

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de
quelônios continentais da América do Sul, seus processos
geradores e suas consequências para a conservação.**

Guth Berger Falcon Rodrigues

Brasília, 2014

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação.

Guth Berger Falcon Rodrigues.

Dr. Guarino Rinaldi Colli (Orientador).

Universidade de Brasília – DF.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito necessário para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

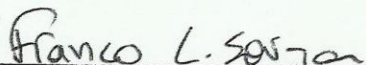
Brasília, fevereiro de 2014.

GUTH BERGER FALCON RODRIGUES

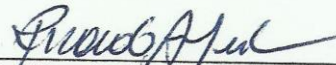
Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação.

Dissertação realizada com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Comissão Examinadora:



Dr. Franco Leandro de Souza.
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. – Membro titular externo



Dr. Ricardo Bomfim Machado.
Universidade de Brasília.
Membro titular interno



Dr. Reuber Albuquerque Brandão.
Universidade de Brasília.
Membro Suplente

Dr. Guarino Rinaldi Colli.
Universidade de Brasília
Orientador-Presidente da banca.

Brasília, 27 de fevereiro de 2014.

Ficha Catalográfica

Falcon, Guth Berger

Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação.

69 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Ecologia. Instituto de Ciências Biológicas - Universidade de Brasília.

1. Padrão de diversidade 2. Quelônios 3. Conservação

I. Universidade de Brasília. Instituto de Ciências Biológicas. Departamento de Zoologia.

Como citar este trabalho:

Falcon, G. B. (2014). Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Programa de Pós-graduação em Ecologia. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília. Brasília-DF. 64 pp.

Agradecimentos

Inicialmente, agradeço à Universidade de Brasília pelas oportunidades fornecidas ao longo de minha graduação e pós-graduação, tendo grande importância em minha formação profissional. Em seguida gostaria de agradecer à CAPES pela bolsa de mestrado e ao RAN-ICMBio por toda a atenção prestada.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pelas oportunidades e pela busca da excelência em ensino e pesquisa. Acompanhar de perto as reuniões de colegiados e da comissão ampliou minha visão sobre a carreira acadêmica. Agradeço aos amigos discentes do programa com quem aprendi muito em nossas conversas, em sala de aula ou em botecos. Desejo à vocês todo o sucesso possível.

Aos amigos da vida (109 sul, SCAP, Basquete, UFG, CABIO entre outros), agradeço por todos os momentos juntos. Peço desculpa pelas vezes que não pude estar junto por causa de meus estudos, mas garanto que, independentemente dos caminhos da vida, vocês poderão sempre contar com minha amizade.

Aos amigos da CHUNB, se eu tiver contribuído ao menos com 1% para o crescimento do grupo dos 100% que o grupo me fez crescer, já me sinto realizado pelo período que estive presente. Desejo a todos vocês, meus amigos, muito sucesso e espero que continuemos trabalhando em muitos projetos juntos. Em especial, à Ana Hermínia Bello, Fernanda Werneck e ao Gabriel Costa pelos conselhos na dissertação; e principalmente ao grupo das tartarugas - Habib, Marcela Brasil, Gabriel Horta (meu primeiro orientador), Jéssica dos Anjos, Glauber Cunha, Thiago Barros – somente quem trabalhou em nosso projeto sabe o quanto foi divertido, desgastante, trabalhoso e interessante trabalhar com *Acanthochelys spixii* no Parque Nacional de Brasília -“Vamo lá Time!!!”.

Agradeço ao Prof. Guarino Rinaldi Colli, por todo o período dedicado na minha formação profissional, incluindo: disciplinas, iniciação científica, congressos, expedições de

coleta e o mestrado. Sempre incentivando para que eu fizesse o melhor possível entre as perguntas e análises em nossos trabalhos. Um grande amigo que a vida profissional me trouxe e que espero levar essa parceria e amizade para o resto da vida.

Manifesto também imensa gratidão à minha família e namorada, que por mais que discordassem das minhas escolhas profissionais, sempre apoiaram minhas decisões, tornando possível a realização deste trabalho. Vocês são muito especiais para mim, para todas as conquistas da minha vida lá estarão vocês como responsáveis diretos ou indiretos, merecedores de todo o crédito. Sempre amarei vocês.

Por fim, agradeço a todos os pesquisadores que coletaram as informações de campo que permitiram que este trabalho fosse realizado, pois sei o quanto isso é trabalhoso. Espero que este estudo contribua para avanços nas pesquisas e conservação dos quelônios da América do Sul.

Sumário

Resumo	1
Abstract	2
Padrões e processos geradores da diversidade de quelônios continentais da América do sul, e suas consequências para a conservação.	
Capa	3
Resumo	4
Introdução	6
Métodos.....	14
<i>Coleta de dados</i>	14
<i>Modelos de distribuição das espécies</i>	14
<i>Cálculo dos padrões de diversidade</i>	15
<i>Análises estatísticas</i>	17
Resultados	18
Discussão	20
Referências Bibliográficas	25
<i>Tabelas</i>	25
<i>Legendas das Figuras</i>	49
<i>Figuras</i>	51
<i>Apêndices</i>	58

Resumo

Compreender os padrões e os determinantes da distribuição da biodiversidade é uma questão central em ecologia, que deixou de ser somente teórica para se tornar subsídio para tomadores de decisão, em especial pela necessidade de medidas urgentes para conter a crise da biodiversidade de forma planejada e sistemática. O presente estudo investiga padrões de diversidade de quelônios continentais da América do Sul, bem com suas singularidades e determinantes. Foram compilados da literatura registros de ocorrência e informações biológicas (filogenia e traços funcionais) de 46 espécies, para identificar padrões de riqueza, diversidade filogenética e diversidade funcional. Essas três métricas tiveram sua estruturação espacial definida por mapeamento de autovetores espaciais, para retirar o viés da autocorrelação espacial. Foram empregadas regressões lineares para investigar as relações entre as métricas; regressões múltiplas de cada métrica com preditores ambientais para testar hipóteses de processos contemporâneos que determinam a diversidade; e regressões parciais para definir a contribuição espacial, ambiental e residual dos modelos. As três métricas seguiram o gradiente latitudinal de diversidade e foram fortemente correlacionadas entre si. A análise dos preditores ambientais corroborou as hipóteses dinâmica água-energia e disponibilidade de energia como determinante das três métricas de diversidade. Preditores de importância secundária corroboraram as hipóteses de estresse e estabilidade ambiental como responsáveis pela distinção dos três componentes da diversidade. Singularidades observadas pela espacialização dos resíduos das regressões lineares indicaram locais onde as métricas diferem do esperado, sugerindo prioridades secundárias para a conservação. Os preditores ambientais e espaciais explicaram grande parte dos padrões de diversidade, mas indícios da influência de aspectos históricos devem ser considerados para a compreensão da diversidade de uma linhagem antiga e com baixas taxas evolutivas.

Abstract

Understanding the biodiversity distribution patterns and process is a central issue in ecology, that is no longer merely theoretical to be a source for decision makers, especially because the necessity of urgent measures to contain the biodiversity conservation crisis in a systematic and plain way. This present study investigates patterns of diversity of continental South American turtles, as well as their singularities and determinants. Occurrence records and biological information (phylogenies and functional traits) were compiled from literature of 46 species of turtles to find patterns of richness, phylogenetic diversity and functional diversity. These three diversity metrics were spatially structured by spatial eigenvector mapping which allowed removing the spatial autocorrelation bias, the linear regression between metrics and of the multiple regressions of each metric explained by environment predictors that represent the hypothesis of the determinants contemporary process of the diversity; and partial regressions to define environmental, spatial and residuals contribution of the models. The three metrics followed the latitudinal gradient and were strongly correlated. The environment predictors corroborate the hypothesis water-energy dynamic and availability-of-energy as determinants of South American turtles diversity. The predictors of secondary representativity indicate that the hypothesis of the environmental stress and stability are the reason of distinction among the three metrics of diversity. These singularities have been observed with spatialization of the residuals of the linear regression, indicating where the metrics differ of the richness expected for the continent, and suggest secondary priorities for turtles conservation, the most threatened vertebrates group in the world on the continent over the strong anthropic impact. The environmental and spatial predictors explained the most part of diversity patterns. Anyhow evidences of the influence of historical aspects should be considered for understanding the biodiversity patterns of an ancient lineage with low evolutionary rates.

Formato de submissão: Diversity and Distributions – em 15/02/2014

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1472-4642](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1472-4642)

Tipo do artigo: Biodiversity Research and Reviews

Padrões e processos geradores da diversidade de quelônios continentais da América do sul, e suas consequências para a conservação.

Guth Berger Falcon¹ e Guarino Rinaldi Colli²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, Distrito Federal, Brasil. [guth.berger@gmail.com].

² Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, Distrito Federal, Brasil. [grcolli@unb.br] (autor para corresponder).

RESUMO

Objetivo: Investigar os padrões e processos determinantes da diversidade de espécies de quelônios continentais sul-americanos.

Local: América do Sul.

Métodos: Compilamos registros de ocorrência e informações biológicas (filogenia e traços funcionais) de 46 espécies para confecção de mapas dos padrões de riqueza (SR), diversidade filogenética (PD) e funcional (FD). Construimos mapeamentos de autovetores espaciais para definir a estrutura espacial dos padrões e retirar o efeito da autocorrelação espacial sobre (1) regressões lineares entre as métricas para avaliar a singularidade de cada componente da diversidade; (2) regressões múltiplas e seleção de modelos médios de cada métrica de diversidade contra os preditores ambientais que representam as hipóteses de processos contemporâneos determinantes e (3) regressões parciais para identificar a contribuição espacial e ambiental para explicação dos padrões.

Resultados: Os padrões de diversidade seguiram o gradiente latitudinal e tiveram forte relação positiva entre si ao longo do continente. Refletida na predição de processos ecológicos determinantes; em que evapotranspiração real, temperatura e precipitação média mais explicaram os três padrões. Porém a SR e FD foram negativamente preditas pela variação anual da temperatura, a SR foi negativamente predita pela evapotranspiração potencial e a PD foi negativamente predita pela a precipitação mínima do mês mais seco e a temperatura mínima do mês mais frio. Os fatores ambientais e espaciais explicaram em torna de 90% de explicação das métricas de diversidade.

Principais conclusões: Os quelônios apresentaram baixa redundância funcional e histórica com relação à riqueza ao longo do continente. A relação entre as métricas indicou prioridades primárias e secundárias para conservação. As hipóteses da dinâmica água-energia e disponibilidade de energia determinaram a diversidade (SR, FD e PD), as hipóteses

associadas à resistência fisiológica a climas extremos e sazonais são responsáveis pela distinção dos três componentes da diversidade, fortemente determinados por fatores contemporâneos, mas com indícios de influência histórica.

Palavras-chaves: América do Sul, diversidade filogenética, diversidade funcional, Gradiente latitudinal, macroecologia, padrão de riqueza, processos contemporâneos, processos históricos, Testudines.

INTRODUÇÃO

Mapear a diversidade é um dos maiores objetivos da Ecologia, na tentativa de compreender a distribuição das espécies no tempo e espaço (Pianka, 1966; Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003; Moser *et al.*, 2005; Wiens, 2011). Como a diversidade não está distribuída homoganeamente no espaço geográfico, com regiões de diferentes níveis de endemismo, simpatria e composição de espécies (Pianka, 1966; Bini *et al.*, 2004; Whittaker *et al.*, 2005), diversas hipóteses surgiram para explicar os processos responsáveis pelos padrões de diversidade. Essas hipóteses envolvem tanto fatores (bióticos e abióticos) contemporâneos quanto histórico-evolutivos como determinantes da distribuição atual das espécies (Willig *et al.*, 2003; Wiens *et al.*, 2006). A compreensão dessa questão adquiriu maior importância perante a crise da biodiversidade, que evidencia taxas alarmantes de perda de espécies associados ao baixo conhecimento sobre o número de espécies existentes (déficit Linneano), das suas relações de parentesco (déficit Darwiniano) e das suas distribuições geográficas (déficit Wallaceano), especialmente nos trópicos (Lomolino, 2004; Whittaker *et al.*, 2005; Bini *et al.*, 2006).

A maioria destas hipóteses sobre a distribuição da diversidade foi formulada a partir do gradiente latitudinal de riqueza, onde regiões de menor latitude possuem maior riqueza de espécies que regiões de maiores latitudes (Pianka, 1966; Stevens, 1989; Hawkins & Diniz-Filho, 2004; Hillebrand, 2004). Muitas hipóteses foram sugeridas para explicar tal gradiente, todas buscando entender (explicitamente ou implicitamente) o potencial diferenciado das taxas de especiação, dispersão e extinção entre diferentes regiões, porém muitas delas são consideradas pouco explicativas globalmente, argumentos circulares ou de baixo suporte empírico (Willig *et al.*, 2003; Wiens, 2011).

Dentre as hipóteses históricas, quatro se destacam como boas preditoras do gradiente latitudinal de diversidade (Hillebrand, 2004; Wiens & Donoghue, 2004; Stevens, 2006). A

hipótese de tempo prediz que, após severos eventos de perturbação, é necessário um tempo para que processos de sucessão e processos evolutivos ajustem a diversidade (Pianka, 1966; Richerson & Lum, 1980). Por exemplo, os eventos de glaciação foram mais severos em regiões temperadas que tropicais, exigindo mais tempo para o estabelecimento de um clímax nas altas latitudes em relação às baixas latitudes, que são presumivelmente mais estáveis (Mittelbach *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2008; Davies *et al.*, 2011). A hipótese do efeito do tempo de especiação prevê maior diversidade de espécies em clados que colonizaram uma determinada área há mais tempo que outros, de colonização mais recente, por desfrutarem de maior tempo para sua diversificação (Stephens & Wiens, 2003; Stevens, 2006; Wiens *et al.*, 2011).

A hipótese da taxa líquida de diversificação (taxa de especiação subtraída da taxa de extinção de uma área), medida pelo log do número de espécies de um clado dividido pela sua idade, propõe que clados de regiões tropicais apresentam maior taxa diversificação do que os de regiões temperadas (Magallon & Sanderson, 2001; Hawkins *et al.*, 2007; Ricklefs, 2007; Wiens, 2011). A hipótese do conservantismo de nicho sugere que a maioria das linhagens surgiu nos trópicos e que seus descendentes tendem a manter as características dos ancestrais; logo maior número de espécies é adaptado às condições tropicais, assumindo o conceito de nicho Hutchinsoniano (Wiens & Donoghue, 2004; Jetz & Fine, 2012; Kozak & Wiens, 2012). Associada à ideia de conservantismo de nicho climático, foi sugerida uma associação entre o gradiente latitudinal de riqueza e a temperatura da Terra durante o surgimento dos clados, sendo que linhagens que surgiram em períodos de temperaturas quente e intermediárias da Terra tendem a manter uma maior diversidade em baixas latitudes, enquanto que clados que surgiram em períodos mais frios não seguem o padrão latitudinal (Romdal *et al.*, 2013).

