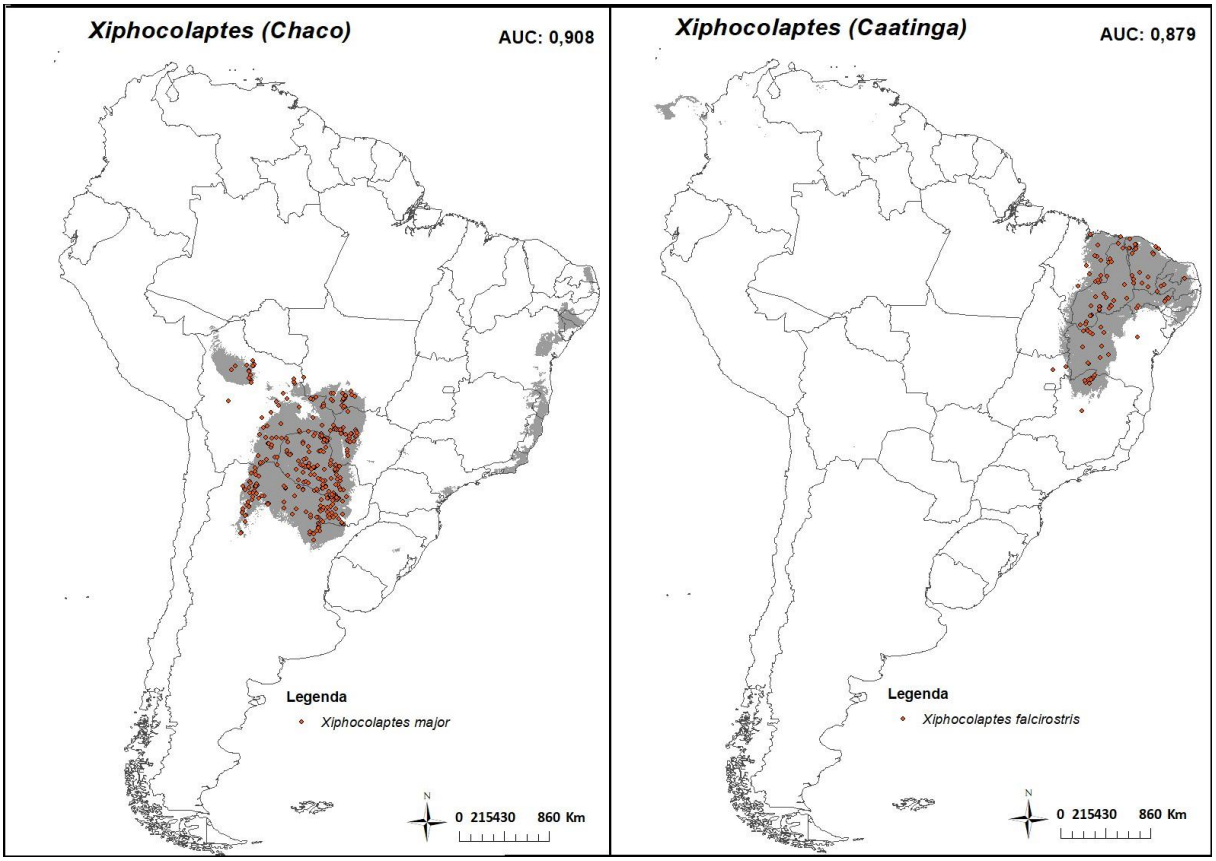

Figura 5: Distribuição modelada para *Xiphocolaptes major* e *Xiphocolaptes falcirostris* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

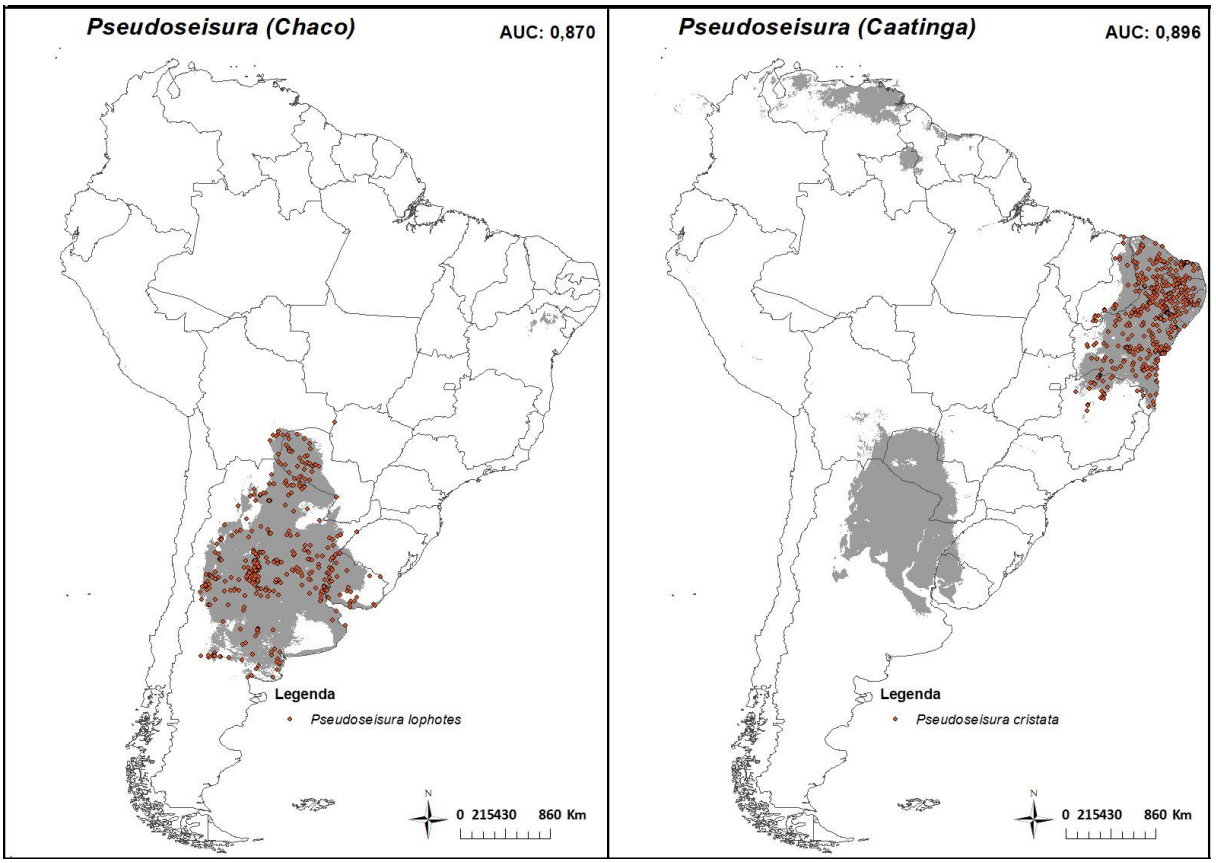

Figura 6: Distribuição modelada para *Pseudoseisura lophotes* e *Pseudoseisura cristata* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

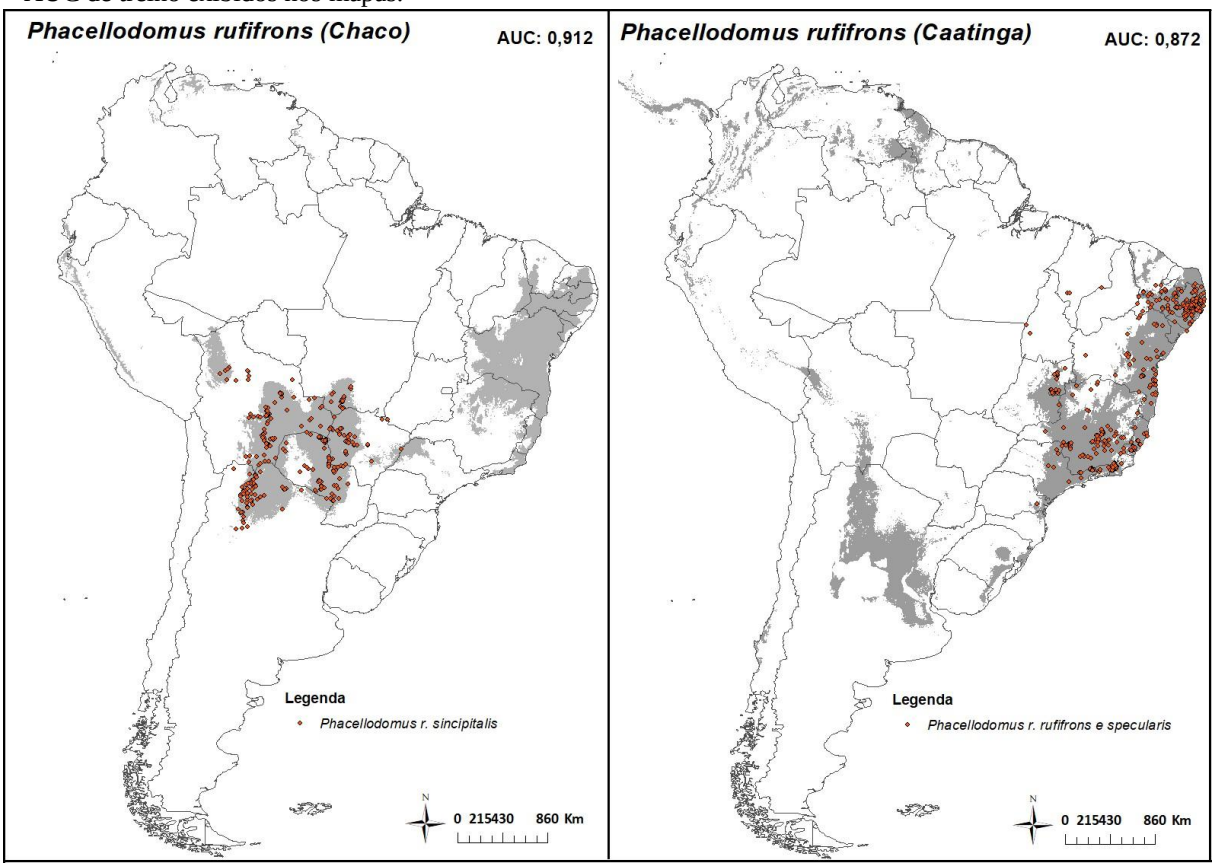

Figura 7: Distribuição modelada para *Phacellodomus rufifrons* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

