

# O impacto da endotermia na evolução do nicho climático e na distribuição da diversidade de vertebrados

Jonathan Rolland<sup>1,2,3\*</sup>, Daniele Silvestro<sup>1,2,4,5</sup>, Dolph Schlüter<sup>3</sup>, Antoine Guisan<sup>6,7</sup>, Oliver Broennimann<sup>6,7</sup> e Nicolas Salamin<sup>1,2</sup>

Compreender os mecanismos pelos quais os requisitos abióticos e bióticos das espécies, ou nichos ecológicos, mudam ao longo do tempo é uma questão central na biologia evolutiva. A evolução do nicho é pouco compreendida nas escalas macroecológica e macroevolutiva, pois os nichos podem mudar em curtos períodos de tempo, mas parecem mudar mais lentamente em escalas de tempo mais longas. Embora a reconstrução de nichos anteriores sempre tenha sido uma grande preocupação para paleontólogos e biólogos evolutivos, apenas alguns estudos recentes determinaram com sucesso os fatores que afetam a evolução do nicho. Aqui, comparamos a evolução de nichos climáticos em quatro grupos principais de vertebrados terrestres usando uma abordagem de modelagem que integra dados paleontológicos e neontológicos e conjuntos de dados de grande escala que contêm informações sobre as distribuições atuais, relações filogenéticas e registros fósseis para um total de 11.465 espécies. Ao reconstruir as mudanças históricas nas faixas geográficas e nichos climáticos, mostramos que as mudanças de nicho são significativamente mais rápidas em endotérmicos (pássaros e mamíferos) do que em ectotérmicos (squamatos e anfíbios). Demonstramos ainda que os padrões de diversidade dos quatro clados são diretamente afetados pela taxa de evolução do nicho, com menos mudanças latitudinais nos ectotérmicos.

**T**Os mecanismos pelos quais os nichos ecológicos das espécies evoluem ao longo do tempo e entre os grupos representam um tópico importante na biologia evolutiva<sup>1–8</sup>. Embora a evolução do nicho provavelmente seja influenciada por múltiplos fatores, a identificação de tais fatores é difícil e debatida<sup>9–11</sup>. A produção de calor metabólico (endotermia) tem sido proposta como um fator importante que pode explicar as diferenças na evolução da tolerância climática entre os grupos<sup>10</sup>, porque as temperaturas externas determinam diretamente a atividade metabólica dos ectotérmicos, mas não dos endotérmicos<sup>12–14</sup>. Os ectotérmicos dependem fortemente de fontes externas de calor para atingir temperaturas corporais operacionais; o nicho climático dos ectotérmicos provavelmente é limitado pela fisiologia, porque essas espécies tendem a exibir níveis de atividade reduzidos em condições de frio, o que reduz o tempo alocado para a obtenção de alimentos e acasalamentos<sup>15,16</sup>. Alternativamente, levantamos a hipótese de que os endotérmicos podem não estar sob tais restrições porque sua temperatura corporal é regulada internamente<sup>16,17</sup>. A endotermia também permite o aquecimento dos embriões em desenvolvimento, o que aumenta consideravelmente o sucesso reprodutivo em altas latitudes<sup>15</sup>. Como resultado, os endotérmicos podem tolerar uma ampla gama de temperaturas externas<sup>18</sup> e podem experimentar mudanças de nicho mais frequentes. Aqui, desenvolvemos uma abordagem analítica para comparar as taxas de evolução do nicho climático em endotérmicos e ectotérmicos com base na reconstrução de distribuições paleo e uma combinação de dados filogenéticos sobre espécies existentes com dados do registro fóssil.