Atualmente, seis hipóteses contemporâneas (Tabela 1) não excludentes são consideradas robustas, em diferentes escalas geográficas, para explicar o padrão de riqueza de espécies (Hawkins *et al.*, 2003b; Moser *et al.*, 2005; Costa *et al.*, 2007). As quatro primeiras estão relacionadas aos aportes de energia e precipitação desigualmente distribuídos pelo planeta e, as duas últimas, às condições ambientais que permitem diferentes graus de coexistência de espécies. A hipótese da disponibilidade de energia propõe que locais de grande energia permitem a acumulação de mais espécies, devido ao clima mais adequado à sobrevivência; a hipótese da dinâmica água-energia propõe que regiões com maior aporte possibilitam maior partição de energia ao longo da cascata trófica, permitindo a coexistência de mais espécies (Wright, 1983; Hawkins *et al.*, 2003b). A hipótese da estabilidade ambiental se baseia no quanto as condições ambientais variam sazonalmente, exigindo adaptações por parte das espécies para tolerar diferentes amplitudes das condições ambientais (Pianka, 1966; Fraser & Currie, 1996), enquanto que a hipótese do estresse ambiental pressupõe que condições climáticas muito severas exigem das espécies adaptações fisiológicas a condições extremas para sua ocorrência (Pianka, 1966; Fraser & Currie, 1996). As duas últimas hipóteses contemporâneas bem suportadas são relacionadas às condições ambientais que permitem maior coexistência de espécies: a hipótese da favorabilidade ambiental propõe que áreas com melhores características ambientais e estruturais permitem maior acumulação de espécies (Pianka, 1966; Richerson & Lum, 1980); já a hipótese da heterogeneidade ambiental justifica a maior coexistência de espécies a partir dos diferentes habitats existentes, que permitem maior partição de recursos entre as espécies (Pianka, 1966; Richerson & Lum, 1980).

A maioria dos estudos que testaram essas hipóteses considerou a riqueza de espécies como sinônimo de diversidade (Gaston, 2000), atribuindo a diferentes espécies um mesmo valor ecológico-evolutivo e conservacionista (Devictor *et al.*, 2010). Entretanto, outras

abordagens permitem preservar suas particularidades, distinguindo a importância de diferentes espécies dentro da comunidade e auxiliando na priorização de medidas conservacionistas (Faith, 1992; Petchey & Gaston, 2002a; Cianciaruso *et al.*, 2009). A diversidade filogenética permite, por meio da comparação de áreas com diferentes taxas de diversificação no tempo e espaço, encontrar ambientes favoráveis para a manutenção do maior número de linhagens evolutivas (Faith, 1992; Webb, 2000; Buckley *et al.*, 2010), atribuindo valores maiores de conservação para espécies que representam linhagens mais antigas e distintas (Webb, 2000; Faith *et al.*, 2004). Ao priorizar áreas com maior diversidade filogenética, conservamos mais da história evolutiva em uma região, por reunir espécies com diferentes características genéticas e, possivelmente, detentoras de características morfofisiológicas e nichos ecológicos diferentes que afetam a forma como exploram o ambiente (Rodrigues & Gaston, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009; Davies *et al.*, 2011).

Portanto, preservar a diversidade filogenética é manter a capacidade adaptativa das linhagens, aumentando o potencial dos grupos de sobreviver a mudanças ambientais futuras (Rodrigues & Gaston, 2002) e favorecendo a manutenção do funcionamento ecossistêmico (Fritz & Purvis, 2010; Flynn *et al.*, 2011). No entanto, a diversidade funcional permite avaliar com mais acurácia a singularidade das espécies segundo o funcionamento ecossistêmico, visando por meio do componente biótico do nicho Hutchinsoniano reconhecer o papel ecossistêmico das espécies no fluxo de energia, ciclo de nutrientes e repartição de recursos (Tilman, 2001; Naeem & Wright, 2003). Empregando a diversidade funcional, áreas com espécies de nichos mais dissimilares apresentam maior valor para a conservação do que áreas com nichos similares, devido à maior relevância das espécies para manutenção do funcionamento ecossistêmico (Petchey & Gaston, 2002a, 2006).

Poucos são os estudos que relacionam as influências de fatores contemporâneos sobre padrões de distribuição da diversidade filogenética (Wiens *et al.*, 2006; Davies *et al.*, 2007;

Fritz & Rahbek, 2012) e funcional (Stevens *et al.*, 2003; Safi *et al.*, 2011). De forma geral, espera-se que fatores que favoreçam a riqueza de espécies atuem positivamente sobre as demais métricas de diversidade (Pavoine *et al.*, 2013), porém os fatores que definem a riqueza não atuam necessariamente da mesma maneira sobre as taxas de extinção e especiação ou sobre a similaridade e dissimilaridade de nichos ecológicos, permitindo distinguir as três métricas como componentes distintos da biodiversidade (Safi *et al.*, 2011; Swenson, 2011). Por exemplo, em um cenário de riqueza constante, fatores contemporâneos que aceleram as taxas de especiação e ou extinção, como áreas de grande heterogeneidade, estresse e sazonalidade ambiental (Tabela 1), são negativamente relacionados à diversidade filogenética, resultando em comunidades formadas por linhagens mais recentes, compostas por espécies proximamente aparentadas (Wiens *et al.*, 2006; Davies *et al.*, 2007). Sob o mesmo cenário, fatores que desaceleram as taxas de extinção e ou especiação, como áreas de maior disponibilidade de energia, dinâmica água-energia, estabilidade e favorabilidade ambiental (Tabela 1), são positivamente relacionados com a diversidade filogenética, pois permitem maior acumulação de linhagens antigas e menos aparentadas entre si em uma área (Evans & Gaston, 2005; Davies *et al.*, 2007).

Para a diversidade funcional de uma área com riqueza constante, é esperado que fatores que promovam a similaridade de nicho, como maior dinâmica água-energia, estresse e sazonalidade ambiental (Tabela 1), atuem como fortes filtros ambientais e ocorra baixa competição por recursos (Mayfield & Levine, 2010), selecionando espécies com traços funcionais semelhantes e maior redundância funcional, logo menores valores para diversidade funcional (Tilman, 2001; Prinzing *et al.*, 2008). Por outro lado, espera-se que fatores que promovam a dissimilaridade de nicho, como maior disponibilidade de energia, favorabilidade e heterogeneidade ambiental (Tabela 1), permitam a coexistência de espécies com diferentes nichos, promovendo a diversificação de traços funcionais (Mayfield &

Levine, 2010) e maior empacotamento de nicho, logo maiores valores de diversidade funcional (Prinzing *et al.*, 2008).

A relação entre a diversidade funcional e a diversidade filogenética explicita como a história evolutiva se relaciona com a evolução dos traços funcionais, em que o tempo evolutivo subsidia o entendimento da divergência funcional entre espécies que coocorrem em uma área (Webb *et al.*, 2002; Safi *et al.*, 2011). Para esta relação, é esperado um padrão em que espécies mais aparentadas apresentem maior similaridade funcional; porém, de acordo com o processo ecológico dominante na estruturação da comunidade (competição por recursos limitantes ou filtros ambientais) e do grau de conservantismo dos traços funcionais (conservados ou convergentes), a relação pode apresentar um padrão de atração filogenética, dispersão filogenética ou aleatório (Webb *et al.*, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009; Gómez *et al.*, 2010).

A atração filogenética ocorre quando os traços funcionais são conservados na evolução das linhagens e os filtros ambientais dominam a estruturação da comunidade, resultando em um padrão de alta coocorrência de espécies filogeneticamente próximas (Webb *et al.*, 2002; Prinzing *et al.*, 2008; Cianciaruso *et al.*, 2009), onde as espécies são funcionalmente menos diversas que o esperado pelas relações evolutivas (Safi *et al.*, 2011; Swenson, 2011). Já a dispersão filogenética pode ocorrer em duas situações: (1) para traços funcionais filogeneticamente conservados, em que a exclusão competitiva é o processo ecológico dominante, que resulta em um padrão de baixa coocorrência de espécies filogeneticamente próximas, ou (2) para traços funcionais convergentes com atuação de filtros ambientais, resultando em um padrão alto de coocorrência de espécies filogeneticamente distantes (Webb *et al.*, 2002; Prinzing *et al.*, 2008; Cianciaruso *et al.*, 2009), onde as espécies são funcionalmente mais diversas que o esperado pelas relações filogenéticas (Safi *et al.*, 2011; Swenson, 2011). O padrão aleatório será observado quando

traços funcionais filogeneticamente convergentes são submetidos a uma grande competição por recursos limitantes, resultando em um padrão imprevisível de coocorrência (Webb *et al.*, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009; Gómez *et al.*, 2010).

Na literatura disponível sobre padrões de diversidade é possível perceber uma tendência de utilizar espécies com rápidas taxas de evolução para investigar padrões, como aves (Hawkins *et al.*, 2003b; Storch *et al.*, 2006; Diniz-Filho *et al.*, 2007), invertebrados (Fraser & Currie, 1996; Hawkins & Porter, 2003), répteis Squamata (Costa *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2008), anfíbios (Wiens *et al.*, 2006; Buckley & Jetz, 2007; Silvano, 2011), mamíferos (Stevens & Willig, 2002; Buckley *et al.*, 2010; Amori *et al.*, 2011) ou plantas (Richerson & Lum, 1980; Moser *et al.*, 2005). Por outro lado, poucos estudos buscam compreender os processos determinantes da diversidade de espécies que possuem baixas taxas de evolução, como os quelônios (Ernst & Barbour, 1989; FitzSimmons *et al.*, 1995; Lourenço *et al.*, 2012). A linhagem dos quelônios está presente no registro fóssil desde o Triássico (Joyce & Gauthier, 2004) e suas espécies (extintas e viventes) apresentam características morfológicas muito semelhantes, sugerindo que a manutenção da forma como o grupo explora o ambiente foi bem sucedida evolutivamente e conservada (Ernst & Barbour, 1989; Páez *et al.*, 2012). Sua grande longevidade e baixas taxas de substituição (sucesso reprodutivo errático, maturidade sexual tardia e alta mortalidade juvenil) apontam que a manutenção do grupo está associada a uma grande pressão seletiva sobre indivíduos que contribuem para as gerações seguintes (Ernst & Barbour, 1989; Páez *et al.*, 2012). No entanto, características que foram vantajosas para a manutenção da linhagem no passado se tornaram desvantajosas diante das novas pressões seletivas oriundas da atividade humana, tornando os quelônios o grupo de vertebrados mais ameaçado: das 330 espécies descritas, 10 já foram extintas e 74,9% estão em algum grau de ameaça (Turtle Taxonomy Working Group [van Dijk, 2012).

Apesar da baixa riqueza de espécies, é pequeno o conhecimento sobre os padrões de diversidade das tartarugas (Iverson, 1992b; Moll & Moll, 2004; Souza, 2005; Bour *et al.*, 2008; Buhlmann *et al.*, 2009; Bombi *et al.*, 2011). Para fatores ecológicos em escala global, a riqueza seguiu o gradiente latitudinal, com aproximadamente 250 espécies localizadas nas regiões tropical e subtropical (Bour *et al.*, 2008), e a precipitação anual foi a variável preditora que explicou a riqueza de tartarugas amostradas por grandes bacias hidrográficas, não havendo relação significativa com a temperatura, tamanho da bacia e latitude (Iverson, 1992b; Hecnar, 1999; Moll & Moll, 2004), predição que se manteve para a América do Sul (Souza, 2005). As hipóteses históricas de conservantismo de nicho e do tempo de especiação influenciaram a riqueza de quelônios na América do Norte (Stephens & Wiens, 2003, 2009) e ainda foram observadas maiores taxas de evolução em regiões mais quentes (Lourenço *et al.*, 2012), indicando potencialmente maiores taxas de diversificação líquida nos trópicos em relação às regiões temperadas (Kozak & Wiens, 2010). Outros fatores, como formações geológicas e vegetacionais (abertas e fechadas) e mais variáveis climáticas, devem atuar na construção dos padrões espaciais dos quelônios continentais sul-americanos, resultando em áreas de endemismo (Pritchard & Trebbau, 1984; Hecnar, 1999; Ippi & Flores, 2001; Souza, 2005) como a Amazônia, que possui 17 espécies endêmicas (Buhlmann *et al.*, 2009). Porém, mesmo com conhecimento do padrão de riqueza e seus processos determinantes, pouco se sabe sobre os demais aspectos da diversidade dos quelônios e como se relacionam em resoluções mais finas que bacias hidrográficas.

Portanto, não há consenso sobre os processos determinantes dos padrões de diversidade de quelônios em amplas escalas geográficas (Ricklefs, 2004), o que somado à velocidade da transformação da paisagem pelas atividades antrópicas indica um cenário imprevisível de perda de biodiversidade, especialmente nos trópicos (Gaston, 2000). Com o mapeamento da diversidade e identificação dos fatores que a moldam, podemos orientar os

esforços de pesquisa básica e conservacionistas de forma mais eficiente, diante da difícil realidade de poucos recursos financeiros para a conservação das muitas espécies ameaçadas (Gaston, 2005; Whittaker *et al.*, 2005). Sendo assim, este trabalho busca mapear padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) e identificar seus determinantes, para fomentar subsídios teóricos para possíveis medidas de conservação de uma linhagem com baixas taxas de evolução e criticamente ameaçada.

MÉTODOS

Coleta de dados

Na América do Sul ocorrem 46 espécies de quelônios continentais (Turtle Taxonomy Working Group [van Duijk, 2012]), sendo sete não endêmicas *Rhinoclemmys annulata*, *R. melanosterna*, *Kinosternon scorpioides*, *K. leucostomum*, *Trachemys venusta*, *Chelydra acutirostris* e *Chelonoidis carbonaria* (Iverson, 1992a). Para obtenção de dados biológicos e de distribuição geográfica, realizamos uma extensa revisão na literatura e bases de dados on-line respaldada nos livros de especialistas do grupo (Freiberg, 1981; Pritchard & Trebbau, 1984; Ernst & Barbour, 1989; Iverson, 1992a; Cabrera, 1998; Moll & Moll, 2004; Bonin *et al.*, 2006; Rueda-Amonacid *et al.*, 2007; Vinke *et al.*, 2008; Vougt, 2008; Wyneken *et al.*, 2008; Páez *et al.*, 2012).