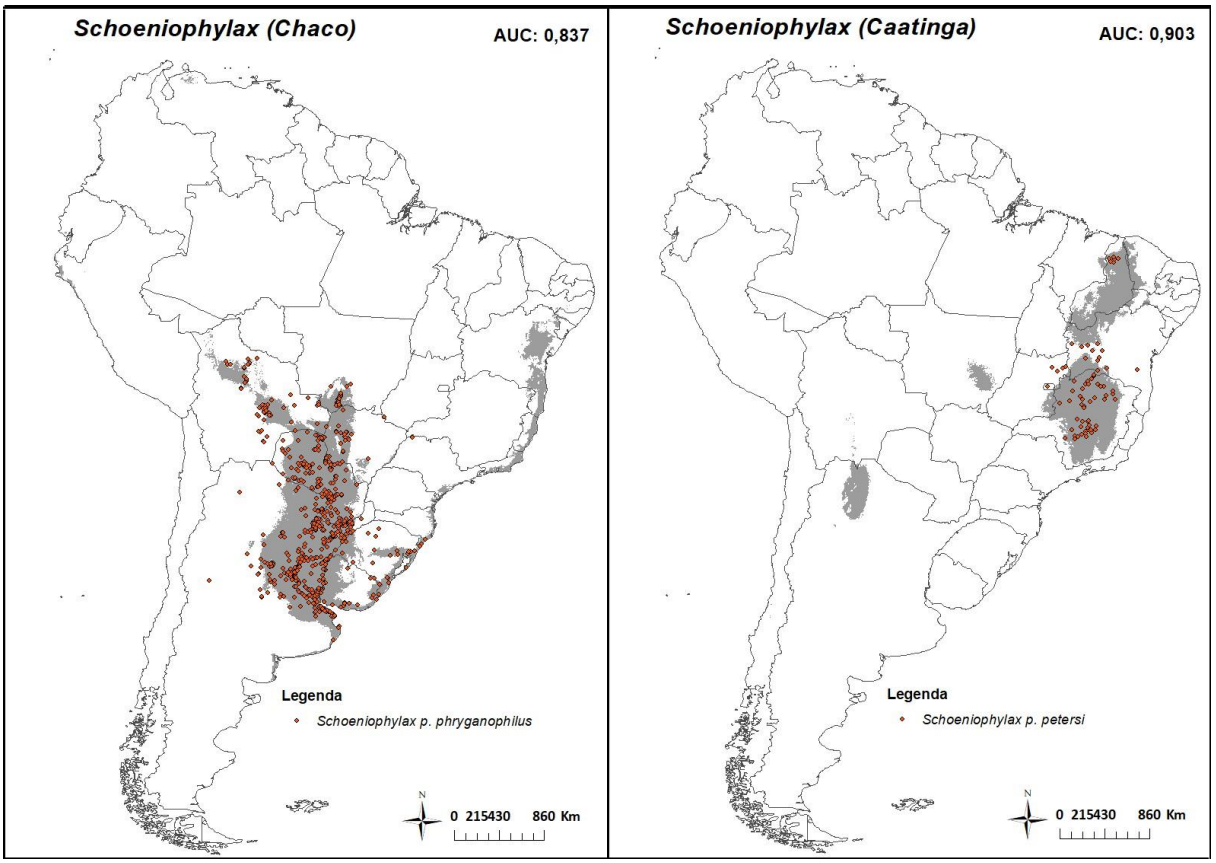

Figura 8: Distribuição modelada para *Schoeniophylax phryganophilus* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

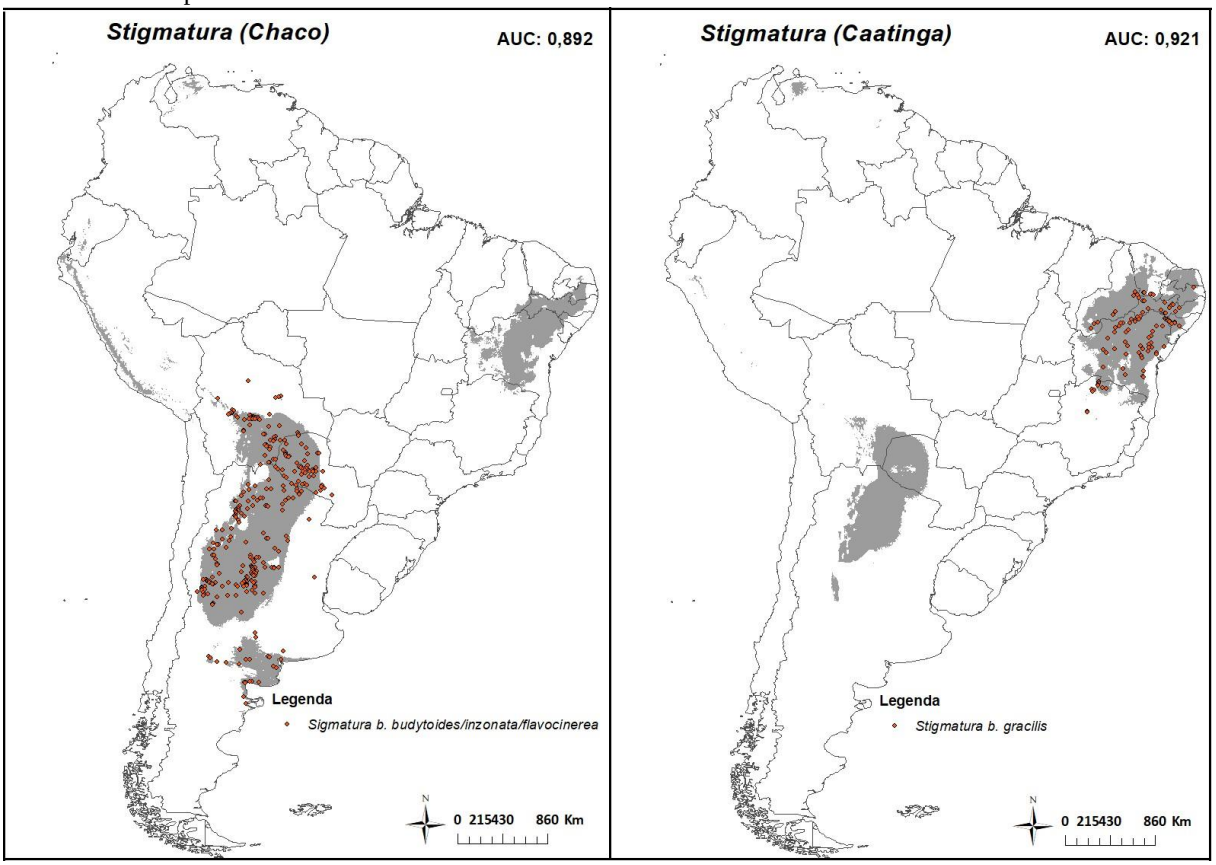

Figura 9: Distribuição modelada para *Stigmatura budytoides* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

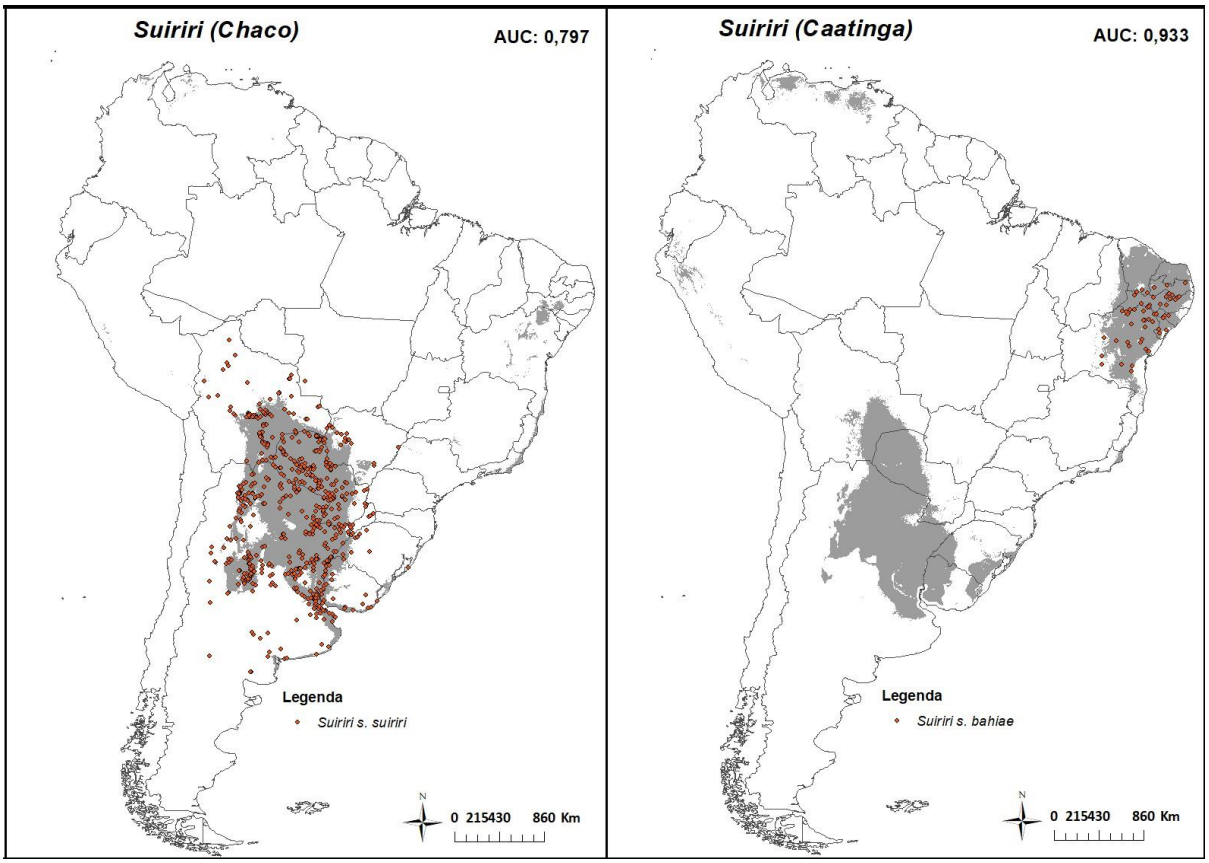

Figura 10: Distribuição modelada para *Suiriri suiriri* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