Informações recentes sobre a distribuição de espécies de vertebrados e suas relações filogenéticas proporcionaram uma oportunidade para estudar as principais mudanças em seus nichos ecológicos e avaliar informações biogeográficas no contexto das mudanças climáticas históricas. Terrestre

os vertebrados estão distribuídos por todos os continentes e atualmente ocupam uma ampla gama de condições de temperatura. Portanto, esses organismos representam um sistema de estudo ideal para investigar a evolução de nicho relacionada à endotermia porque incluem representantes de dois grupos endotérmicos universalmente reconhecidos de animais (aves e mamíferos), bem como dois grupos ectotérmicos (squamatos e anfíbios). Os vertebrados terrestres oferecem a oportunidade única de testar se a endotermia é um fator importante que afeta a evolução do nicho em amplas escalas taxonômicas e geográficas.

## Resultados e discussão

Reunimos um conjunto de dados mundial de 18.066.914 ocorrências geolocalizadas de 11.465 espécies de aves, mamíferos, escamados e anfíbios. Combinamos os dados de ocorrência dos gêneros existentes com um grande banco de dados de fósseis de vertebrados que inclui 25.814 ocorrências de 829 gêneros. Usamos apenas fósseis de gêneros existentes e ignoramos clados e táxons totalmente extintos, devido à dificuldade de colocá-los com segurança na filogenia. Reconstruímos os nichos climáticos passados (paleo-nichos) combinando as espécies existentes e as paleo-distribuições fósseis usando um método comparativo que pode analisar eficientemente dados filogenéticos em grande escala enquanto incorpora informações fósseis. Primeiro, reconstruímos as paleo-latitudes e paleo-altitudes para cada nó de cada árvore filogenética envolvendo cada grupo de vertebrados nos últimos 270 milhões de anos (ver Métodos e Suplementar Fig. 1). Para estimar as temperaturas passadas em uma latitude e altitude específicas, construímos uma grade altitude-latitude atual das temperaturas médias anuais e escalamos essa grade com as curvas de paleotemperatura<sup>19–21</sup>. Finalmente, essa grade foi usada para obter

<sup>1</sup>Departamento de Biologia Computacional, Bióforo, Universidade de Lausanne, Lausanne, Suíça. <sup>2</sup>Instituto Suíço de Bioinformática, Quartier Sorge, Lausanne, Suíça. <sup>3</sup>Departamento de Zoologia, University of British Columbia, Vancouver, Canadá. <sup>4</sup>Departamento de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade de Gotemburgo, Gotemburgo, Suécia. <sup>5</sup>Centro Global de Biodiversidade de Gotemburgo, Gotemburgo, Suécia. <sup>6</sup>Departamento de Ecologia e Evolução, Bióforo, Universidade de Lausanne, Lausanne, Suíça. <sup>7</sup>Instituto de Dinâmica da Superfície Terrestre, Geopolis, Universidade de Lausanne, 1015 Lausanne, Suíça. \*e-mail: [jonathan.rolland@yahoo.fr](mailto:jonathan.rolland@yahoo.fr)

paleo-temperaturas para a paleo-latidade e paleo-altitude correspondente a cada nó interno das árvores filogenéticas. Reconhecemos que usar um único valor de paleotemperatura para caracterizar o nicho climático de uma espécie representa uma simplificação e não leva em conta a variabilidade intraespecífica nas múltiplas dimensões do nicho<sup>22–24</sup>, mas essa suposição era necessária, visto que nossa reconstrução dizia respeito a milhares de espécies.