Modelos de distribuição de espécies

Construímos modelos de distribuição de espécies utilizando dados bioclimáticos do WorldClim com resolução de 5 km (Hijmans *et al.*, 2005) e o algoritmo Maxent, implementado por meio do pacote *dismo* (Hijmans *et al.*, 2012; R Development Core Team, 2013), que utiliza apenas dados de presença para ajustar uma distribuição de probabilidade de ocorrência da espécie para o conjunto de *pixels* em toda a região de interesse analisada

(Phillips & Dudík, 2008; Phillips *et al.*, 2009; Elith *et al.*, 2011). Avaliamos a acurácia dos modelos utilizando a AUC média de dez replicações (Apêndice 1). Confeccionamos mapas de presença e ausência ao longo do gradiente de adequabilidade ambiental das espécies, utilizando o critério de mínima presença de treino que minimizou os erros de comissão e omissão (Fielding & Bell, 1997). Com o programa ArcGIS 9.3, ajustamos os mapas excluindo localidades sabidamente não habitadas pelas espécies, mantendo apenas as regiões preditas nas ecorregiões aquáticas e terrestres onde há registros de campo de sua ocorrência (Olson *et al.*, 2001; Abell *et al.*, 2008; Buhlmann *et al.*, 2009). Apenas para espécie *Mesoclemmys perplexa* não construímos modelos de distribuição, pois possuía menos de 5 registros de ocorrência, neste caso acrescentamos um *buffer* de 0,5° para cada localidade.

Padrões de diversidade

Com sobreposição das distribuições das espécies criamos uma superfície de riqueza (SR) sobre a América do Sul por meio de uma grade de células de 1x1 grau, excluindo áreas de distribuição que se estendessem às demais Américas, sendo necessário para contabilizar a presença em uma célula apenas apresentar uma área predita dentro da mesmas. A partir da superfície de riqueza, obtivemos o número e a composição de espécies por célula da grade, o que permitiu calcular os valores de diversidade filogenética e funcional.

Para calcular a diversidade filogenética (PD), construímos uma super-árvore filogenética com o programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2011), baseada nas hipóteses filogenéticas para famílias (Shaffer, 2009), Chelidae (Iverson *et al.*, 2007), Podocnemididae (Vargas-Ramírez *et al.*, 2008), Kinosternidae (Iverson *et al.*, 2007), Chelydridae (Guillon *et al.*, 2012), Emydidae (Iverson *et al.*, 2007), Geoemydidae (Guillon *et al.*, 2012) e Testudinidae (Vargas-Ramírez *et al.*, 2010). Em seguida estimamos os comprimentos de ramos da árvore pelo método BLADJ – *Branch Lengths Adjusted* - que utiliza a datação de

alguns nós conhecidos da topologia (Tabela 2), e a partir dos nós datados foram estimados os comprimentos dos ramos das linhagens para que todos os táxons terminassem ultrametrizados (Fig. 1), resultando em um pseudo-cronograma por unidade de tempo, minimizando a variação dentro do clado datado e atribuindo mais informações filogenéticas entre clados (Webb, 2000). Com o índice PD – *Phylogenetic diversity* – calculamos o valor da diversidade filogenética de cada célula da grade (Faith, 1992). Esse índice utiliza a soma total dos comprimentos de ramos entre as espécies de uma área para estimar o valor de PD (Faith, 1992; Fritz & Rahbek, 2012). Realizamos essas análises no pacote *picante* do programa R (Kembel *et al.*, 2010; R Development Core Team, 2013).

Para encontrar o padrão de diversidade funcional (FD) coletamos traços funcionais da literatura que representassem o nicho biótico e o desempenho das espécies (Tilman, 2001; Naeem & Wright, 2003), incluindo três traços contínuos (comprimento linear da carapaça (mm) e tamanho máximo e mínimo das ninhadas) e os demais categóricos: altura (plano, arqueado ou domo) e forma da carapaça (elíptica, oval ou oblonga), tamanho do plastrão (reduzido e largo), largura da cabeça (estreita e larga), dieta (carnívoro, herbívoro, onívoro), atividade (noturno, diurno e generalista), hábito (aquático, semiaquático, terrícola), hábitat (lêntico, lótico, generalista aquático, terrícola), dimorfismo sexual (machos maiores, fêmeas maiores, ausência de dimorfismo) e ciclo reprodutivo (sazonal ou contínuo) (Apêndice 2). Nos poucos casos de ausência de informação dos traços na literatura, realizamos mapeamentos de caracteres para buscar o traço funcional mais parcimonioso com o programa Mesquite (Hanazawa *et al.*, 1995; Maddison & Maddison, 2011). Com os traços criamos duas matrizes, a primeira com as espécies e seus traços funcionais e, a segunda, com as células da grade e sua composição de espécies, para o cálculo de diversidade funcional. Essa foi calculada utilizando a métrica FD - *Functional diversity* - que busca por meio de uma análise de agrupamento criar uma matriz de distâncias para atribuir valores de diversidade

funcional às células do mapa, de acordo com sua composição de espécies e seus papéis ecossistêmicos (Petchey & Gaston, 2002a, 2006). Para o cálculo da FD, foi utilizado o UPGMA com a distância de Gower (Fig. 2), devido ao uso de traços funcionais categóricos e contínuos (Pavoine *et al.*, 2009), com o pacote *ade4* do programa R (Dray & Dufour, 2007; R Development Core Team, 2013).

Análises estatísticas

Para lidar com a autocorrelação espacial (Legendre, 1993; Diniz-Filho *et al.*, 2003; Dormann *et al.*, 2007), construímos mapeamentos de autovetores espaciais (*SEVM – Spatial Eigenvector Mapping*), que buscam estruturar a relação espacial das variáveis respostas por meio das distâncias geográficas (Diniz-Filho & Bini, 2005; Dormann *et al.*, 2007; Legendre & Legendre, 2012). Para SEVM, utilizamos correlogramas espaciais utilizando o índice I de Moran que obteve 21 classes de distâncias espaciais e, como critério de distância máxima das conexões, o *minimum spanning tree* (Legendre & Legendre, 2012), o que possibilitou estruturar espacialmente as métricas de diversidade (Fig. 3).

Com a estruturação espacial de cada métrica obtida, modelamos as relações entre elas por meio de regressões lineares, incluindo o efeito espacial modelado pelos SEVMs como covariáveis (Diniz-Filho & Bini, 2005; Dormann *et al.*, 2007). Para avaliar a singularidade de cada métrica e reconhecer como essas relações estão distribuídas pelo continente, espacializamos os resíduos dos modelos, para encontrar áreas que as métricas se destacam do esperado pelos modelos (Safi *et al.*, 2011; Fritz & Rahbek, 2012).

Para determinar quais hipóteses macroecológicas contemporâneas melhor explicam cada um dos padrões de diversidade (SR, PD e FD), retiramos os valores das variáveis ambientais preditoras que representam as seis hipóteses de acumulação e manutenção da diversidade na resolução de 1° (Tabela 1), utilizando o comando *aggregate* do pacote *raster*

do Programa R (Hijmans & van Etten, 2013; R Development Core Team, 2013). Realizamos regressões múltiplas (OLS – *Ordinary Least-Squares*) de cada métrica explicada pelas variáveis preditoras, novamente usando como covariável o modelado pelos SEVM (Diniz-Filho & Bini, 2005). Para os modelos minimamente adequados (Burnham & Anderson, 2002), construímos modelos médios para determinar a importância das variáveis preditoras por meio de uma comparação exaustiva fixando os SEVM em todos os modelos (Diniz-Filho *et al.*, 2008). Por fim, realizamos regressões parciais para avaliar o quanto da explicação do modelo se deve aos componentes espacial, ambiental, ambos tomados juntos e os resíduos, independentemente dos demais para cada uma das métricas (Legendre & Legendre, 2012). Avaliamos as premissas das regressões por inspeção visual dos resíduos e realizamos as análises no programa *SAM – Spatial Analysis in Macroecology* (Rangel *et al.*, 2006; Rangel *et al.*, 2010).

RESULTADOS

Com a espacialização dos três padrões de diversidade é possível perceber um claro gradiente latitudinal de diversidade de quelônios continentais na América do sul para todas as métricas, com destaque para maior riqueza na região central da bacia do Amazonas, bacia do Orinoco próxima à face leste do Andes, noroeste da Colômbia e nordeste da Argentina (Fig. 4). Os padrões de riqueza e diversidade funcional foram mais similares entre si do que com a diversidade filogenética, que se apresentou mais homogêneo, com altos valores concentrados na Amazônia (Fig. 4). Esse padrão de similaridade entre as métricas se refletiu nos modelos lineares e nas variáveis preditoras das hipóteses de diversidade.

Os modelos lineares indicam que as métricas são positivamente correlacionadas entre si, sendo a relação FDxSR a mais forte ($r^2= 0,993$; $F_{53, 1702}= 4376,936$; $P\leq 0,001$; Fig. 5), seguida por FDxPD ($r^2= 0,963$; $F_{53, 1702}= 838,95$; $P\leq 0,001$; Fig. 6) e PDxSR ($r^2= 0,944$; $F_{53,$

$_{1702} = 576,725$; $P \leq 0,001$; Fig. 7). A forte relação linear entre as métricas resultou em pequenos resíduos das regressões que, quando espacializados, permitiram observar algumas tendências. A FD foi menor que o esperado pela SR (resíduos negativos) na bacia do Baixo Paraná, região central da bacia Amazônica, bacia do Orinoco, bacia do Maracaibo e região da Serra das Confusões; por outro lado, a FD foi maior que o esperado pela SR (resíduos positivos) na bacia do São Francisco, no Mar Chiquita e no divisor sul das ecorregiões aquáticas do Chaco e do Paraguai (Fig. 5).

A espacialização dos resíduos da relação FD predita pela PD indica cinco áreas de resíduos positivos, sugerindo áreas de dispersão filogenética devido à maior FD do que o esperado pelas relações filogenéticas do modelo, localizadas na região central da bacia amazônica; bacia do Rio Orinoco próxima à face leste do Andes; bacia do Atrato próximo à face oeste do Andes; bacia do Chaco até a região dos rios Paraíba do Sul e Ribeira de Iguape (Fig. 6). Já com resíduos negativos se destacam três áreas, sugerindo áreas de atração filogenética devido à menor FD do que o esperado pelas relações filogenéticas do modelo, na região norte do continente próxima ao caribe; na extensa região do centro ao nordeste do continente e áreas mais ao sul da distribuição dos quelônios no continente (Fig. 6).

A relação PD predita pela SR expôs um padrão oposto aos resíduos da relação da FD predita pela PD, mas com valores de resíduo mais próximo do esperado pelo modelo do continente: com resíduos positivos na região nordeste do continente; região norte próximo ao Caribe; região central ao continente e ao sul da distribuição do grupo no continente; e resíduos negativos na porção central da Amazônia, na parte central da bacia do rio São Francisco, bacia do Chaco até a região dos rios Paraíba do Sul e Ribeira de Iguape (Fig. 7).

A evapotranspiração real, a temperatura média anual e a precipitação média anual foram os melhores preditores das três métricas de diversidade, todos positivamente relacionados com as mesmas (Tabela 4). Por outro lado, somente a FD e a SR tiveram

expressiva relação negativa com a variação anual da temperatura, somente a SR teve expressiva relação negativa com a evapotranspiração potencial, e a PD foi a única a ter expressiva relação negativa com precipitação mínima do mês mais seco e temperatura mínima do mês mais frio (Tabela 4). Os resultados indicam que as hipóteses relacionadas à dinâmica água–energia e disponibilidade de energia são as principais responsáveis pelos padrões de diversidade encontrados, enquanto que as hipóteses relacionadas à sazonalidade e estabilidade ambiental atuam sobre as singularidades entre os padrões de diversidade.

O componente exclusivamente ambiental explicou cerca de 60% da variação das métricas de diversidade, seguido pelo componente da sobreposição ambiental e espacial (20%) e do componente exclusivamente espacial (10%), sendo que apenas 10% da variação não foi explicada pelos modelos (Tabela 5).

DISCUSSÃO

As três métricas da diversidade de quelônios continentais sul-americanos seguiram o gradiente latitudinal e foram muito similares entre si. A dependência da PD e FD em relação à SR (Pavoine *et al.*, 2013) permite acessar sinais da história filogenética e funcional no padrão contemporâneo de diversidade (Safi *et al.*, 2011; Fritz & Rahbek, 2012). A FD e a SR apresentaram forte relação linear, matematicamente comum em comunidades que apresentam dendrogramas de traços funcionais com a maioria dos nós distantes dos terminais (Petchey & Gaston, 2002a). Isso indica baixa redundância funcional entre áreas com diferentes riquezas e que a FD dos quelônios na América do Sul não está saturada. A grande semelhança entre os padrões espaciais de FD e SR corrobora a maior associação do tamanho da distribuição das tartarugas com fatores do nicho ecológico do que a relação filogenética para uma escala global (Hecnar, 1999). A relação da PD com a SR também foi linear, porém com maior dispersão dos resíduos, sugerindo um padrão espacial menos complexo e com maiores

extensões com valores semelhantes de PD. A linearidade entre as métricas de diversidade não foi observada para anfíbios e mamíferos em escalas globais (Safi *et al.*, 2011; Fritz & Rahbek, 2012) e os modelos tenderam a uma estabilização acima de determinada SR, o que pode ser reflexo das diferentes escalas ou das características conservadas do grupo (Whittaker *et al.*, 2001; Field *et al.*, 2008).

A associação linear da FD e PD com a SR permite entender o efeito da identidade das espécies na composição das comunidades e avaliar o efeito da extinção sobre a história evolutiva e o funcionamento dos ecossistemas (Devictor *et al.*, 2010; Mayfield *et al.*, 2010; Flynn *et al.*, 2011). A perda de uma espécie de tartaruga tende a ser igualmente prejudicial para a FD e um pouco mais branda para a PD; assim, a SR é uma boa indicadora de áreas prioritárias para conservação dentre as métricas utilizadas, pois é boa preditora da história evolutiva e do papel ecossistêmico dos quelônios sul-americanos (Petchey & Gaston, 2002b; Morlon *et al.*, 2011). Por outro lado, áreas com menor SR e com resíduos positivos da FD e PD podem ser consideradas como prioridades secundárias para a conservação do grupo (Devictor *et al.*, 2010).