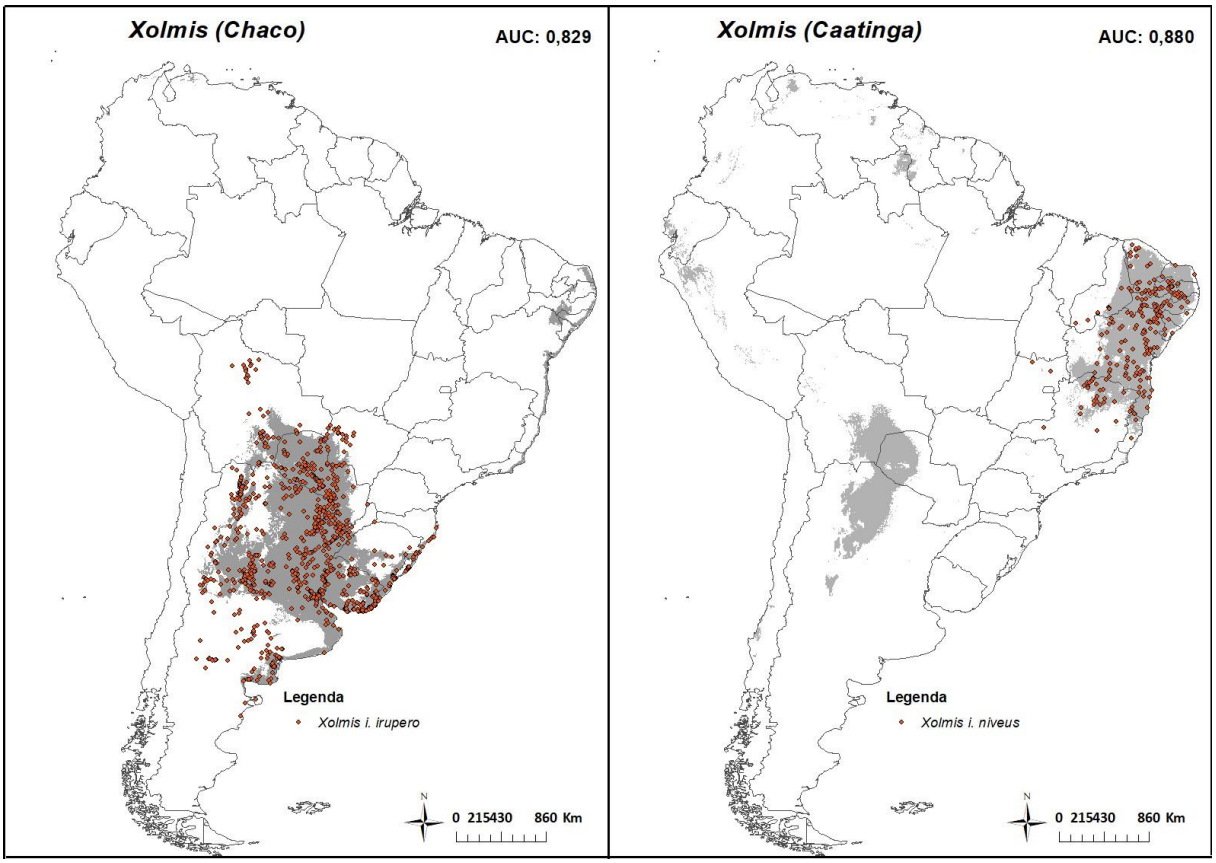

Figura 11: Distribuição modelada para *Xolmis irupero*na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

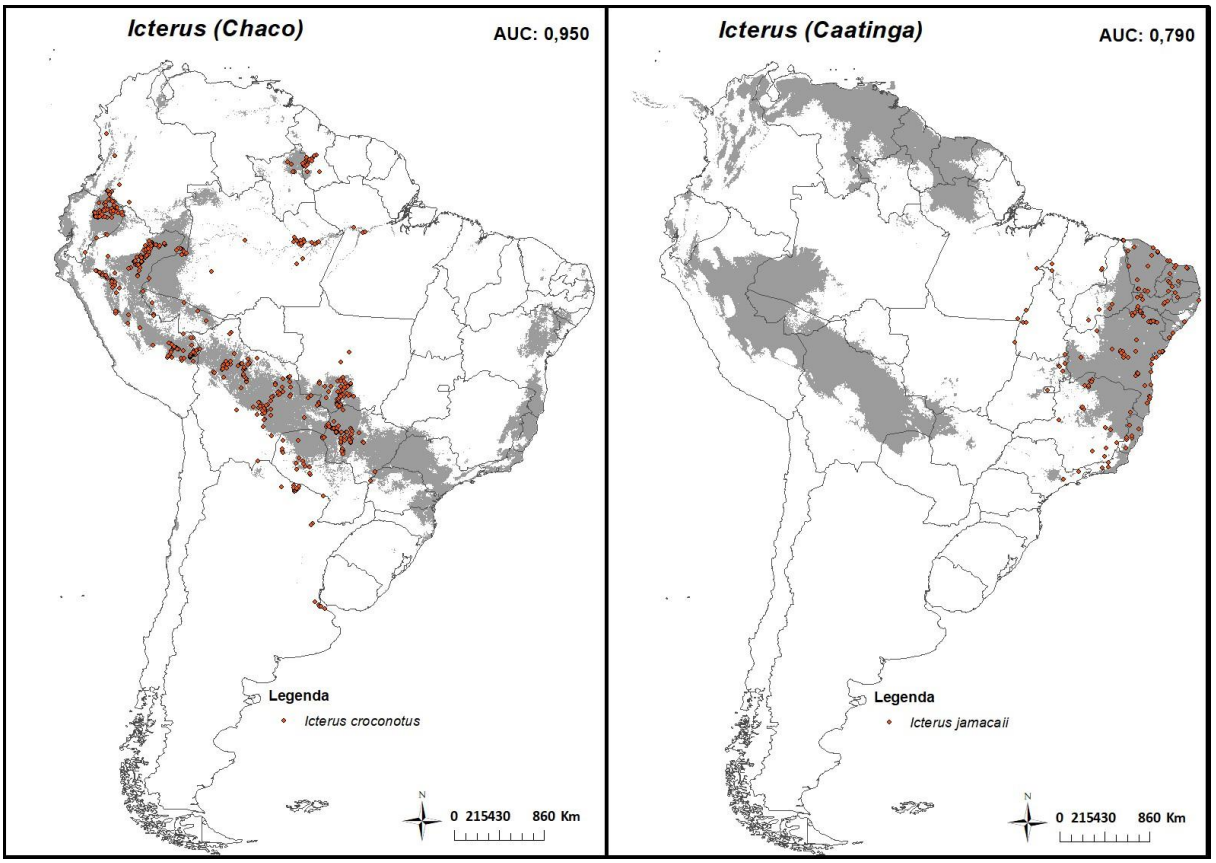

Figura 12: Distribuição modelada para *Icterus croconotus* e *Icterus jamacaii* na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

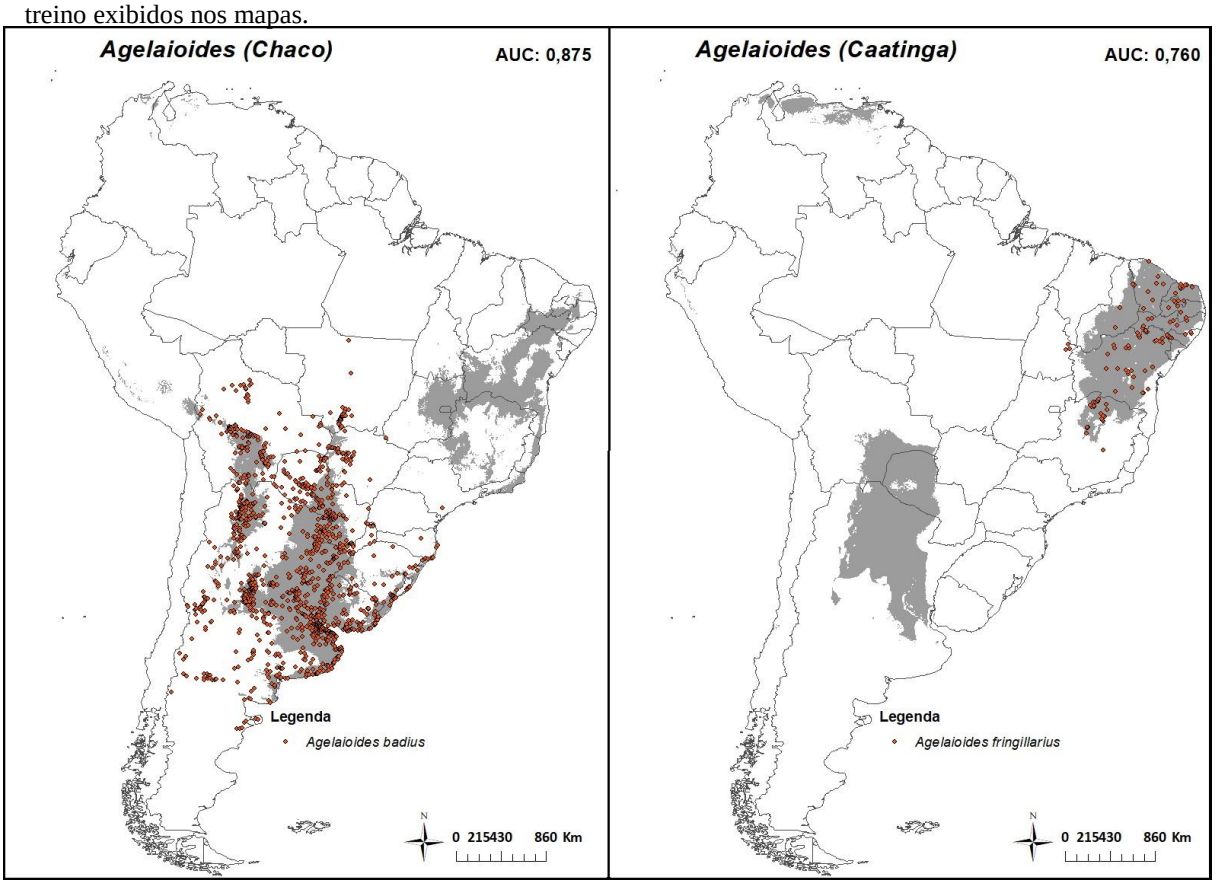

Figura 13: Distribuição modelada para *Agelaioides badius* e Agelaioides fringillarius na América do Sul usando Maxent e aplicando o limiar do *Maximum training sensitivity plus specificity (logistic)*. Valores de AUC de treino exibidos nos mapas.