Nossas reconstruções ancestrais de temperatura sugerem que a endotermia teve um forte impacto na taxa de evolução do nicho (Fig. 1). A evolução do nicho foi mais rápida nas aves (evolução média da temperatura em todos os ramos da filogenia = 0,70 (intervalo de confiança de 95% (IC) = 0,68, 0,72) °CMyr<sup>-1</sup>) e mamíferos (0,52 (CI = 0,50, 0,55) °CMyr<sup>-1</sup>) do que em anfíbios (0,26 (CI = 0,25, 0,28) °CMyr<sup>-1</sup>) ou escamados (0,30 (CI = 0,29, 0,32) °CMyr<sup>-1</sup>) (Figo.1). Os testes de postos sinalizados de Wilcoxon foram altamente significativos para todas as comparações possíveis entre ectotérmicos e endotérmicos ( $P < 2 \times 10^{-16}$ ). Encontramos resultados semelhantes quando apenas os últimos 5Myr foram considerados e quando podamos as árvores para testar se o tamanho da árvore estava afetando nossos resultados (Suplementar Fig. 2; veja também a seção 'Robustez dos resultados' no Material Suplementar). Esses resultados podem ser explicados principalmente pelas três razões a seguir: (1) os endotérmicos têm limites climáticos mais amplos e distribuições que cobrem uma faixa latitudinal mais ampla do que os ectotérmicos<sup>17,18</sup> (Fig. 3 complementar); (2) eles têm maior capacidade de dispersão do que os ectotérmicos<sup>25</sup>, que lhes permitem cruzar trechos inadequados de habitat no espaço ou no tempo (por exemplo, de uma estação para outra); e (3) eles aquecem seus embriões em desenvolvimento e alimentam seus descendentes<sup>15</sup>. Essas três características principais podem conferir aos endotérmicos uma maior probabilidade de sobrevivência em ambientes instáveis e heterogêneos em latitudes mais altas e permitir que eles se adaptem progressivamente a climas frios e instáveis<sup>26</sup>. Em contraste, as espécies ectotérmicas podem ser mais limitadas por sua fisiologia e provavelmente terão menos oportunidades de experimentar novas condições climáticas.

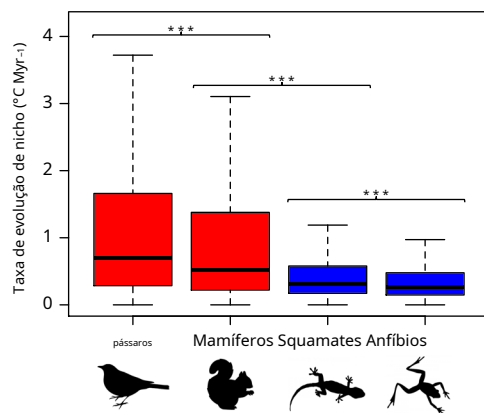
Resultados comparáveis que mostraram uma maior taxa de evolução de nicho em endotérmicos do que em ectotérmicos foram observados nas 20 principais ordens (para aves e mamíferos) ou famílias (para anfíbios

e squamates) de cada grupo separadamente (Suplementar Fig. 4). Em particular, encontramos maiores taxas de evolução de nicho nas ordens aviária Anseriformes e Procellariiformes, nas ordens mamíferas Lagomorpha e Carnívora, nas famílias anfíbias Megophryidae e Bufonidae e nas famílias squamate Natricidae e Elapidae. Muitos desses grupos se originaram em altas latitudes, como Lagomorpha<sup>27</sup> ou carnívoro<sup>28</sup>, ou eram particularmente diversos em altas latitudes (como Anseriformes, Procellariiformes, Carnívora, Lagomorpha, Megophryidae, Bufonidae, Natricidae e Elapidae; Suplementar Fig. 5). Em contraste, encontramos taxas mais lentas de evolução de nicho principalmente em grupos tropicais de aves (como Bucerotiformes e Tinamiformes), mamíferos (Afrosoricida e Pholidota) e escamados (Typhlopidae e Dactyloidae). Ainda que esses resultados nos níveis de ordem e família reforcem nossos resultados principais, também é possível que uma diferença significativa na taxa de evolução de nicho entre endotérmicos e ectotérmicos tenha sido detectada apenas ao acaso, visto que o número de repetições é baixo (apenas duas grandes clados de endotérmicos e dois de ectotérmicos).