Em outros grupos neotropicais, detentores de maiores taxas evolutivas, o gradiente latitudinal de SR é corroborado para aves (Hawkins *et al.*, 2003a), mamíferos (Tognelli & Kelt, 2004; Diniz-Filho *et al.*, 2008), anfíbios (Wiens *et al.*, 2006), peixes de água-doce (Tedesco *et al.*, 2005) e palmeiras (Kreft *et al.*, 2006). A evapotranspiração real foi a variável que melhor explicou a SR dos quelônios sul-americanos. Isso corrobora a hipótese da dinâmica água-energia e a importância da produtividade primária, disponibilizando energia dentro da cadeia trófica de animais ectotérmicos (Rodríguez *et al.*, 2005), diferentes grupos de organismos na América do Sul (Hawkins *et al.*, 2003a; Tognelli & Kelt, 2004; Kreft *et al.*, 2006; Diniz-Filho *et al.*, 2008), bem como para outras partes do mundo (Hawkins *et al.*, 2003b; Field *et al.*, 2008). Nossos resultados, porém, estão em desacordo o encontrado

previamente para tartarugas em escala global e para a América do Sul, onde somente a precipitação foi determinante da SR (Iverson, 1992b; Souza, 2005). Isso provavelmente reflete as diferentes escalas de análise e unidades amostrais, em que os trabalhos anteriores utilizaram bacias hidrográficas no contexto global, enquanto que aqui utilizamos uma grade de células para América do Sul (Waide *et al.*, 1999; Hillebrand, 2004). O uso da grade permite maior resolução nas análises, além de uma visão mais refinada dos padrões e processos (Whittaker *et al.*, 2001; Lyons & Willig, 2002; Field *et al.*, 2008).

Poucos trabalhos incluíram a PD ou a FD para investigar o gradiente latitudinal em amplas escalas. Em um deles, a FD diferiu da SR por não seguir o gradiente na América do Sul (Stevens *et al.*, 2003). Já em outros, os padrões foram mais coincidentes com gradiente: como para a PD e a SR de aves (Davies *et al.*, 2007); para a PD, FD e SR de mamíferos (Safi *et al.*, 2011) e para a PD e SR de anfíbios (Fritz & Rahbek, 2012) nas escalas continental e global. Para os quelônios da América do Sul, processos determinantes mais relevantes para as três métricas de diversidade corroboram as hipóteses de dinâmica água-energia e de disponibilidade de energia, sugerindo que áreas de maior energia (produtividade) para distribuição pela cadeia trófica e de clima mais quente possuem maior diversidade de quelônios, corroborando o encontrado para aves e mamíferos (Davies *et al.*, 2007; Safi *et al.*, 2011). Por outro lado, as hipóteses de estresse e estabilidade ambiental foram responsáveis pela diferenciação entre as métricas, onde locais de clima extremo afetam negativamente a PD e locais de maior sazonalidade afetam negativamente a SR e FD, como observado para outros vertebrados ectotérmicos (Oliveira & Diniz-Filho, 2010; Silvano, 2011), sugerindo que as adaptações fisiológicas para adversidades climáticas são responsável pela singularidade entre os padrões de diversidade.

Apenas duas predições ambientais não foram corroboradas com os resultados obtidos (Tabelas 1 e 5): a primeira foi a relação positiva da dinâmica água-energia com a FD,

sugerindo que a disponibilidade de energia para cadeia trófica não gera um aumento da similaridade de nicho, logo não reduz a FD; apontando que a competição por recursos alimentares entre os quelônios não é comum, provavelmente pelas baixas taxas metabólicas e de consumo de presas pelo grupo (Wyneken *et al.*, 2008; Páez *et al.*, 2012). A segunda foi a relação negativa da evapotranspiração potencial com a SR que, apesar do baixo poder preditivo, mostrou-se contrária ao esperado. Possivelmente, essa variável não representa bem a disponibilidade de energia para o grupo, pois a temperatura média apresentou relação positiva com a SR, corroborando a relação com a energia (Wright, 1983).

Os estudos que relacionam comunidades com os padrões de PD e FD usualmente utilizam modelos nulos (Webb *et al.*, 2002; Cianciaruso *et al.*, 2009), porém o uso de uma grade em análises de amplas escalas torna o método de aleatorização difícil de interpretar. Por outro lado, assumindo que os traços funcionais em quelônios são conservados, a relação positiva e linear entre as métricas PD e a FD aponta que as taxas de especiação e extinção são fortemente relacionadas com as taxas de diversificação do nicho na América do Sul, com poucas regiões onde ocorrem possíveis cenários de atração e dispersão filogenéticas (Webb *et al.*, 2002; Safi *et al.*, 2011). Os resíduos negativos sugerem atração filogenética em áreas de vegetação aberta (consideradas climaticamente mais sazonais), com maior co-ocorrência de espécies de quelônios funcionalmente similares do que esperado pelas suas relações filogenéticas. Por outro lado, os resíduos positivos da regressão indicam dispersão filogenética em áreas de vegetação florestal (consideradas climaticamente mais estáveis), com maior co-ocorrência de espécies funcionalmente distintas. Isso corrobora a influência das formações vegetacionais sobre a distribuição da diversidade dos quelônios (Hecnar, 1999; Souza, 2005).

A maior parte da variação da diversidade foi explicada por fatores ecológicos e espaciais, indicando que os quelônios são muito influenciados por fatores contemporâneos.

Porém, fatores históricos parecem também moldar os padrões de diversidade no continente detentor do maior número de famílias de tartarugas no mundo (Wiens & Donoghue, 2004; Buhlmann *et al.*, 2009). Dentre os fatores históricos, o tempo de especiação parece influenciar a diversidade, pois as duas famílias da ordem Pleurodira (Chelidae e Podocnemidae, com 30 das 46 espécies) são de origem Gonduânica, possuem maior tempo de especiação no continente do que as cinco famílias da ordem Cryptodira que são originárias da Laurásia, que colonizaram a América do Sul mais recentemente (Hirayama *et al.*, 2000; de la Fuente *et al.*, 2014), através do Istmo do Panamá (Le & McCord, 2008; Fritz *et al.*, 2011; de la Fuente *et al.*, 2014) ou por correntes oceânicas (Le *et al.*, 2006). Esse padrão parece ser responsável pelo maior conservantismo de nicho climático encontrado em diversos grupos sul americanos (Smith *et al.*, 2012).

As diferenças entre as métricas de diversidade foram relacionadas a temperaturas extremas e sazonais, o que pode ser reflexo do padrão de maior taxa de evolução nos trópicos que em regiões temperadas ao longo da história das tartarugas (Lourenço *et al.*, 2012), sugerindo uma maior taxa de diversificação líquida nos trópicos (Wiens & Donoghue, 2004; Kozak & Wiens, 2010). Todas as famílias de quelônios surgiram em períodos quentes ou intermediários da história da Terra (Tabela 2) e existe um claro padrão latitudinal de riqueza para todas elas, tomadas separadamente, corroborando a hipótese do conservantismo climático ancestral e do conservantismo de Testudines (Souza, 2005; Romdal *et al.*, 2013).

A diversidade das tartarugas na América do Sul está fortemente concentrada nas baixas latitudes, em especial na bacia amazônica (Bour *et al.*, 2008; Buhlmann *et al.*, 2009), região prioritária para a conservação (Devictor *et al.*, 2010). Felizmente essa área ainda não está fortemente fragmentada (Hansen *et al.*, 2013), ação humana que mais causa extinções nos quelônios (Bour *et al.*, 2008), e que mais altera a dinâmica água-energia principal determinante da diversidade do grupo (Evans & Gaston, 2005). Por outro lado, a região sofre

grande pressão de sobreexploração e existem previsões pessimistas de perda de espécies diante do aquecimento global (Rueda-Amonacid *et al.*, 2007; Buhlmann *et al.*, 2009; Ihlow *et al.*, 2012; Páez *et al.*, 2012). Quando avaliamos as áreas de prioridade secundárias para conservação as ameaças se invertem, a fragmentação e destruição de hábitat são as principais ameaças. Sendo assim, estudos mais detalhados centrados no planejamento sistemático da conservação precisam ser realizados para avaliar e sugerir medidas para o manejo do grupo (Margules & Pressey, 2000), não avaliando somente o grau de ameaça das espécies e os fatores econômicos, mas também os padrões e processos determinantes das métricas de diversidade para a escolha de ações prioritárias (Buhlmann *et al.*, 2009; Rhodin *et al.*, 2011). Os Testudines são interessantes alvos prioritários para conservação não somente pelo seu atual status de ameaça (Turtle Taxonomy Working Group [van Duijk, 2012]), mas também pelo potencial estratégico do grupo para espécies bandeiras e principalmente espécies guarda-chuva (Andelman & Fagan, 2000; Buhlmann *et al.*, 2009). Devido a maioria das tartarugas ocorrerem em ambientes de água doce, um dos ecossistemas mais ameaçados do planeta e hábitat de diversos outros animais e vegetais menos prestigiados pelas ações conservacionistas (Dudgeon *et al.*, 2006; Strayer & Dudgeon, 2010), o torna um bom grupo modelo para o planejamento da conservação em longo prazo.

BIBLIOGRAFIA

Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Sabaj Pérez, M.H. & Petry, P. (2008) Freshwater ecoregions of the world: a new map

- of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, **58**, 403-414.
- Amori, G., Chiozza, F., Rondinini, C. & Luiselli, L. (2011) Country-based patterns of total species richness, endemism, and threatened species richness in African rodents and insectivores. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 1225-1237.
- Andelman, S.J. & Fagan, W.F. (2000) Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *PNAS*, **97**, 5954-5959.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Rahbek, C. (2008) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, **31**, 8-15.
- Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A.F. & Hawkins, B.A. (2004) Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. *Journal of Biogeography*, **31**, 1819-1827.
- Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B., Bastos, R.P. & Pinto, M.P. (2006) Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, **12**, 475-482.
- Bombi, P., Luiselli, L. & D'Amen, M. (2011) When the method for mapping species matters: defining priority areas for conservation of African freshwater turtles. *Diversity and Distributions*, **17**, 581-592.
- Bonin, F., Devaux, B. & Dupré, A. (2006) *Turtles of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Bour, R., Balian, E.V., Lévêque, C., Segers, H. & Martens, K. (2008) Global diversity of turtles (Chelonii; Reptilia) in freshwater *Freshwater Animal Diversity Assessment* (ed. by H.J. Dumont), pp. 593-598. Springer Netherlands.

- Buckley, L.B. & Jetz, W. (2007) Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1167-1173.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J.-A., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2010) Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 2131-2138.
- Buhlmann, K.A., Akre, T.S.B., Iverson, J.B., Karapatakis, D., Mittermeier, R.A., Georges, A., Rhodin, A.G.J., van Dijk, P.P. & Gibbons, J.W. (2009) A Global analysis of tortoise and freshwater turtle distributions with identification of priority conservation areas. *Chelonian Conservation and Biology*, **8**, 116-149.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. Springer, New York.
- Cabrera, M.A. (1998) *Las tortugas continentales de Sudamérica Austral*, Córdoba, Rep. Argentina.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A.a. & Batalha, M.A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**, 93-103.
- Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B. & Colli, G.R. (2007) Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental–climatic associations. *Diversity and Distributions*, **13**, 714-724.
- Davies, R.G., Orme, C.D.L., Webster, A.J., Jones, K.E., Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2007) Environmental predictors of global parrot (Aves: Psittaciformes) species richness and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 220-233.

- Davies, T.J., Buckley, L.B., Grenyer, R. & Gittleman, J.L. (2011) The influence of past and present climate on the biogeography of modern mammal diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2526-2535.
- de la Fuente, M.S., Sterli, J. & Maniel, I. (2014) *Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, **13**, 1030-1040.
- Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 177-185.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53-64.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B. & Bini, L.M. (2008) Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 479-488.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2007) Macroevolutionary dynamics in environmental space and the latitudinal diversity gradient in New World birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 43-52.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. (2007) Methods to account

- for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007) The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1-20.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C.A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163-182.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**, 43-57.
- Ernst, C.H. & Barbour, R.W. (1989) *Turtles of the world*. Smithsonian Institution, Washington, DC,.
- Eva, H.D., de Miranda, E.E., Di Bella, C.M., Gond, V., Huber, O., Sgrenzaroli, M., Jones, S., Coutinho, A., Dorado, A., Guimarães, M., Elvidge, C., Achard, F., Belward, A.S., Bartholomé, E., Baraldi, A., De Grandi, G., Vogt, P., Fritz, S. & Hartley, A. (2002) *A vegetation map of South America*. European Commission, Luxembourg.
- Evans, K.L. & Gaston, K.J. (2005) Can the evolutionary rates hypothesis explain species-energy relationships? *Functional Ecology*, **19**, 899-915.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Faith, D.P., Reid, C.A.M. & Hunter, J. (2004) Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation assessment. *Conservation Biology*, **18**, 255-261.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M. & Turner,

- J.R.G. (2008) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, **36**, 132-147.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**, 38-49.
- FitzSimmons, N.N., Moritz, C. & Moore, S.S. (1995) Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **12**, 432-440.
- Flynn, D.F.B., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I. & Naeem, S. (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, **92**
- Fraser, R.H. & Currie, D.J. (1996) The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *The American naturalist*, 138-159.
- Freiberg, M. (1981) *Turtles of South America*. West Sylvania Avenue, Neptune City.
- Fritz, S.A. & Purvis, A. (2010) Phylogenetic diversity does not capture body size variation at risk in the world's mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 2435-2441.
- Fritz, S.A. & Rahbek, C. (2012) Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. *Journal of Biogeography*, **39**, 1373-1382.
- Fritz, U., Stuckas, H., Vargas-Ramírez, M., Hundsdörfer, A.K., Maran, J. & Päckert, M. (2011) Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae: *Trachemys*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **50**, 125-136.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.

- Gaston, K.J. (2005) Biodiversity and extinction: macroecological patterns and people. *Progress in Physical Geography*, **29**, 239-247.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1181-1192.
- Guillon, J.-M., Guéry, L., Hulin, V. & Girondot, M. (2012) A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contributions to Zoology*, **81**, 147-158.
- Hanazawa, M., Narushima, H. & Minaka, N. (1995) Generating most parsimonious reconstructions on a tree: A generalization of the Farris-Swofford-Maddison method. *Discrete Applied Mathematics*, **56**, 245–265.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A.T., D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O. & Townshend, J.R.G. (2013) High-resolution global maps of 21st-Century forest cover change. *Science*, **342**, 850-853.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003) Water–energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, **28**, 678-686.
- Hawkins, B.A. & Diniz-Filho, J.A.F. (2004) Latitude and geographic patterns in species richness. *Ecography*, **27**, 268-272.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Diniz-Filho, J.A.F. (2003a) Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestre birds. *Ecology*, **84**, 1608-1623.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003b) Energy,

- water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105-3117.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J.A.F., Ferrer-Castán, D., Field, R., Gómez, J.F., Hortal, J., Kerr, J.T., Kitching, I.J., León-Cortés, J.L., Lobo, J.M., Montoya, D., Moreno, J.C., Olalla-Tárraga, M.Á., Pausas, J.G., Qian, H., Rahbek, C., Rodríguez, M.Á., Sanders, N.J. & Williams, P. (2007) A global evaluation of metabolic as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**, 1877-1888.
- Hecnar, S.J. (1999) Patterns of turtle species' geographic range size and a test of Rapoport's rule. *Ecography*, **22**, 436-446.
- Hijmans, R.J. & van Etten, J. (2013) Raster. Geographic analysis and modeling with raster data: R package version.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. & Elith, J. (2012) Dismo: species distribution modeling. *R package version*, **0**, 7-17.
- 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.
- Hillebrand, H. (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, **163**, 192-211.
- Hirayama, R., Brinkman, D.B. & Danilov, I.G. (2000) Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology*, **7**, 181-198.
- Ihlow, F., Dambach, J., Engler, J.O., Flecks, M., Hartmann, T., Nekum, S., Rajaei, H. & Rödder, D. (2012) On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. *Global Change Biology*, **18**, 1520-1530.