3.3 Conservantismo *versus* divergência de nicho na Caatinga e no Chaco

As populações apresentaram um nível de sobreposição de nicho que variou de 0,1 a 0,53 (média de 0,33 ± 0,15), quando levando em consideração os MNEs; e de 0,28 a 0,61 (média de 0,42 ±0,12), quando levando em consideração os modelos de nicho no espaço multivariado (PCA-env), resultado corroborado pelas projeções de densidade baseadas nessa metodologia (Tabela 3, Fig. 15). As duas metodologias não estão correlacionadas significativamente (Pearson, $R^2 = 0,34$; $p = 0,27$), e portanto devem ser avaliadas em forma separada.

Os componentes principais (PCs) utilizados tiveram uma influência média de 62,28% nos modelos (Tabela 4), onde os PCs 1 apresentaram maior influência das variáveis relacionadas com a precipitação, aridez e altitude, enquanto os PCs 2 apresentaram maior influência das variáveis relacionadas com a temperatura, vegetação e velocidade do vento.

Os resultados dos testes de identidade de nicho (Figs. 16-18) para ambas as metodologias rejeitaram a hipótese nula de que os nichos seriam equivalentes entre as populações da Caatinga e do Chaco para os 12 pares de táxons/populações focados. Em todos os casos, a diferença foi significativamente diferente, apresentando um valor de significância de 0.0198 ($p<0.05$; teste não-paramétrico para aleatorizações).

Quando levando em consideração os testes de similaridade de nicho, baseados em ambas as metodologias (MNEs e PCA-env), a comparação entre as distribuições nulas e as taxas de sobreposição encontradas para cada par apontaram para conservantismo de nicho em vários dos casos estudados. Utilizando os MNEs, observamos que em 11 dos 12 casos estudados (todos, exceto *Stigmatura budytoides*), as aves da Caatinga encontram que as condições ambientais no Chaco são mais semelhantes do que esperar-se-ia ao acaso (Conservantismo de nicho). Este número cai para 7 de 12, quando é utilizada a metodologia das PCA-env. Da mesma forma, utilizando os MNEs dos mesmos 11 pares, as populações do Chaco encontram condições ambientais mais semelhantes do que o acaso, quando sua distribuição é modelada para a Caatinga. Os resultados obtidos pelas PCA-env sugerem esse resultado para 9 espécies. Para as espécies cujos valores não são significativos, isto indica que as condições ambientais da Caatinga e o Chaco são tão diferentes, quanto

poderia se esperar ao acaso. Em dois casos (população de *Nothura boraquira* do Chaco em relação a Caatinga e população de *Stigmatura budytoides* da Caatinga, em relação ao Chaco) apresentaram valores marginalmente significativos (p=0.059) (Tabela 5, Figs. 19-22).

Tabela 3: Valor de sobreposição do nicho observado para cada par de populações / táxons de aves com distribuição alopátrica na Caatinga e no Chaco, para ambas as metodologias.

Par de táxons	**Schoener's D (MNE)**	**Schoener's D (PCA-env)**
Nothura boraquira Caa/ N. boraquira Cha	0,53	0,31
Thectocercus a. haemorrhous/ T. a. acuticaudatus	0,35	0,34
Myrmorchilus s. strigilatus/ M. s. suspicax	0,29	0,31
Xiphocolaptes falcirostris/X. major	0,12	0,29
Pseudoseisura cristata/P. lophotes	0,45	0,43
Phacellodomus r. rufifrons e specularis/P. r. sincipitalis	0,41	0,58
Schoeniophylax p. petersi/S. p. phryganophilus	0,09	0,58
Stigmatura budytoides gracilis/S. b. budytoides, inzonata e flavocinerea	0.10	0,61
Suiriri s. bahiae/S. s. suiriri	0,50	0,29
Xolmis i. niveus/X. i. irupero	0,33	0,37
Icterus jamacaii/I. croconotus	0,53	0,48
Agelaioides fringillarius/A. badius	0,45	0,35

Tabela 4: Importância dos componentes principais para geração da análise de PCA-env.

Linhagem	**PC1 (%)**	**PC2 (%)**	**Soma (%)**
Nothura	30,10	26,40	56,50
Thectocercus	40,50	20,90	61,40
Myrmorchilus	30,80	26,40	57,20
Xiphocolaptes	39,30	24,10	63,40
Pseudoseisura	43,70	23,60	67,30
Phacellodomus	35,80	23,90	59,70
Schoeniophylax	45,90	18,70	64,60
Stigmatura	39	18,30	57,30
Suiriri	39,50	24,40	63,90
Xolmis	40,50	24,80	65,30
Icterus	43,40	23,90	67,30
Agelaioides	40,80	22,70	63,50
Média	39,02	22,88	62,28 ± 3,834255

Tabela 5: Valores de significância (*p*) resultantes do teste de similaridade (*Background test*) para as populações de aves que ocorrem na Caatinga e no Chaco. Valores significativos apontam para conservantismo de nicho.

	Caatinga ➔ Chaco		Chaco ➔ Caatinga	
Par de táxons	MNE	PCA-Env	MNE	PCA-Env
Nothura boraquira	**0.0198**	**0.0396**	**0.0198**	0.0594*
Thectocercus acuticaudatus	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**
Myrmorchilus strigilatus	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	0.8514
Xiphocolaptes falcirostris / X. major	**0.0198**	0.7326	**0.0198**	**0.0198**
Pseudoseisura cristata /P. lophotes	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**
Phacellodomus rufifrons	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**
Schoeniophylax phryganophilus	**0.0198**	0.7524	**0.0198**	**0.0198**
Stigmatura budytoides	0.7828	0.0594*	0.9108	**0.0198**
Suiriri suiriri	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**
Xolmis irupero	**0.0198**	0.13861	**0.0198**	**0.0198**
Icterus jamacaii/I. croconotus	**0.0198**	0.3168	**0.0198**	**0.0198**
Agelaioides fringillarius /A. badius	**0.0198**	**0.0198**	**0.0198**	0.1782

*: valores marginalmente significativos para conservantismo de nicho.

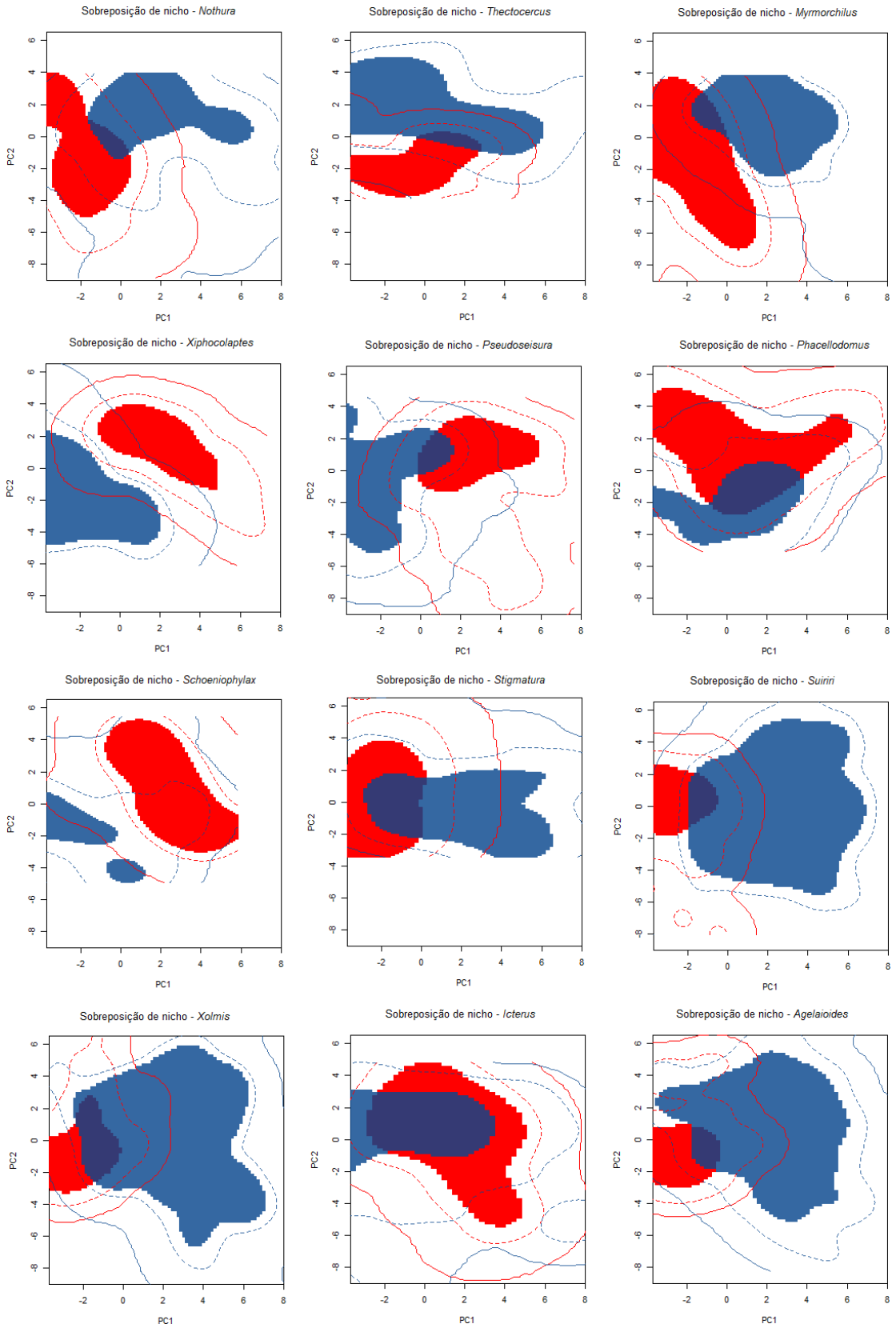

Figura 15: Projeções das extenções de nicho realizado das populações da Caatinga (vermelho) em relação às populações do Chaco (azul) para as 12 linhagens focadas no estudo, evidenciando a sobreposição de nicho entre as populações para os 2 primeiros eixos da PCA. Contornos vermelhos e azuis representam as condições climáticas disponíveis para as populações na América do Sul. Contornos sólidos e pontilhados representam 100% e 50% das condições climáticas mais frequentes.