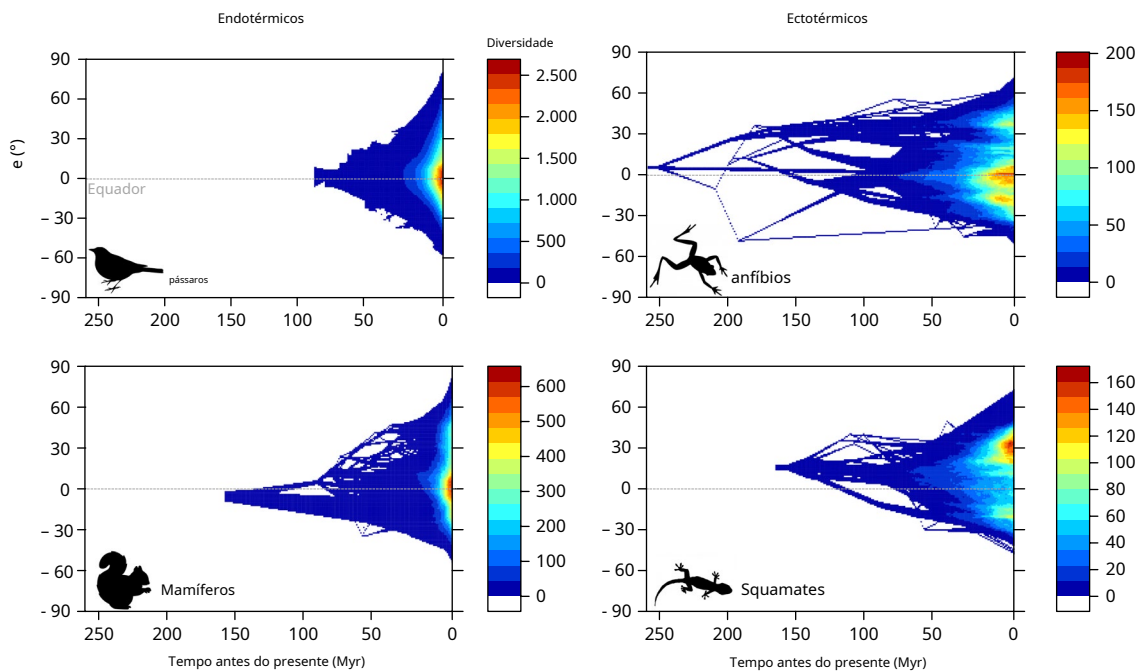
A taxa de evolução do nicho tem consequências importantes para a evolução das preferências de habitat, bem como para o surgimento dos atuais padrões globais de diversidade<sup>2,6,29</sup>. Por exemplo, os processos que levaram à construção do mais famoso padrão de diversidade, que é o gradiente latitudinal de diversidade (ou seja, a diminuição da diversidade de espécies do Equador aos pólos), podem ter sido afetados pelas taxas aceleradas ou diminuídas de evolução de nicho. Como a latitude demonstrou estar amplamente correlacionada com a temperatura, esperamos descobrir que as preferências de latitude média das espécies ectotérmicas estão evoluindo lentamente. Com base na informação filogenética e fóssil, nossa reconstrução ancestral sugere que as mudanças latitudinais foram aproximadamente 5 vezes mais lentas em espécies ectotérmicas (anfíbios: 0,15 (0,14; 0,15)° de latitude por Myr; escamados: 0,23 (0,21; 0,24)° de latitude por Myr) do que em espécies endotérmicas (aves: 1,14 (1,10; 1,17)° de latitude por Myr; mamíferos: 0,88 (0,85; 0,92)° de latitude por Myr). Nossos resultados de reconstrução também sugerem que o gradiente de diversidade latitudinal surgiu primeiro em ectotérmicos (~ 50 milhões de anos atrás para escamados e anfíbios, consistente com a idade encontrada em outros grupos ectotérmicos<sup>30</sup>) e mais recentemente em endotérmicos (~ 20 milhões de anos atrás para mamíferos e aves) (Fig.2).