- Ippi, S. & Flores, V. (2001) Las tortugas Neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana*, 49-63.
- Iverson, J.B. (1992a) *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Privately printed, Richmond.
- Iverson, J.B. (1992b) Global correlates of species richness in turtles. *Herpetological Journal*, 77-81.
- Iverson, J.B., Brown, R.M., Akre, T.S., Near, T.J., Le, M., Thomson, R.C. & Starkey, D.E. (2007) In search of the tree of life for turtles. *Chelonian Research Monographs*, 85–106.
- Jetz, W. & Fine, P.V.A. (2012) Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. *PLoS Biology*, **10**, 1-11.
- Joyce, W.G. & Gauthier, J.A. (2004) Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**, 1-5.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kozak, K.H. & Wiens, J.J. (2010) Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, **13**, 1378-1389.
- Kozak, K.H. & Wiens, J.J. (2012) Phylogeny, ecology, and the origins of climate-richness relationships. *Ecology*, **93**, S167-S181.
- Kreft, H., Sommer, J.H. & Barthlott, W. (2006) The significance of geographic range size for spatial diversity patterns in Neotropical palms. *Ecography*, **29**, 21-30.

- Le, M. & McCord, W.P. (2008) Phylogenetic relationships and biogeographical history of the genus *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835 and the monophyly of the turtle family Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **153**, 751-767.
- Le, M., Raxworthy, C.J., McCord, W.P. & Mertz, L. (2006) A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 517–531.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical ecology*. Elsevier, Oxford, UK.
- Lomolino, M.V. (2004) *Conservation biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Lourenço, J.M., Glémin, S., Chiari, Y. & Galtier, N. (2012) The determinants of the molecular substitution process in turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 38-50.
- Lyons, S.K. & Willig, M.R. (2002) Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology*, **83**, 47-58.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2011) *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*.
- Magallon, S. & Sanderson, M.J. (2001) Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*, **55**, 1762-1780.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, **405**, 243-253.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085–1093.

- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.A. (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 423-431.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315-331.
- Moll, D. & Moll, E.O. (2004) *The ecology, exploitation, and conservation of river turtles*. Oxford University Press, New York.
- Morlon, H., Schwilk, D.W., Bryant, J.A., Marquet, P.A., Rebelo, A.G., Tauss, C., Bohannan, B.J.M. & Green, J.L. (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, **14**, 141–149.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Plutzer, C., Sauberer, N., Zechmeister, H.G. & Grabherr, G. (2005) Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*, **32**, 1117-1127.
- Naeem, S. & Wright, J.P. (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**, 567-579.
- Oliveira, G.d. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010) Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: Selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, **74**, 1418-1426.

- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, **51**, 933-938.
- Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V. & Bock, B.C. (2012) *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M.B. & Mason, N.W.H. (2013) Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? *Journal of Vegetation Science*, **24**, 781-793.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S. & Daniel, H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, **118**, 391-402.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002a) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402-411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002b) Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**, 1721-1727.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**, 741-758.
- Phillips, S.J. & Dudík, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161-175.

- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. & Ferrier, S. (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, **19**, 181-197.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, 33-46.
- Prinzing, A., Reiffers, R., Braakhekke, W.G., Hennekens, S.M., Tackenberg, O., Ozinga, W.A., Schaminée, J.H.J. & Van Groenendael, J.M. (2008) Less lineages – more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. *Ecology Letters*, **11**, 809-819.
- Pritchard, P.C.H. & Trebbau, P. (1984) *The turtles of Venezuela*, Athens, Ohio.
- R Development Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 321–327.
- Rhodin, A.G.J., Walde, A.D., Horne, B.D., van Dijk, P.P., Blanck, T. & Hudson, R. (2011) *Turtles in trouble: the world's 25 + most endangered tortoises and freshwater turtles*. IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group, Turtle Conservation Fund, Turtle Survival Alliance, Turtle Conservancy, Chelonian Research Foundation, Conservation International, Wildlife Conservation Society, and San Diego Zoo Global.
- Richerson, P.J. & Lum, K. (1980) Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. . *The American Naturalist*, **116**, 504-536.

- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1-15.
- Ricklefs, R.E. (2007) Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 601-610.
- Rodrigues, A.S.L. & Gaston, K.J. (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, **105**, 103-111.
- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A. (2005) Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, **28**, 65-70.
- Romdal, T.S., Araújo, M.B. & Rahbek, C. (2013) Life on a tropical planet: niche conservatism and the global diversity gradient. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 344-350.
- Rueda-Amonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vought, R.C., Rhodin, A.G.J., Ossa-Velásquez, J.d.l., Rueda, J.N. & Mittermeier, C.G. (2007) *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del Trópico*. Conservación Internacional, Bogotá, Colombia.
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2536-2544.
- Shaffer, H.B. (2009) *The timetree of life - Turtles (Testudines)*. Oxford University Press.
- Silvano, D.L. (2011) *Distribuição e conservação de anfíbios no Cerrado em cenários atuais e futuros*. Universidade de Brasília, Brasília - BR.

- Smith, B.T., Bryson, R.W., Houston, D.D. & Klicka, J. (2012) An asymmetry in niche conservatism contributes to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. *Ecology Letters*, **15**, 1318-1325.
- Souza, F.L. (2005) Geographical distribution patterns of South American side-necked turtles (Chelidae), with emphasis on Brazilian species. *Revista Española de Herpetología*, 33-46.
- Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2003) Explaining species richness from continents to communities: the time for speciation effect in emydid turtles. *The American Naturalist*, **161**, 112-128.
- Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2009) Bridging the gap between community ecology and historical biogeography: niche conservatism and community structure in emydid turtles. *Molecular Ecology*, **18**, 4664-4679.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, **133**, 240-256.
- Stevens, R.D. (2006) Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2283-2289.
- Stevens, R.D. & Willig, M.R. (2002) Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology*, **83**, 545-560.
- Stevens, R.D., Cox, S.B., Strauss, R.E. & Willig, M.R. (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, **6**, 1099-1108.
- Storch, D., Davies, R.G., Zajiček, S., Orme, C.D.L., Olson, V., Thomas, G.H., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Owens, I.P.F. & Gaston, K.J. (2006) Energy, range dynamics and global species richness patterns:

- reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecology Letters*, **9**, 1308-1320.
- Strayer, D.L. & Dudgeon, D. (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 344-358.
- Swenson, N.G. (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, **98**, 472-480.
- Tedesco, P.A., Oberdorff, T., Lasso, C.A., Zapata, M. & Hugueny, B. (2005) Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. *Journal of Biogeography*, **32**, 1899-1907.
- Tilman, D. (2001) Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, **3**, 109-121.
- Tognelli, M.F. & Kelt, D.A. (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, **27**, 427-436.
- Turtle Taxonomy Working Group [van Duijk, P.P., Iverson, J. B., Shaffer, H. B., Bour, R., Rhodin, A. G. J.] (2012) Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. *Conservation Biology of Fresh-water Turtles and Tortoise*, **Chelonian Research Monographs**, 243-327.
- Vargas-Ramírez, M., Castaño-Morab, O.V. & Fritz, U. (2008) Molecular phylogeny and divergence times of ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). *Organisms, Diversity & Evolution*, **8**, 388-398.
- Vargas-Ramírez, M., Maran, J. & Fritz, U. (2010) Red- and yellow-footed tortoises, *Chelonoidis carbonaria* and *C. denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), in South American savannahs and forests: do their phylogeographies reflect distinct habitats? *Organisms, Diversity & Evolution*, **10**, 161-172.

- Vinke, S., Vetter, H., Vinke, T. & Vetter, S. (2008) *South American tortoises: Chelonoidis carbonaria, C. denticulata and C. chilensis*, Frankfurt, Germany.
- Vougt, R.C. (2008) *Tartarugas da Amazônia*. Gráfica Biblos, Lima, Peru.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. & Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 257-300.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453-470.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Paul, J., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. & Willis, K.J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3-23.
- Wiens, J.J. (2011) The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “Ecological Limits”. *The Quarterly Review of Biology*, **86**, 75-96.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 639-644.
- Wiens, J.J., Pyron, R.A. & Moen, D.S. (2011) Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, **14**, 643–652.
- Wiens, John J., Graham, Catherine H., Moen, Daniel S., Smith, Sarah A. & Reeder, Tod W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, **168**, 579-596.

- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 273-309.
- Wright, D.H. (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 496-506.
- Wyneken, J., Godfrey, M.H. & Bels, V. (2008) *Biology of Turtles*. Taylor and Francis Group, NW, USA.

TABELAS

Tabela 1. Hipóteses e seus preditores ambientais determinantes dos padrões de riqueza (SR), diversidade filogenética (PD) e diversidade funcional (FD) de quelônios continentais da América do Sul; acompanhadas pela predição e justificava de cada relação esperada; em que para PD e FD se compara áreas com SR constantes.

Hipótese	Variáveis preditoras	SR	Justificativa SR	PD	Justificativa PD	FD	Justificativa FD
Disponibilidade de energia ^{1,2}	Evapotranspiração potencial [◊]	(+)	Maior a disponibilidade de energia, mais espécies são capazes de habitar o local.	(+)	Diminui a taxa de extinção	(+)	Menor pressão de filtros ambientais, mais traços funcionais coexistem.
	Temperatura média anual						
Dinâmica água-energia ^{1,2}	Evapotranspiração real [◊]	(+)	Maior produtividade primária gerando mais energia para ser dividida pela cascata trófica	(+)	Diminui a taxa de extinção	(-)	Diminui a competição devido à abundância de recursos, menor número de traços funcionais, mais espécies podem explorar o mesmo tipo de recurso.
	Precipitação média anual [*]						
Estresse ambiental ^{3,4}	Temperatura mínima do mês mais frio [◊]	(-)	Poucas espécies são fisiologicamente equipadas para tolerar condições climáticas extremas	(-)	Aumenta a taxa de extinção	(-)	Maior pressão de filtros ambientais, poucos traços funcionais toleram as condições climáticas.
	Precipitação mínima do mês mais seco [◊]						

Continuação da tabela 1...

Hipótese	Variáveis preditoras	SR	Justificativa SR	PD	Justificativa PD	FD	Justificativa FD
Estabilidade ambiental. ^{3,4}	Variação anual da temperatura [°] Sazonalidade da precipitação [°]	(-)	Poucas espécies são fisiologicamente equipadas para tolerar variações climáticas	(-)	Aumenta a taxa de extinção	(-)	Maior pressão de filtros ambientais, poucos traços funcionais toleram as variações climáticas.
Favorabilidade ambiental. ^{3,5}	Quantidade de água no solo [*]	(+)	Melhores condições ambientais promovem maior acumulação de espécies em uma mesma área	(+)	Diminui a taxa de extinção	(+)	Menor pressão de filtros ambientais, mais traços funcionais coexistem.
Heterogeneidade ambiental. ^{3,5}	Variação da altitude [°] Classes de vegetação [§]	(+)	Partição de diferentes recursos facilita a coexistência de espécies em uma mesma área	(-)	Aumenta a taxa de especiação (especiações recentes)	(+)	Aumenta a competição por recursos específicos, porém a variedade de recursos ambientais aumenta a diversificação traços funcionais, aumentando as formas de explorar os recursos.

Autores: ¹Wright (1983), ²Hawkins *et al.* (2003), ³Pianka (1996), ⁴Fraser e Currie (1996), ⁵Richerson e Lum (1980).

Fonte: [°]WorldClim, ^{*}Atlas of Biosphere, [§]Mapa de vegetação (Eva *et al.*, 2002).

Tabela 2. Famílias de tartarugas sul americanas acompanhada do número de espécies por família; os tempos de divergência das famílias utilizados para o ajuste do comprimento de ramos para o cálculo de diversidade filogenética, retirados de Shaffer (2009); e o período climático da Terra durante o surgimento das famílias (Romdal *et al.*, 2013).

Família	Nº de espécies	Tempo m.a.	Período climático
Chelidae	23	156,5	Glaciação parcial
Podocnemidae	7	124	Quente
Chelydridae	1	85	Quente
Kinosternidae	3	65	Quente
Emydidae	4	70	Quente
Testudinidae	3	52	Quente
Geoemydidae	5	52	Quente

Tabela 3. Regressão múltipla das métricas de diversidade contra os preditores ambientais representantes das hipóteses de processos determinantes da diversidade. (SR= Riqueza; PD = Diversidade Filogenética; FD=Diversidade Funcional; evap_pot = evapotranspiração potencial; temp_med= temperatura média anual; prec_med = Precipitação media anual; evap_real = Evapotranspiração real; temp_min= Temperatura mínima do mês mais frio; prec_sec = Precipitação mínima do mês mais seco; sazo_pre c= Sazonalidade da precipitação; sazo_temp=Variação anual da temperatura; agua_solo = Quantidade de água no solo; heteroge = Classes de vegetação; var_alt = Variação da altitude).

		Slopes (SEVM + ambiental)					
		SR		PD		FD	
Hipóteses	Variáveis	b	p	b	p	b	p
	interseção	0,038	0,621	-69,566	0,002	0,038	0,621
Disponibilidade de energia	evap_pot	-0,003	<0,001	-0,726	0,003	-0,003	<0,001
	temp_med	0,006	<0,001	1,965	<0,001	0,006	<0,001
Dinâmica água-energia	prec_med	<0,001	<0,001	0,076	<0,001	<0,001	<0,001
	evap_real	0,014	<0,001	3,983	<0,001	0,014	<0,001
Estresse climático	temp_min	<0,001	0,748	-0,002	<0,001	<0,001	0,748
	prec_sec	<0,001	0,162	-0,933	<0,001	<0,001	0,162
Sazonalidade climática	sazo_prec	0,001	0,833	0,53	0,727	0,001	0,833
	sazo_temp	-0,004	<0,001	-0,5	<0,001	-0,004	<0,001
Favorabilidade ambiental	agua_solo	<0,001	0,656	-0,193	0,182	<0,001	0,656
Heterogeneidade ambiental	heteroge	0,016	<0,001	6,868	<0,001	0,016	<0,001
	var_alt	<0,001	0,007	0,004	0,367	<0,001	0,007

Tabela 4. Melhor modelo e modelo médio selecionados após regressão múltipla de cada métrica de diversidade contra os preditores ambientais representantes das hipóteses de processos determinantes da diversidade, adotando os critérios de menor AICc para melhor modelo e de modelos com $\Delta AICc < 2$ para modelo médio. evap_pot = evapotranspiração potencial; temp_med= temperatura média anual; prec_med = precipitação média anual; evap_real = evapotranspiração real; temp_min= temperatura mínima do mês mais frio; prec_sec = precipitação mínima do mês mais seco; sazo_prec= sazonalidade da precipitação; sazo_temp=variação anual da temperatura; agua_solo = quantidade de água no solo; heteroge = classes de vegetação; var_alt = variação da altitude.