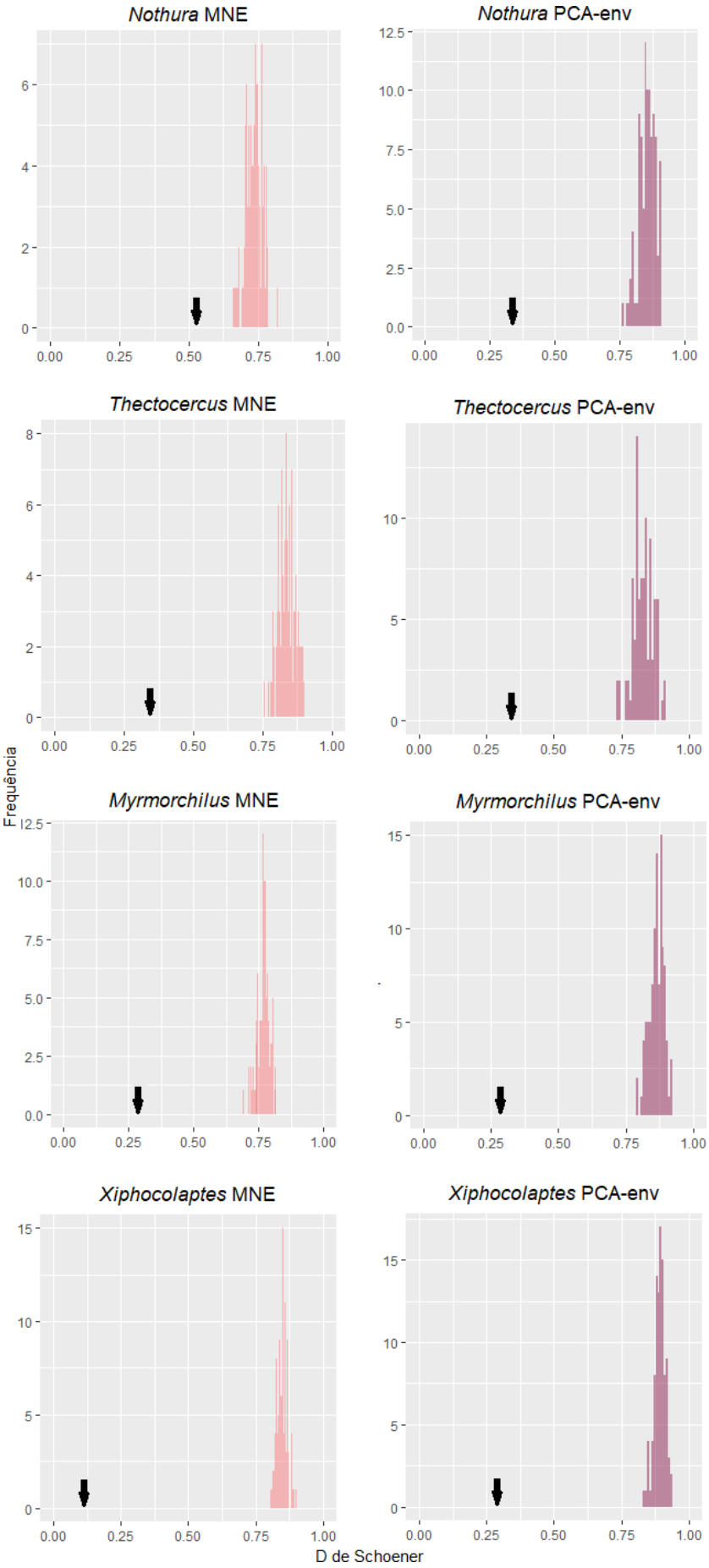

Figura 16: Histogramas dos resultados para o teste de identidade, mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada para as populações da Caatinga e Chaco. Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

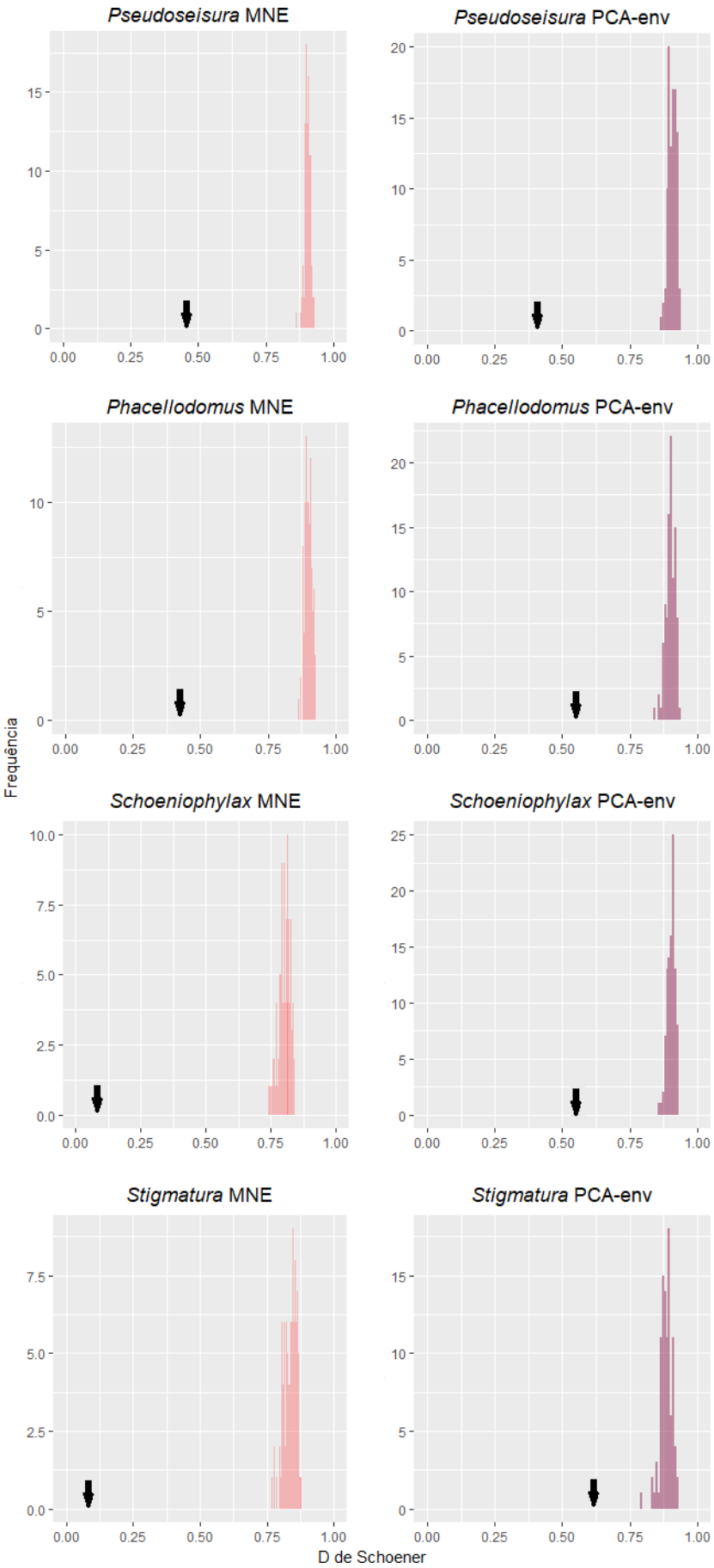

Figura 17: Histogramas dos resultados para o teste de identidade, mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada para as populações da Caatinga e Chaco. Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