De acordo com a hipótese do 'conservadorismo de nicho tropical'<sup>6</sup>, a latitude máxima absoluta de clados com evolução de nicho lenta, como os ectotérmicos, deveria ter diminuído durante o resfriamento da era Cenozóica para acompanhar a contração do bioma tropical. Em última análise, essa contração pode ter levado ao acúmulo de espécies nos trópicos. Para testar esta hipótese, comparamos a direção de dispersão de cada ramo da árvore filogenética (em direção ao Equador ou em direção aos pólos; do ancestral ao descendente) durante o período Cretáceo e a era Cenozóica (Fig.3). Descobrimos que as distribuições de todos os grupos se beneficiaram das temperaturas globais mais altas e se expandiram principalmente dos trópicos em direção aos pólos durante o período Cretáceo e no início da era Cenozóica. Para aves, mamíferos e escamados, esses eventos de dispersão "fora dos trópicos" duraram até a transição Eoceno/Oligoceno, 33,9 milhões de anos atrás, que correspondeu a um grande evento de resfriamento associado à formação de mantos de gelo permanentes na Antártida. Consistente com relatórios anteriores<sup>26–28,31–33</sup>, descobrimos que linhagens distribuídas em altas latitudes se dispersaram em direção ao Equador seguindo a contração de habitats tropicais (Fig.3de Suplementar Fig. 11) desde a transição Eoceno/Oligoceno (33,9 Myr atrás) até o ótimo climático médio do Mioceno (~15Myr atrás). Assim, nossos resultados sugerem que a contração do bioma tropical associada à diminuição das temperaturas em altas latitudes desempenhou um papel importante na construção do atual padrão de diversidade dos quatro grupos analisados durante a segunda parte da era Cenozóica.

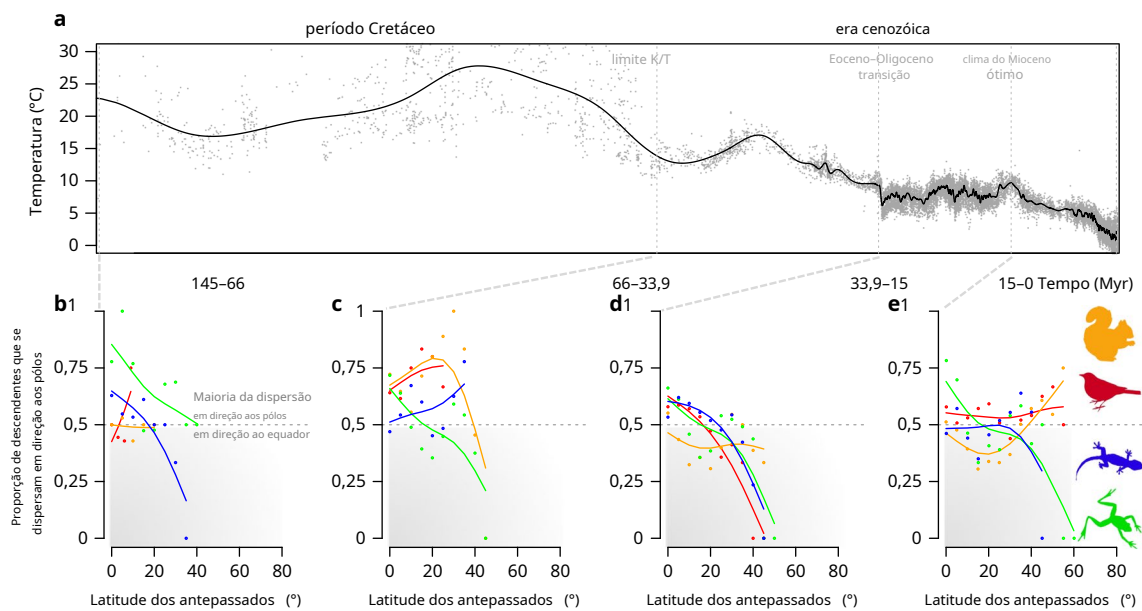
No geral, mostramos que 50,6% das linhagens de aves tropicais, 42,5% dos mamíferos, 64,5% dos anfíbios e 54,9% das linhagens de squamat permanecem nos trópicos (entre 23,4° N e 23,4° S) ao longo de todo o



**Fig. 1 | A taxa de evolução de nicho em endotérmicos (pássaros e mamíferos, vermelho) e ectotérmicos (squamatos e anfíbios, azul).** As caixas representam a mediana, o primeiro quartil e o terceiro quartil da taxa de evolução do nicho reconstruída para todos os ramos da árvore filogenética de cada grupo. Para cada ramo, a evolução do nicho foi calculada como a diferença de temperaturas entre os descendentes e os ancestrais. Com base nos testes de Wilcoxon, encontramos uma evolução de nicho significativamente mais rápida em endotérmicos (aves e mamíferos) do que em ectotérmicos (squamates e anfíbios) ( $***P < 0,001$ ). A taxa de evolução do nicho também foi significativamente diferente entre cada grupo separado. Os valores extremos de 5% não são mostrados.