Variáveis	SR		FD		PD				
	<u>Modelo médio</u>		<u>Modelo médio</u>		<u>Modelo médio</u>				
	β	Importância	β	Importância	β	Importância			
evap_pot	-0,117	1	-0,118	0,993	-0,084	0,942	-0,071	1	-0,062
temp_med	0,346	1	0,345	1	0,319	1	0,392	1	0,395
prec_med	0,213	1	0,214	1	0,257	1	0,219	1	0,219
evap_real	0,507	1	0,506	1	0,425	1	0,433	1	0,419
temp_min	-0,067	1	-0,068	0,262	—	1	-0,116	1	-0,117
prec_sec	-0,078	1	-0,081	0,469	-0,020	1	-0,173	1	-0,174
sazo_prec	-0,009	0,346	—	0,258	-0,219	0,273	0,004	0,273	—
sazo_temp	-0,176	1	-0,179	1	—	1	-0,104	1	-0,104

Continuação da Tabela 4...

Variáveis	SR		FD		PD				
	<u>Modelo médio</u>		<u>Modelo médio</u>		<u>Modelo médio</u>				
	β	Importância	β	Importância	β	Importância			
agua_solo	-0,008	0,27	—	-0,009	0,284	—	-0,025	0,446	—
heteroge	0,061	1	0,061	0,052	1	0,051	0,080	1	0,079
var_alt	0,020	0,711	0,02	0,023	0,87	0,025	0,008	0,317	—

[◇] $r^2 = 0,889$; AICc = 5986,62

[§] $r^2 = 0,897$; AICc = 20644,93

^{*} $r^2 = 0,901$; AICc = 1392,23

Tabela 5. Análise de regressão parcial para os padrões de riqueza (SR), diversidade filogenética (PD) e funcional (FD) apresentando o quanto de cada métrica é explicada pelo componente exclusivamente ambiental, exclusivamente espacial, pela sobreposição de ambos e os resíduos das análises.

Métricas	R ² do modelo de regressão parcial			Contribuição da explicação (%)			
	Ambiental	Espacial	Sobreposição	Ambiental	Sobreposição	Espacial	Resíduo
SR	0,809	0,245	0,894	0,649	0,160	0,085	0,106
PD	0,827	0,258	0,900	0,643	0,185	0,073	0,100
FD	0,828	0,278	0,904	0,626	0,201	0,077	0,096

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Hipótese filogenética para os quelônios continentais da América do Sul, com comprimento de ramos ajustado pelo método BLADJ utilizando a datação das famílias de Shaffer (2009).

Figura 2. Dendrograma representativo da diversidade funcional dos quelônios continentais da América do Sul, construído pelo método UPGMA utilizando a distância de Gower.

Figura 3. Correlogramas do índice I de Moran para a riqueza de espécies (acima), diversidade filogenética (meio) e funcional (abaixo), juntamente com resíduos da regressão múltipla com os preditores ambientais.

Figura 4. Padrões de riqueza de espécies (esquerda), diversidade filogenética (centro) e funcional (direta) dos quelônios continentais da América do Sul.

Figura 5. Regressão linear da diversidade funcional dos quelônios continentais da América do Sul explicada pela sua riqueza (direita) e espacialização dos resíduos (esquerda), indicando áreas de maior (resíduos positivos) e de menor diversidade funcional (resíduos negativos) que o esperado pelo modelo.

Figura 6. Regressão linear da diversidade funcional dos quelônios continentais da América do Sul explicada pela sua diversidade filogenética (direita) e espacialização dos resíduos (esquerda), indicando áreas de maior dispersão filogenética (resíduos positivos) e áreas de atração filogenética (resíduos negativos) que o esperado pelo modelo.

Figura 7. Regressão linear da diversidade filogenética dos quelônios continentais da América do Sul explicada pela sua riqueza (direita) e espacialização dos resíduos (esquerda), indicando áreas de maior (resíduos positivos) e de menor diversidade filogenética (resíduos negativos) que o esperado pelo modelo.

FIGURAS

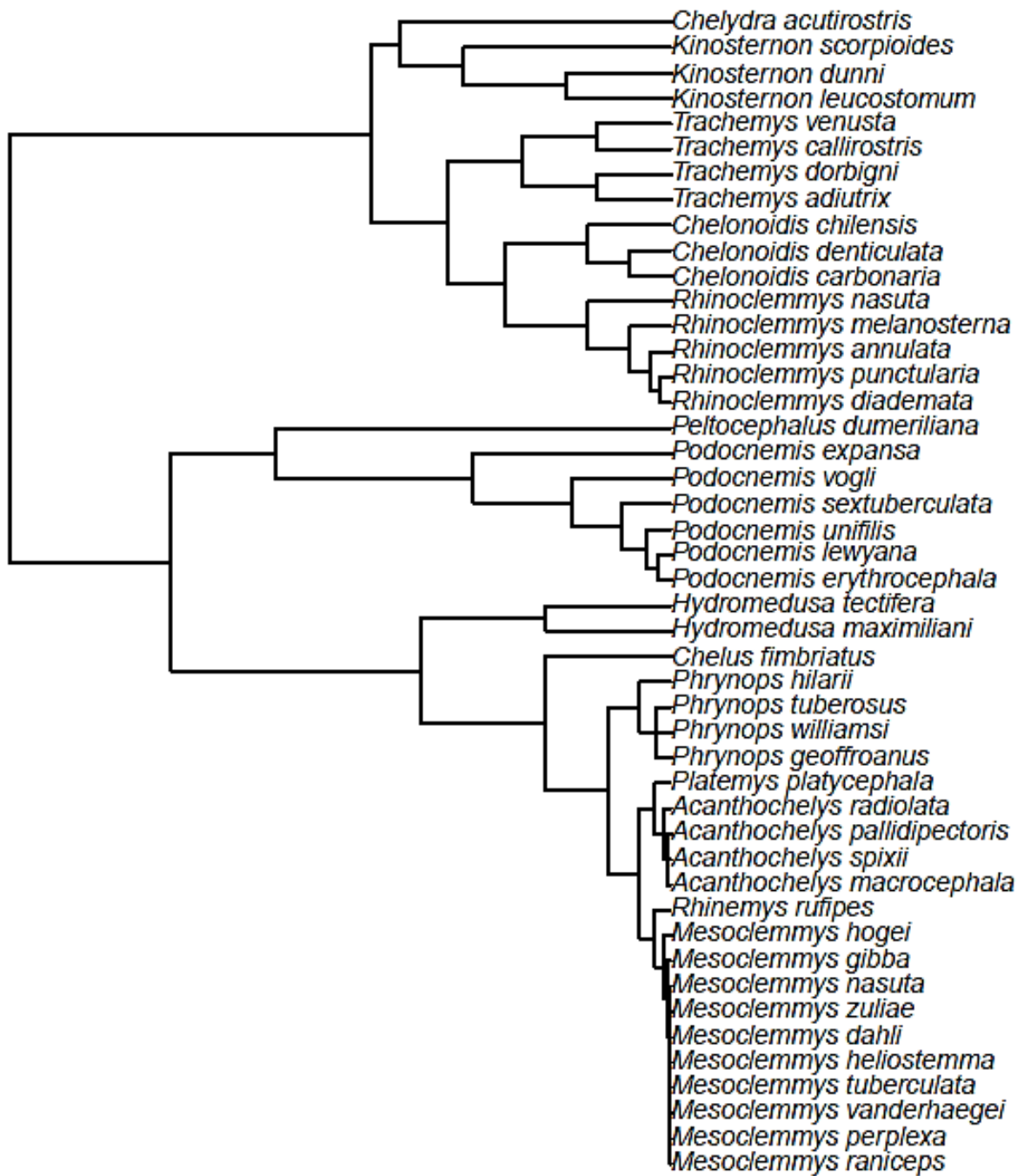


Figura 1.

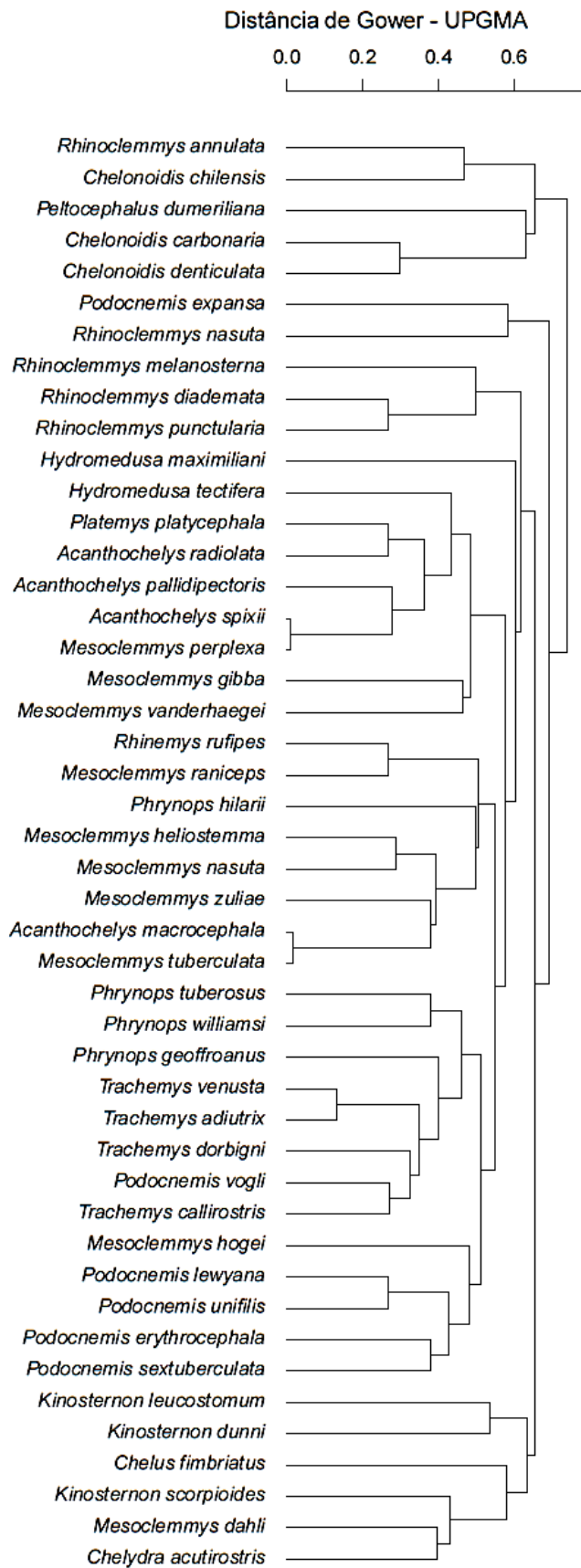


Figura 2.

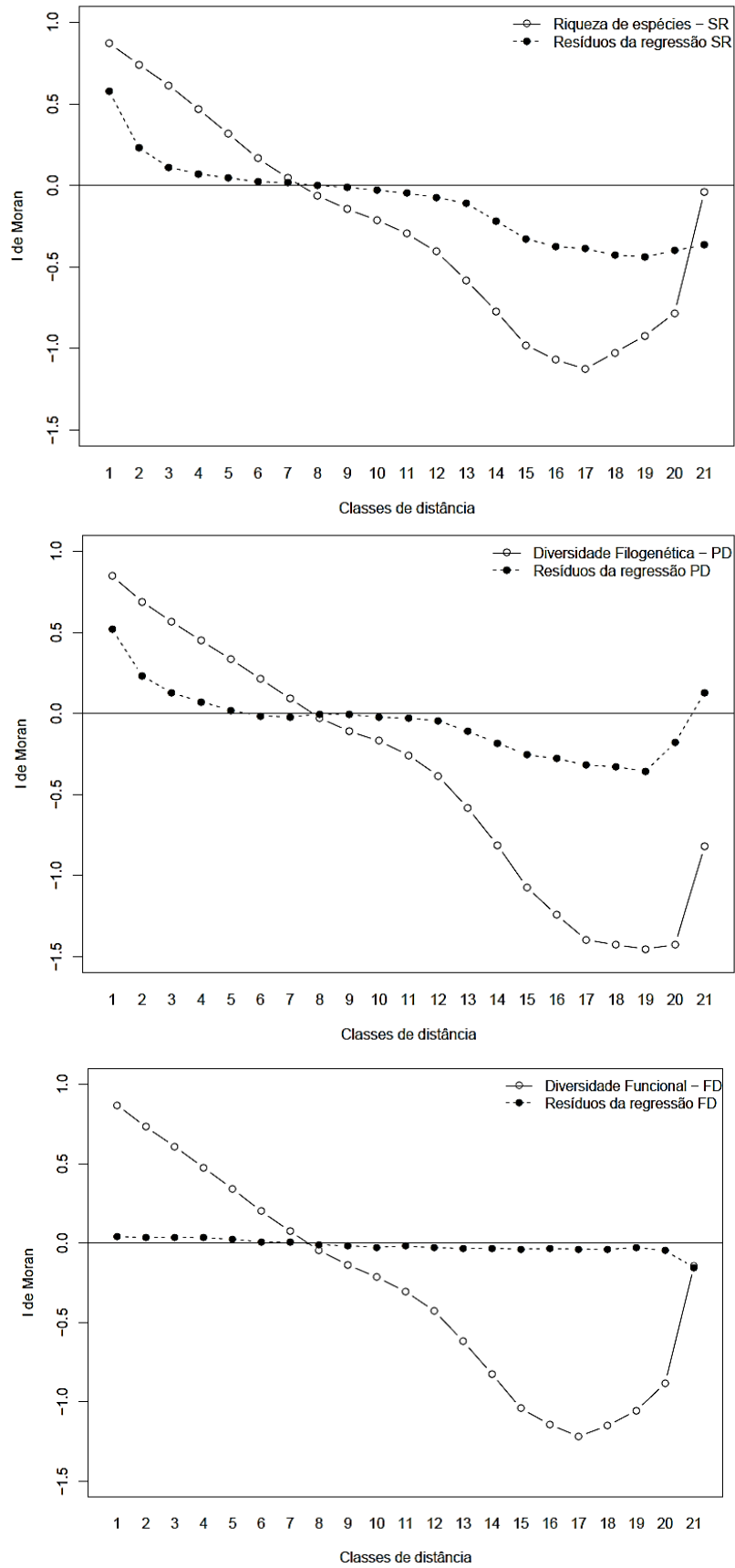


Figura 3.