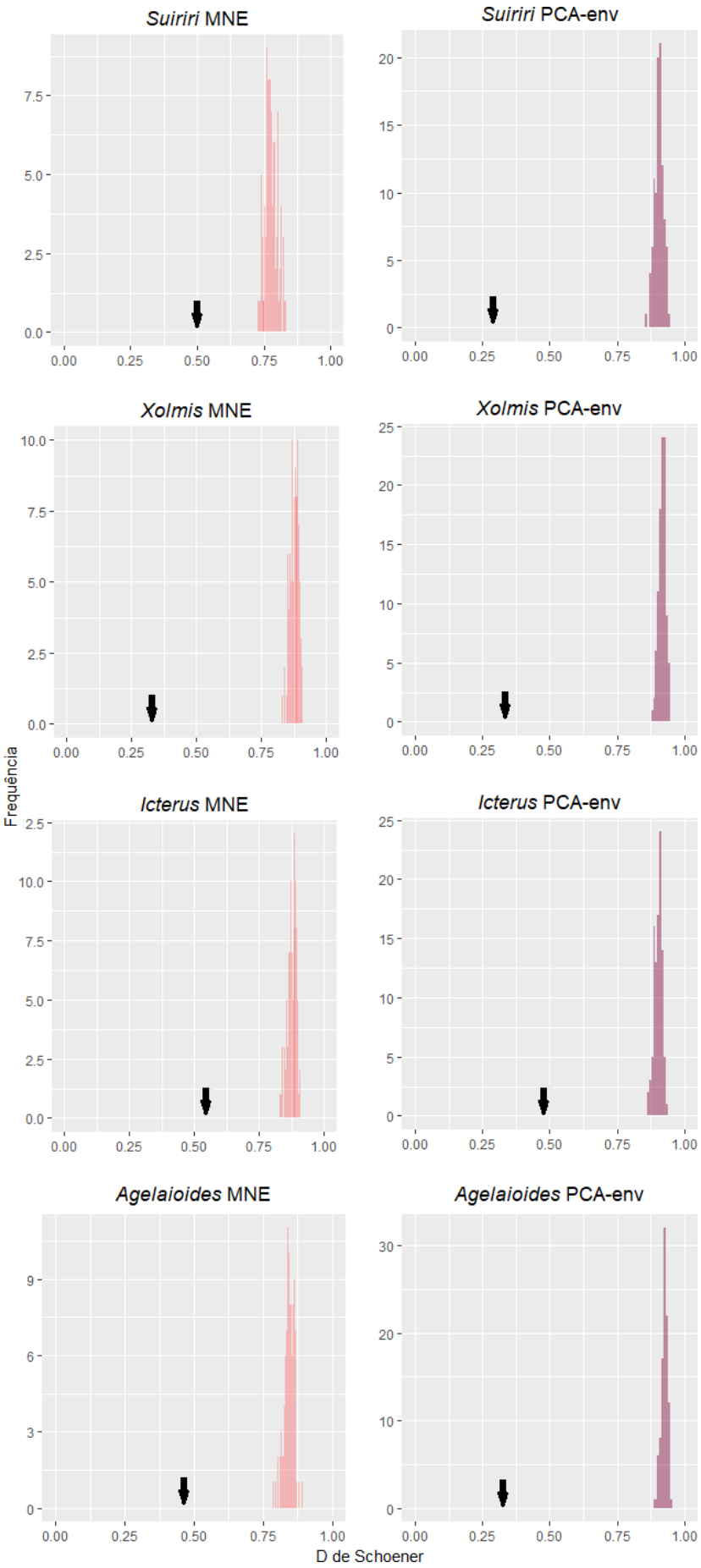

Figura 18: Histogramas dos resultados para o teste de identidade, mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada para as populações da Caatinga e Chaco. Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

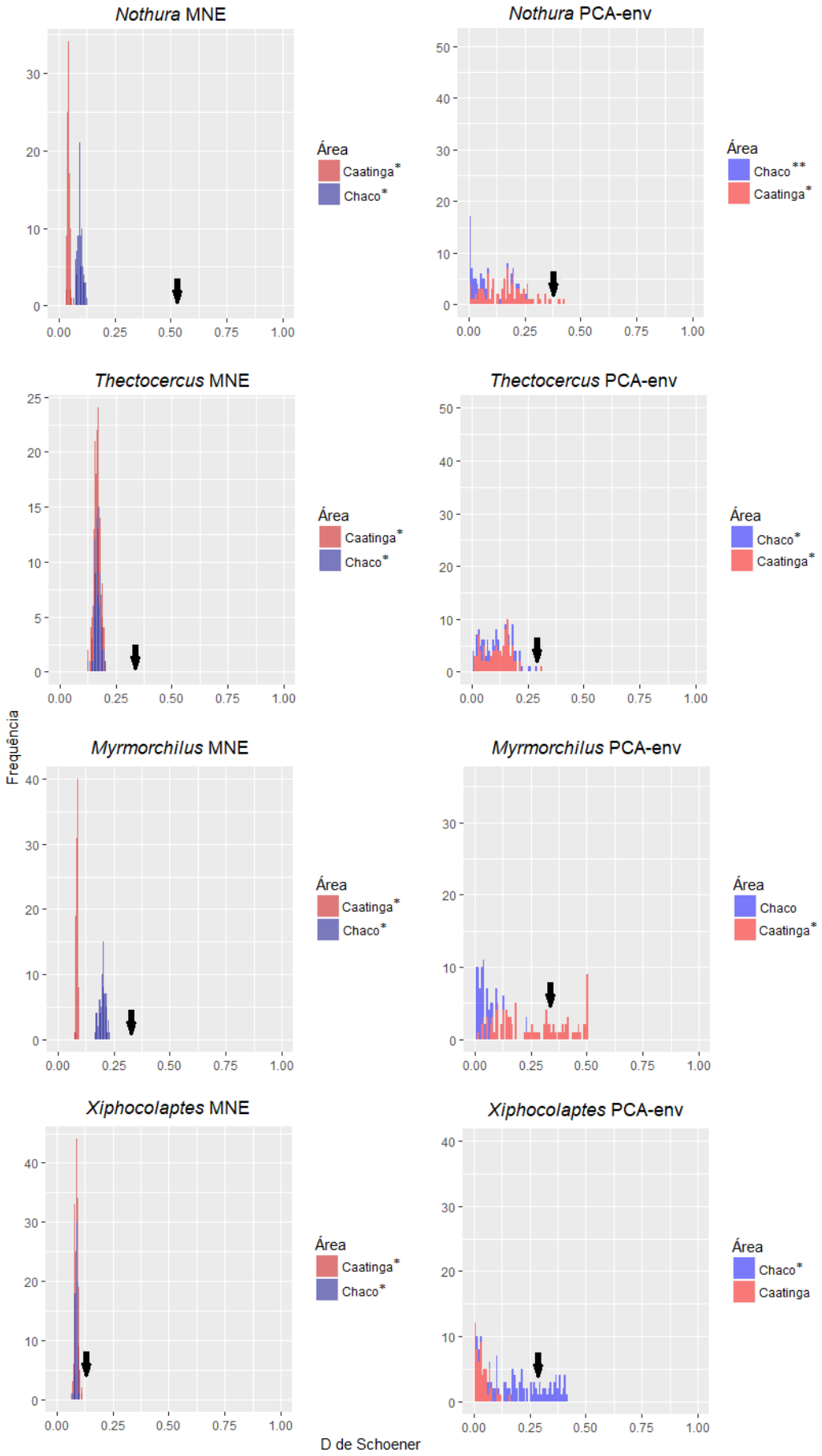

Figura 19: Histogramas exibindo os resultados para o Teste de similaridade de nicho (Background test), mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada. Barras vermelhas: populações da Caatinga em relação à distribuição nula do Chaco; Barras azuis: populações do Chaco ém relação à distribuição nula da Caatinga. Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

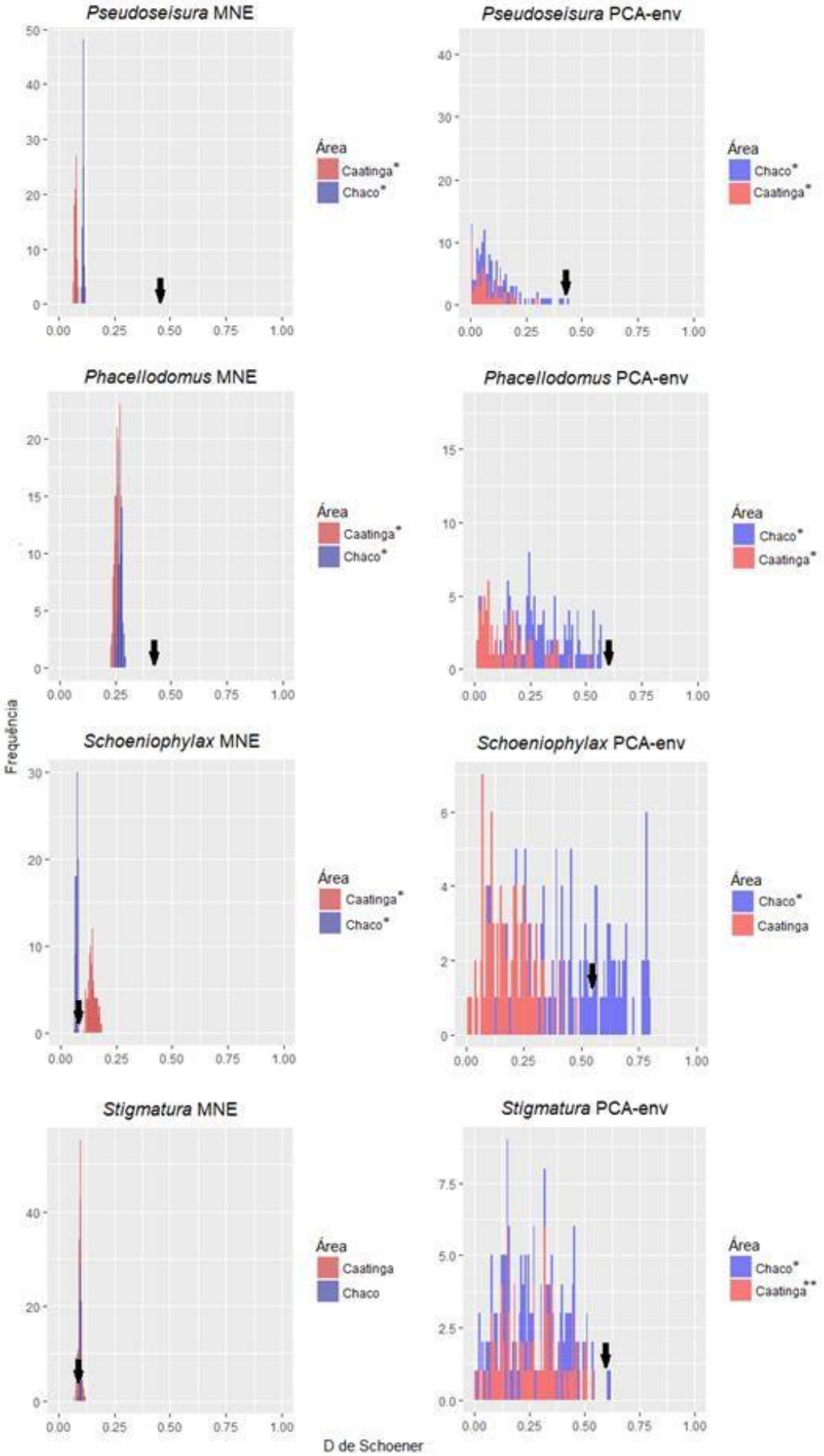

Figura 20: Histogramas exibindo os resultados para o Teste de similaridade de nicho (Background test), mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada. Barras vermelhas: populações da Caatinga em relação à distribuição nula do Chaco; Barras azuis: populações do Chaco ém relação à distribuição nula da Caatinga Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