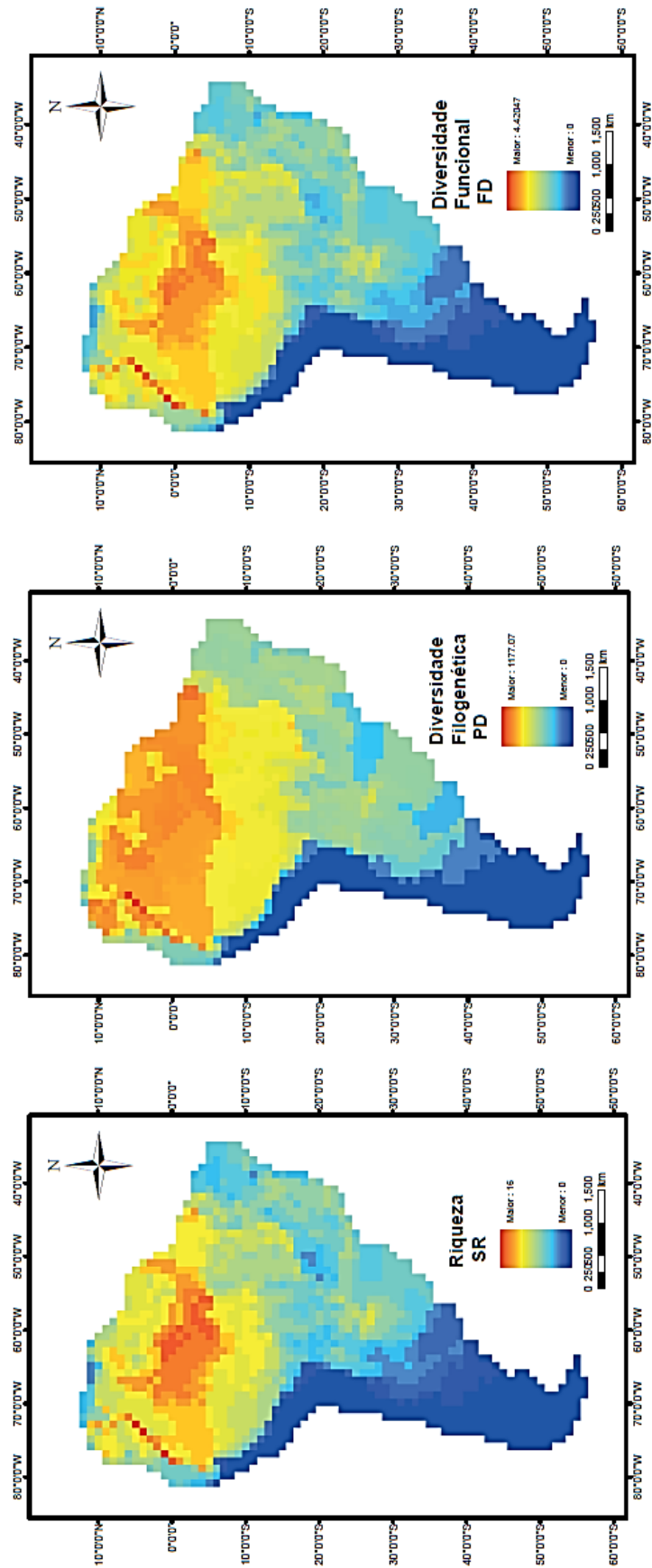


Figura 4.

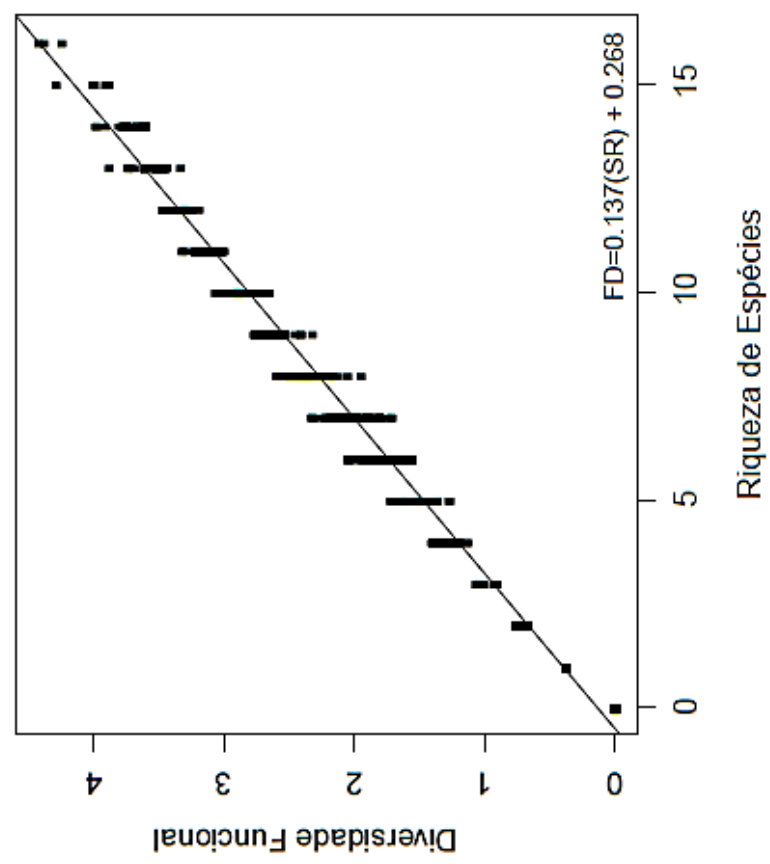
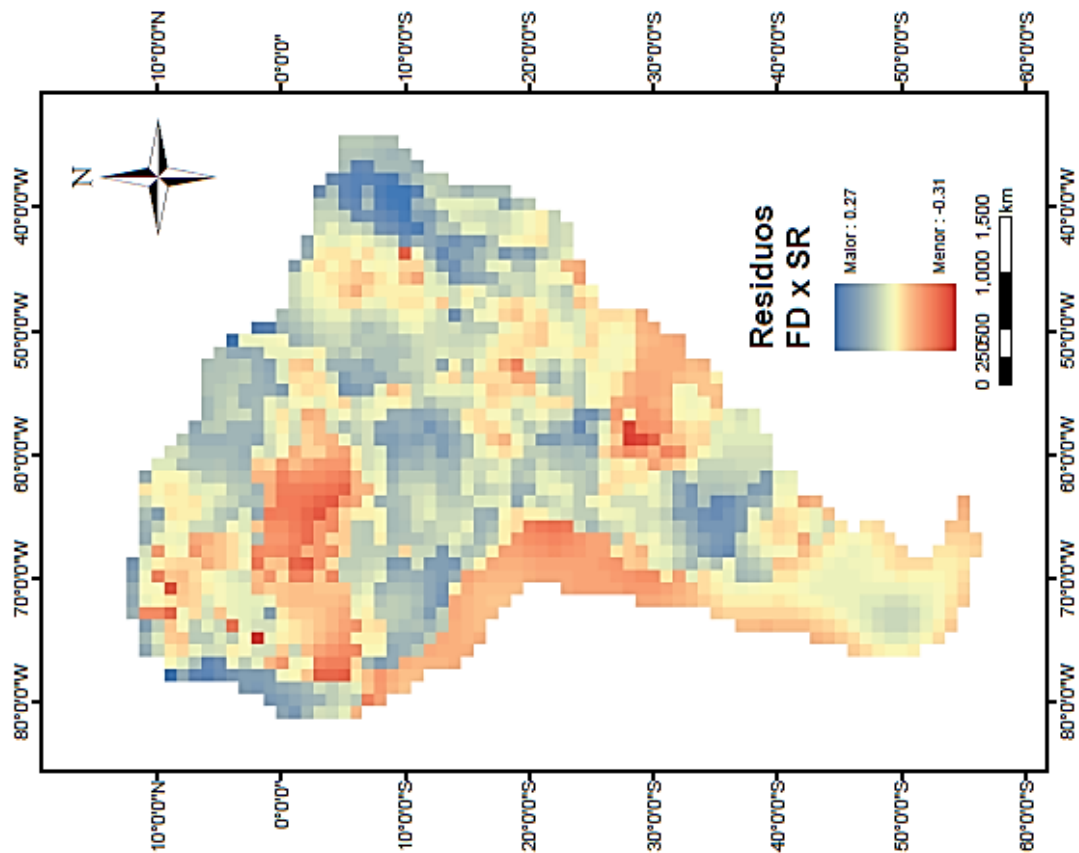


Figura 5.

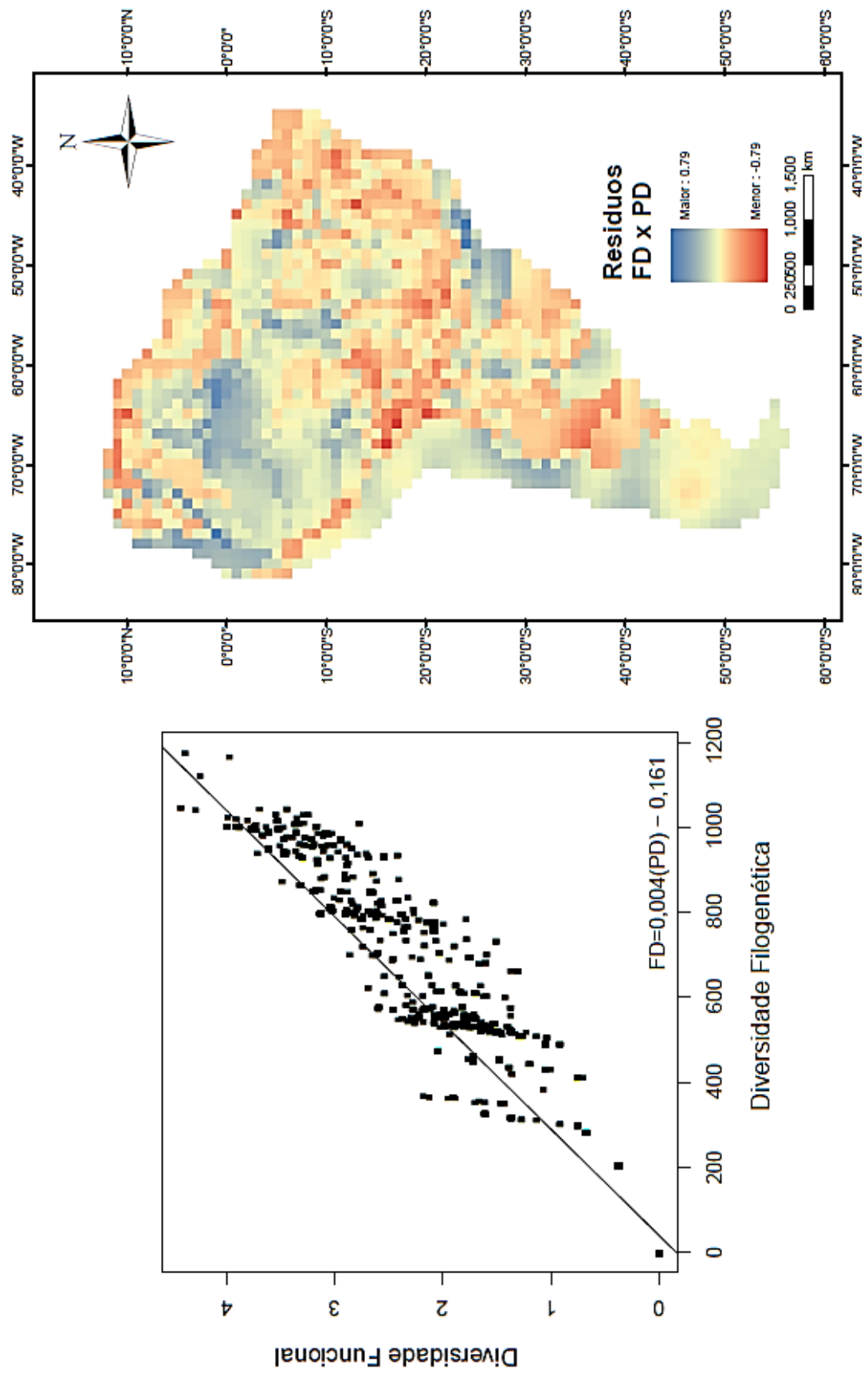


Figura 6.

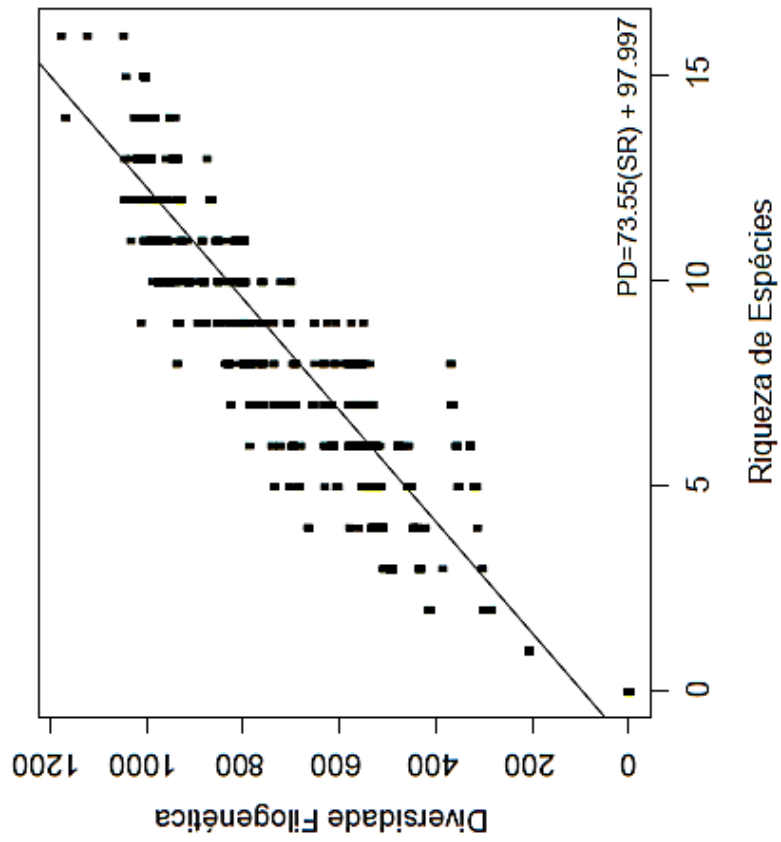
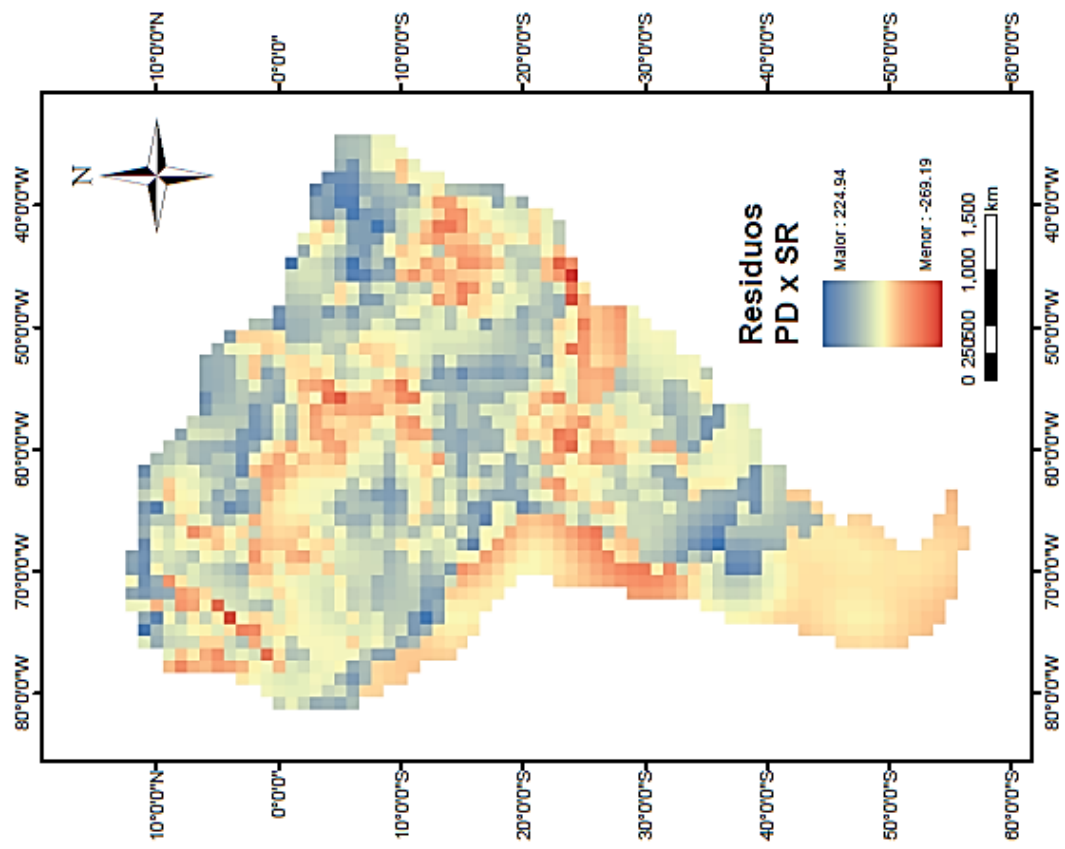


Figura 7.

APÊNDICES

Apêndice 1. Número de registros e o valor de AUC médio para os modelos de distribuição potencial dos quelônios continentais sul americanos. (Total de registros 4.426).

Espécies	n° registros	AUC médio
<i>Platemys platycephala</i>	136	0,961
<i>Acanthochelys spixii</i>	76	0,983
<i>Acanthochelys pallidipectoris</i>	30	0,994
<i>Acanthochelys radiolata</i>	35	0,994
<i>Acanthochelys macrocephala</i>	27	0,993
<i>Rhinemys rufipes</i>	14	0,974
<i>Mesoclemmys hoguei</i>	10	0,983
<i>Mesoclemmys gibba</i>	117	0,961
<i>Mesoclemmys perplexa</i>	3	NA
<i>Mesoclemmys vanderhaegei</i>	54	0,965
<i>Mesoclemmys heliostemma</i>	16	0,936
<i>Mesoclemmys tuberculata</i>	22	0,985
<i>Mesoclemmys zuliae</i>	10	0,999
<i>Mesoclemmys raniceps</i>	47	0,956
<i>Mesoclemmys nasuta</i>	11	0,981
<i>Mesoclemmys dahli</i>	25	0,995
<i>Phrynops hilarii</i>	106	0,981
<i>Phrynops tuberosus</i>	137	0,962
<i>Phrynops geoffroanus</i>	142	0,953
<i>Phrynops williamsi</i>	59	0,989
<i>Chelus fimbriatus</i>	139	0,961
<i>Hydromedusa maximiliani</i>	40	0,995
<i>Hydromedusa tectifera</i>	179	0,982
<i>Peltocephalus dumeriliana</i>	84	0,976
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	57	0,991

Continuação do apêndice 1...

Espécies	n° registros	AUC médio
<i>Podocnemis sextuberculata</i>	60	0,974
<i>Podocnemis lewyana</i>	67	0,994
<i>Podocnemis unifilis</i>	339	0,933
<i>Podocnemis expansa</i>	258	0,96
<i>Podocnemis vogli</i>	65	0,989
<i>Kinosternon scorpioides</i>	480	0,926
<i>Kinosternon leucostomum</i>	341	0,97
<i>Kinosternon dunni</i>	7	0,999
<i>Chelydra acutirostris</i>	48	0,973
<i>Trachemys callirostris</i>	52	0,992
<i>Trachemys venusta</i>	102	0,998
<i>Trachemys adiutrix</i>	27	0,998
<i>Trachemys dorbigni</i>	70	0,993
<i>Rhinoclemmys nasuta</i>	56	0,993
<i>Rhinoclemmys annulata</i>	94	0,984
<i>Rhinoclemmys diademata</i>	28	0,995
<i>Rhinoclemmys punctularia</i>	77	0,972
<i>Rhinoclemmys melanosterna</i>	48	0,988
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	255	0,931
<i>Chelonoidis denticulata</i>	238	0,930
<i>Chelonoidis chilensis</i>	138	0,987

Apêndice 2. Traços funcionais utilizados para o cálculo de diversidade funcional, tabelas divididas em parte A e B. (*) indica que o traço foi inferido por mapeamento de caracteres.

Espécie	CLC (cm)	Dimorfismo (sexo maior)	Membranas interdigitais	Forma da carapaça	Altura da carapaça	Plastrão	Cabeça
<i>Platemys platycephala</i>	18	macho	vestigiais	elíptica	plana	largo	estreita
<i>Acanthochelys spixii</i>	17	fêmea	completas	elíptica	plana	largo	estreita
<i>Acanthochelys pallidipectoris</i>	18	fêmea	completas	elíptica	plana	largo	estreita
<i>Acanthochelys radiolata</i>	20	macho	completas	elíptica	plana	largo	estreita
<i>Acanthochelys macrocephala</i>	29,5	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Rhinemys rufipes</i>	27	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Mesoclemmys hoguei</i>	38	macho	completas	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Mesoclemmys gibba</i>	23,3	fêmea	completas	elíptica	arqueado	largo	estreita
<i>Mesoclemmys perplexa</i>	19,3	fêmea*	completas	elíptica	plana	largo	estreita
<i>Mesoclemmys vanderhaegei</i>	28,5	fêmea	completas	elíptica	arqueado	largo	estreita
<i>Mesoclemmys heliostemma</i>	31	macho	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Mesoclemmys tuberculata</i>	25	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Mesoclemmys zuliae</i>	28	fêmea	completas	oblonga	plana	largo	larga
<i>Mesoclemmys raniceps</i>	33	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Mesoclemmys nasuta</i>	31,7	macho	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Mesoclemmys dahli</i>	28	fêmea	completas	oval	plana	reduzido	larga
<i>Phrynops hilarii</i>	40	macho	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Phrynops tuberosus</i>	39	fêmea	completas	oval	plana	largo	estreita
<i>Phrynops geoffroanus</i>	35	fêmea	completas	oval	plana	largo	estreita
<i>Phrynops williamsi</i>	35,5	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Chelus fimbriatus</i>	53	fêmea	completas	oblonga	plana	reduzido	larga
<i>Hydromedusa maximiliani</i>	21	macho	completas	oblonga	plana	largo	estreita
<i>Hydromedusa tectifera</i>	30	fêmea	completas	oblonga	plana	largo	estreita
<i>Peltocephalus dumeriliana</i>	52	macho	vestigiais	oval	arqueado	largo	larga
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	32,2	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	estreita

Continuação do apêndice 2, parte A...

Espécie	CLC (cm)	Dimorfismo (sexo maior)	Membranas interdigitais	Forma da carapaça	Altura da carapaça	Plastrão	Cabeça
<i>Podocnemis sextuberculata</i>	31,7	fêmea	completas	elíptica	arqueado	largo	larga
<i>Podocnemis lewyana</i>	48	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Podocnemis unifilis</i>	50	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Podocnemis expansa</i>	89	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Podocnemis vogli</i>	36	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Kinosternon scorpioides</i>	27	macho	completas	oval	domo	reduzido	larga
<i>Kinosternon leucostomum</i>	18	macho	completas	oblonga	domo	largo	larga
<i>Kinosternon dunni</i>	18	macho	completas	oval	domo	reduzido	larga
<i>Chelydra acutirostris</i>	49	macho	completas	oval	arqueado	reduzido	larga
<i>Trachemys callirostris</i>	35	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Trachemys venusta</i>	48	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Trachemys adiutrix</i>	14,4	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Trachemys dorbigni</i>	26,7	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	larga
<i>Rhinoclemmys nasuta</i>	22,9	fêmea	completas	oval	plana	largo	larga
<i>Rhinoclemmys annulata</i>	23	semelhante	vestigiais	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Rhinoclemmys diademata</i>	28,5	fêmea	vestigiais	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Rhinoclemmys punctularia</i>	25,4	fêmea	vestigiais	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Rhinoclemmys melanosterna</i>	30	fêmea	completas	oval	arqueado	largo	estreita
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	45	macho	ausentes	oblonga	domo	largo	larga
<i>Chelonoidis denticulata</i>	82	macho	ausentes	oblonga	domo	largo	larga
<i>Chelonoidis chilensis</i>	43,3	semelhante	ausentes	oval	domo	largo	estreita

Continuação do apêndice 2, parte B...

Espécie	Dieta	Hábito	Habitat	Atividade	Ninhada	Reprodução
<i>Acanthochelys radiolata</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna*	1 a 6	sazonal
<i>Acanthochelys macrocephala</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna	4 a 8	sazonal
<i>Rhinemys rufipes</i>	onívora	aquática	lêntico lótico	noturna	3 a 12	sazonal
<i>Mesoclemmys hoguei</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico lótico	noturna*	1 a 7	sazonal
<i>Mesoclemmys gibba</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	noturna	2 a 4	sazonal
<i>Mesoclemmys perplexa</i>	carnívora*	semi-aquática	lêntico	noturna*	NA	sazonal*
<i>Mesoclemmys vanderhaegei</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico lótico	generalista	1 a 14	sazonal
<i>Mesoclemmys heliostemma</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna	NA	sazonal*
<i>Mesoclemmys tuberculata</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna	4 a 9	sazonal
<i>Mesoclemmys zuliae</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna*	7 a 10	sazonal
<i>Mesoclemmys raniceps</i>	carnívora	aquática	lêntico lótico	noturna	6 a 8	sazonal
<i>Mesoclemmys nasuta</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	noturna	1 a 6	sazonal
<i>Mesoclemmys dahli</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	generalista	1 a 12	sazonal
<i>Phrynops hilarii</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna	1 a 23	sazonal
<i>Phrynops tuberosus</i>	carnívora	semi-aquática	lótico	diurna	10 a 20	sazonal
<i>Phrynops geoffroanus</i>	onívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna	1 a 30	sazonal
<i>Phrynops williamsi</i>	carnívora	semi-aquática	lótico	diurna	9	sazonal
<i>Chelus fimbriatus</i>	carnívora	aquática	lêntico	generalista	12 a 28	sazonal
<i>Hydromedusa maximiliani</i>	onívora	semi-aquática	lótico	diurna	3	sazonal
<i>Hydromedusa tectifera</i>	carnívora	semi-aquática	lêntico	diurna	4 a 15	sazonal
<i>Peltocephalus dumeriliana</i>	onívora	aquática	lótico	diurna	3 a 25	sazonal
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna	2 a 18	sazonal
<i>Podocnemis sextuberculata</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna*	6 a 25	sazonal
<i>Podocnemis lewyana</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico lótico	generalista	10 a 40	sazonal
<i>Podocnemis unifilis</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico lótico	generalista	13 a 35	sazonal
<i>Podocnemis expansa</i>	herbívora	aquática	lêntico lótico	generalista	56 a 120	sazonal

Continuação do apêndice 2, parte B...

Espécie	Dieta	Hábito	Habitat	Atividade	Ninhada	Reprodução
<i>Podocnemis vogli</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	diurna	7 a 13	sazonal
<i>Kinosternon scorpioides</i>	onívora	semi-aquática	lêntico lótico	generalista	2 a 6	sazonal
<i>Kinosternon leucostomum</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	noturna	1 a 6	contínua
<i>Kinosternon dunni</i>	carnívora	aquática	lêntico	noturna	2	contínua
<i>Chelydra acutirostris</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	generalista	20 a 25	sazonal
<i>Trachemys callirostris</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	diurna	12 a 25	sazonal
<i>Trachemys venusta</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	diurna	4 a 30	sazonal
<i>Trachemys adiutrix</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	diurna*	11 a 12	sazonal
<i>Trachemys dorbigni</i>	onívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna	6 a 19	sazonal
<i>Rhinoclemmys nasuta</i>	herbívora	aquática	lótico	generalista	1	contínua
<i>Rhinoclemmys annulata</i>	herbívora	terrícola	terrícola	diurna	1 a 2	contínua
<i>Rhinoclemmys diademata</i>	onívora	semi-aquática	lêntico	diurna	1 a 3	contínua
<i>Rhinoclemmys punctularia</i>	onívora	semi-aquática	lêntico lótico	diurna*	1 a 4	contínua
<i>Rhinoclemmys melanosterna</i>	herbívora	semi-aquática	lêntico	generalista	1 a 2	contínua
<i>Chelonoidis carbonaria</i>	onívora	terrícola	terrícola	diurna	1 a 15	sazonal
<i>Chelonoidis denticulata</i>	onívora	terrícola	terrícola	diurna	5 a 8	contínua
<i>Chelonoidis chilensis</i>	herbívora	terrícola	terrícola	diurna	2 a 6	sazonal