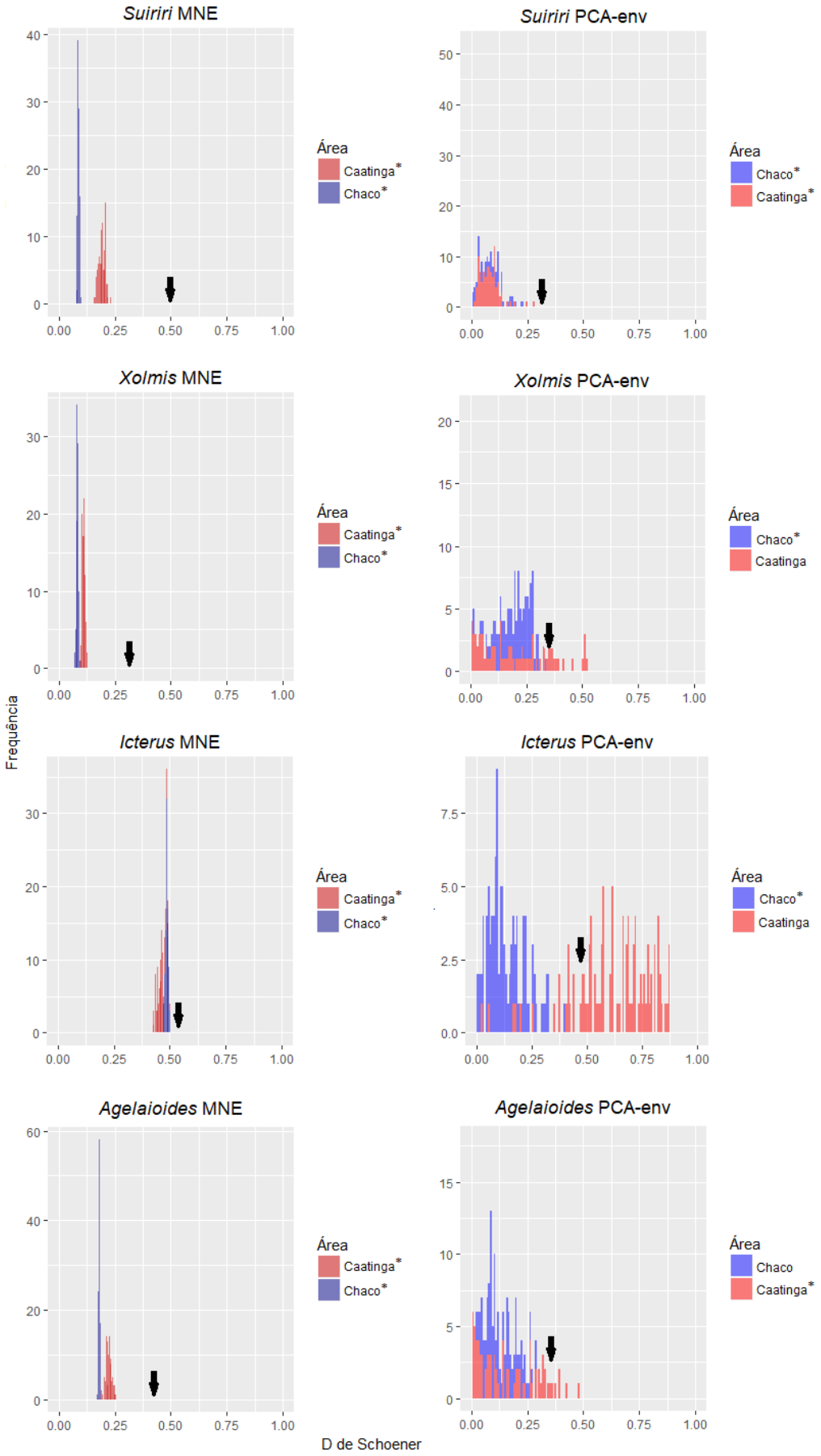

Figura 21: Histogramas exibindo os resultados para o Teste de similaridade de nicho (Background test), mostrando a sobreposição de nicho observada (seta) em relação à sobreposição de nicho simulada. Barras vermelhas: populações da Caatinga em relação à distribuição nula do Chaco; Barras azuis: populações do Chaco ém relação à distribuição nula da Caatinga Histogramas à esquerda foram obtidos através de Modelos de Nicho Ecológico (MNEs), e à direita através de análise multivariada (PCA-env).

4 DISCUSSÃO

Este trabalho representa o primeiro estudo do tipo em avaliar o grau de diferenciação dos nichos ecológicos em pares de táxons com distribuições alopátricas nas duas principais florestas secas da região Neotropical. A presença de populações/táxons de aves com populações isoladas na Caatinga e no (Gran) Chaco foi observada pela primeira vez por Short (1975) e estudada posteriormente por Prado (1991), entretanto nenhuma análise formal foi realizada com estas espécies. A questão principal deste trabalho foi entender se estas populações de aves, por habitarem duas regiões separadas por mais de 1300 km, encontram nichos ecológicos muito diferenciados nestas duas florestas, sugerindo que as populações alopátricas ocupam nichos distintos, caracterizando casos de divergência de nicho. Tal situação indicaria que as populações possam estar sofrendo mudanças adaptativas que as permitam ocupar novos ambientes. Por outro lado, convergência de nicho sugere que as populações encontraram ambientes com condições ambientais similares e não há a necessidade de mutações adaptativas para ocupar as duas regiões em questão.

Nossos resultados são claros em apontar casos de convergência de nicho na maior parte das aves avaliadas. Com apenas uma excessão (*Stigmatura budytoides*), os casos estudados, que compõem 12 linhagens diferentes de sete famílias de aves distintas, apontaram que as populações de aves que ocorrem na Caatinga e no Chaco ocupam nichos mais semelhantes do que seria esperado ao acaso, pelo menois através de uma das metodologias utilizadas. O acaso refere-se à variação natural de quaisquer duas regiões diferentes, que tendem a ser diferentes simplesmente por serem distantes (Warren et al., 2008). De forma geral, as duas metodologias utilizadas apontaram resultados semelhantes, mas houve diferenças em alguns casos. Por exemplo, a sobreposição de nicho segundo os MNE foi menor para *Stigmatura budytoides* e a maior segundo o PCA-env (61). De fato, o grau de correlação dos resultados obtidos segundo as duas metodologias não foi significativa, sugerindo que ambas as análises oferecem perspectivas diferentes para responder a mesma questão. Tal diferença nos valores de sobreposição entre as metodologias reflete a característica na forma como estas avaliam o espaço de nicho. Enquanto a análise desenvolvida por Warren (2008) trabalha em função da comparação de áreas de adequabilidade no espaço geográfico, a análise desenvolvida por Broenniman (2012) trabalha em função

da comparação de nicho no espaço ambiental. A primeira tende a considerar muitos *pixels* como adequados, que não foram ocupados e não serão considerados na segunda metodologia. De forma que quanto maior as áreas de adequabilidade encontradas no espaço geográfico, maior tenderá a ser o valor de sobreposição de nicho. Porém, apesar dessa tendência, os valores variam de acordo com a porcentagem de adequabilidade encontrada pelas populações em cada *pixel*, de forma que tal tendência não é uma regra.

Os modelos de nicho desenvolvidos recuperaram as distribuições potenciais das espécies estudadas, e muitas vezes incluíram a distribuição da sua população alopátrica, sugerindo que estas possuem suas distribuições geográficas influenciadas de forma substancial pelas condições ambientais focadas no estudo. As comissões apresentadas podem ser interpretadas como a diferença entre o nicho fundamental e o nicho realizado (Kozak & Wiens, 2006). Nesse caso, áreas de elevada adequabilidade ambiental não ocupada podem indicar a incapacidade das espécies em se dispersar entre as duas áreas, a dificuldade de se estabelecer por interações intra-específicas como a exclusão competitiva, ou ainda extinções locais (Kozak & Wiens, 2006; Lobo et al., 2008). Na maioria dos casos, as populações recuperaram áreas de significativa adequabilidade para a área de ocorrência do seu par focado no estudo, de outras subespécies não utilizadas no estudo ou mesmo para outras áreas de FSS (Pennington et al., 2009, del Hoyo et al., 2015). Tal fato indica que esses ambientes representam um bioma único, como tem sido sugerido por diversos autores (Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000, Silk, 2018). Ainda corroborando com tal hipótese, 71% dos modelos (17 de 24) recuperaram áreas de outras FSS neotropicais, além da Caatinga e o Chaco (Figs. 2-13).

Uma questão importante é avaliar se a proximidade ecológica está relacionada com a proximidade genética (ou o tempo que estas populações permaneceram isoladas). Infelizmente, não existem dados genéticos para responder esta pergunta, mas resultados preliminares sugerem que não há uma correlação clara entre o nível de divergência ecológica e a divergência genética (L. N. Naka, com. pess). Estes estudos em andamento mostram que as subespécies de *Phacellodomus rufifrons* estudadas neste trabalho se separaram no Plesitoceno, entre 0.24-0.56 M.a. atrás (Corbett, 2017). As duas populações estudadas apresentaram conservantismo de nicho para

ambas as metodologias, sugerindo que tais populações apresentaram conexões relativamente recentes. Tal espécie possui um padrão de distribuição semelhante ao apresentado pelas subespécies de *Thectocercus acuticaudatus,* o que reforça a ideia de que as FSS neotropicais (e consequentemente, a Caatinga e o Chaco) foram conectadas no passado. Ainda, estudos em andamento para *Myrmorchilus strigilatus* e *Stigmatura budytoides* encontraram monofilias entre as populações desses ambientes e tempos de divergência de 0.37–0.92 M.a e 0.3-1.78 M.a, respectivamente (Freitas, 2015; Menezes, 2016). Tais estudos sugerem a ocorrência de um evento vicariante durante o Plioceno que causou a quebra da conexão entre esses ambientes. Este evento teria ocorrido numa velocidade maior do que a velocidade de adaptação das espécies às novas condições ambientais, resultando na fragmentação da distribuição ancestral (Wiens, 2004).

A manutenção do nicho ecológico ancestral por essas linhagens sugere que os fenômenos evolutivos atuando na diferenciação em subespécies e espécies estão ocorrendo devido à mutações neutras no fenótipo e genótipo desses grupos e não de mudanças adaptativas. Essa hipótese poderia ser confirmada através de estudos envolvendo dados moleculares e fenotípicos. Assim, nós sugerimos o desenvolvimento de estudos que avaliem a correlação entre a variação genética e a variação de nicho; estudos que levem em consideração padrões eco-morfológicos como a regra de Bergmann (aves em locais mais frios tendem a ser maiores) ou regra de Clogger (aves de ambientes mais unidos, tendem a ser mais escuras), etc.

.

5 CONCLUSÃO

Os resultados para ambas metodologias usadas apontaram que na maior parte dos casos, existe um claro conservantismo de nicho entre as populações alopátricas. Estes resultados sugerem que o atual padrão de distribuição destas populações se encaixa com a tolerância natural das espécies, e não representam casos de diferenciação ecológica. Concluímos que as diferenças observadas no fenótipo e genótipo das populações isoladas, possivelmente sejam o resultado de mudanças neutras e não o resultado direto de adaptações às características ambientais de ambos ecossistemas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvarado-Serrano, D. F., & Knowles, L. L. (2014). Ecological niche models in phylogeographic studies: Applications, advances and precautions. *Molecular Ecology Resources*, *14*(2), 233–248. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12184

Anderson, R. P., & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, *222*(15), 2796–2811. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011

Andrade-lima, D. (1982) Present-day forest refuges in northeastern Brazil; pp. 245-251. In: Prance, G.T. (ed.), Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.

Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, *275*, 73–77. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., … Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(4), 481–497. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x

Brown J.L. (2014) SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic, and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, https://doi.org/10.1111/2041-210X.12200

Bucher, E.H., Saravia Toledo, C., (2001) Restauracion y manejo sustentable del Gran Chaco. In: Primack, R., Roız, R., Feinsinger, P., Dirzo, R., Massardo, F. (Eds.), Fundamentos de conservacion biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Econômica, México, pp. 579–580.

Caetano, S., Prado, D., Pennington, R. T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R., & Naciri, Y. (2008). The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: Inferences from the genetic structure of the tree Astronium urundeuva (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, *17*(13), 3147–3159. https://doi.org/10.1111/j.1365- 294X.2008.03817.x

Casteleti, C. H., Silva, J. M. C., Santos, A., & Tabarelli, M. (2000). Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. Report presented to *Workshop "Avaliação e Identificação de Ações Prioritárias para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade da Caatinga* http://www.biodiversitas.org/caatinga

Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(Supplement_2), 19651–19658. https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106

Corbett, E. C. (2017). Phylogeography of the Rufous-fronted Thornbird (Phacellodomus rufifrons), with Implications for South American Dry Forest Biogeography. Monography. Harvard University. Massachussets.

Darwin, C. (1859). The Origin of Species. *The Pennsylvania State University*, 448 p. https://doi.org/10.5117/9781904633785

Donoghue, M. J., & Edwards, E. J. (2014). Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 547–572. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905

del Hoyo, J., Eliot, A., Sargatal, J., Christie D., de Juana E. (2015). Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions. Barcelona.

Edwards, S. V., Kingan, S. B., Calkins, J. D., Balakrishnan, C. N., Jennings, W. B., Swanson,
W. J., & Sorenson, M. D. (2005). Speciation in birds: Genes, geography, and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*, 6550–6557. https://doi.org/10.1073/pnas.0501846102

Fick, S. E. and R. J. Hijmans. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology.

Freitas, L. V. (2015). História evolutiva e divergência de nicho de *Myrmorchilus strigilatus*: Um táxon endêmico de duas florestas secas neotropicais. Monografias. Universidade Federal de Pernambuco. Recife.

Geraldes, A., Basset, P., Smith, K. L., & Nachman, M. W. (2011). Higher differentiation among subspecies of the house mouse (Mus musculus) in genomic regions with low recombination. *Molecular Ecology*, *20*(22), 4722–4736. https://doi.org/10.1111/j.1365- 294X.2011.05285.x

Giulietti, A. M., Neta, A. L., du B., Castro, A. A. J. F., Gamarra-Rojas, C. F. L., Sampaio, E.
X. S. B., Virgínio, J. F., ...Harley, R. M. (2004). Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Fonseca, M. T. & Lins, L. V. (Ed.). *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação.* Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 48-90.

Holt, R. D. & Gomulkiewicz, R. (2004). Conservation Implications of Niche Conservatism and Evolution in Heterogeneous Environments. In: Evolutionary Conservation Biology, eds. Ferrière R, Dieckmann U & Couvet D, pp. 244–264. Cambridge University Press. c International Institute for Applied Systems Analysis

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*(0), 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2006). Does Niche Conservatism Promote Speciation? a Case Study in North American Salamanders. *Evolution*, *60*(12), 2604. https://doi.org/10.1554/06-334.1

Lobo, J. M., Jiménez-valverde, A., & Real, R. (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, *17*(2), 145–151. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x

Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution. Cambridge: Harvard University Press.

Menezes, H. S. G. (2016). Filogeografia comparada e estrutura genética de populações isoladas de aves do Rio Branco, RR. Monografias. Universidade Federal de Pernambuco. Recife.

Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*,*17*(1), 67–88. https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435

Oliveira, J. A. de, Gonçalves, P. R. & Bonvicino, C. R. Mamíferos da Caatinga. (2004). In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Ed.). *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, 275-333.

Olmos, F., Silva, W. A. de G., & Albano, C.G. (2005). Aves em oito áreas de Caatinga no Sul do Ceará e Oeste de Pernambuco, Nordeste do Brasil: composição, riqueza e similaridade. *Papéis Avulsos de Zoologia.* São Paulo: 45(14), 179-199

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., … Kassem, K. R. (2000). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, *51*(11), 933. https://doi.org/10.1641/0006- 3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Prado, D. E. (1991) A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. PhD thesis, University of St Andrews, St Andrews. In press.

Prado, D. E., & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *80*(4), 902. https://doi.org/10.2307/2399937

Pennington, R. T., Prado, D. E., Pendry, C. A., & Botanic, R. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes, 261–273.

Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-filho, A. (2009). Woody Plant Diversity ,

Evolution and Ecology in the Tropics : Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327

Peterson, A. T. (2009). Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of evidence. *Frontiers of Biogeography*, *1*, 19–25.

Phillips, S. (2008). A Brief Tutorial on Maxent. *AT&T Research*, *3*, 1–38. https://doi.org/10.4016/33172.01

Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, *41*(4), 629–643. https://doi.org/10.1111/jbi.12227

Rosa, R. S., Menezes, N. A., Britiski, H. A., Costa, W. J. E. M. & Groth, F. (2003) Diversidade, padrões de distribuição e conservação dos peixes da Caatinga. In. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Ed.). *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, 135-180.

Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Ed.). *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, 181-236.

Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., Deering, D. W., Harlan, J.C. Monitoring the vernal advancement of retrogradation of natural vegetation. Greenbelt: National Aerospace Spatial Adminitration, 1973. 371p. MD:, NASA/GSFC Type III, Final Report. Disponível em <http://ntrs.nasa.gov/archive/nasa/casi.ntrs.nasa.gov/19730017588.pdf>.

Schoener, T. W. (1968). The Anolis Lizards of Bimini : Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology Society of America*, *49*(4), 704–726.

Searcy, C. A., & Shaffer, H. B. (2016). Do Ecological Niche Models Accurately Identify Climatic Determinants of Species Ranges? *The American Naturalist*, *187*(4), 423–435. https://doi.org/10.1086/685387

Shpak, M. (2005). The role of deleterious mutations in allopatric speciation. Evolution, 59(7), 1389–1399. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01789.x

Short, L. L. (1975). A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *154*, 163–352.

Slik, J. W. F., Franklin, J., Arroyo-Rodríguez, V., Field, R., Aguilar, S., Aguirre, N., … Zang, R. (2018). Phylogenetic classification of the world's tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(8), 1837–1842. https://doi.org/10.1073/pnas.1714977115

Valeriano, M. de M. (2008). TOPODATA: guia de utilização de dados geomorfométricos locais. São José dos Campos: INPE. Disponível em

http://www.dsr.inpe.br/topodata/);

Silva, J. M. C. da, Souza, M. A. de, Bieber, A. G. D. & Caio, J. C. (2003). Aves da Caatinga: status, uso do habitat e sensitividade. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Ed.). *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, 237-273.

Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, *62*(11), 2868–2883. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, *33*(3), 607–611. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x

Werneck, F. P. & Colli, G. R. (2006). The lizard assemblage from seasonally dry tropical forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, *33*(11), 1983–1992. https://doi.org/10.1111/j.1365- 2699.2006.01553.x

Werneck, F. P., Costa, G. C., Colli, G. R., Prado, D. E. & Jr, J. W. S. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence, 272–288. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x

Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisted: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, *58*(1), 193–197. https://doi.org/10.1111/j.0014- 3820.2004.tb01586.x

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., … Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology.*EcologyLetters*, *13*(10), 1310–1324. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x

Zanella, F. C. V. (2000). The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. *Apidologie*, *31*, 579–592. https://doi.org/10.1051/apido:2000148

Zanella, F. C. V. & Martins, C. F. (2003) Abelhas da Caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Ed.). *Ecologia e conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, 75-134.