**Fig. 2 | construção do gradiente latitudinal de diversidade ao longo do tempo entre aves e mamíferos (endotérmicos) e anfíbios e escamados (ectotérmicos).** Cada painel é uma matriz de 180×270 células retratando o tempo antes do presente (entre 0 e 270 Myr) no eixo e latitude no eixo (de 90° N a 90° S). Cada célula representa a diversidade (número de espécies) em um determinado momento e em uma determinada latitude. O aumento tardio na riqueza de espécies para endotérmicos (à esquerda) sugere que seu gradiente de diversidade latitudinal surgiu mais recentemente em comparação com o dos ectotérmicos (à direita).



**Fig. 3 | A evolução da temperatura global da Terra nos últimos 145 Ma e as principais direções da dispersão latitudinal (em direção aos pólos ou ao equador) dos quatro grupos em função da latitude.** a, Evolução da temperatura global desde o início do período Cretáceo (145 Myr atrás). b–e, A proporção de linhagens que se dispersaram em direção aos pólos em bandas latitudinais de 10° para cada período de tempo: 145–65,5 milhões de anos atrás (Cretáceo; b), 65,5–33,9 milhões de anos atrás (Eoceno; c), 33,9–15 Myr atrás (do limite do Eoceno/Oligoceno ao ótimo climático médio do Mioceno, MMCO; d) e 15 Myr atrás até o presente (MMCO–presente; e). Aves, vermelhas; mamíferos, laranja; anfíbios, verdes; squamates, azul. Uma proporção de 0,5 (linha tracejada cinza) representa um número equivalente de linhagens se dispersando em direção aos pólos e em direção ao Equador. A direção da dispersão para um determinado ramo foi medida a partir da latitude absoluta do ancestral até a latitude absoluta do descendente. A latitude absoluta e a idade do ancestral foram usadas para atribuir o ramo ao período de tempo e à faixa latitudinal. Para uma determinada fatia de tempo, foram calculadas proporções para todos os ramos pertencentes a cada faixa latitudinal de 10° (por exemplo, uma proporção na latitude 20° foi calculada com os ramos enraizados entre as latitudes 20° e 30°). As curvas foram obtidas usando a função R 'smooth.spline', com uma janela deslizante ao longo do tempo (a) e latitude (b–e).

Era Cenozóica. Os ectotérmicos tendiam a experimentar menos mudanças de distribuição porque cruzavam as linhas trópicas com menos frequência do que os endotérmicos (30,2%, 55%, 18,9% e 25,6% das atuais linhagens de aves, mamíferos, anfíbios e squamata, respectivamente, tiveram pelo menos um ancestral que cruzou as linhas tropicais). Consistentemente com a literatura anterior<sup>32,33</sup>, mostramos que uma proporção substancial das linhagens que deram origem às espécies atualmente distribuídas nos trópicos originou-se em altas latitudes durante a era Cenozóica (22,9%, 52,1%, 21,6% e 27,1% das aves tropicais, mamíferos, anfíbios e escamados, respectivamente) e depois seguiram a contração do bioma tropical em direção ao equador, sugerindo que o conservadorismo de nicho tropical desempenhou um papel importante no surgimento do gradiente de diversidade latitudinal dos quatro grupos.

Com base em um conjunto de dados sem precedentes de espécies de vertebrados terrestres, abrangendo distribuição, dados fósseis e filogenéticos, nossos resultados sugerem fortemente que a evolução do nicho climático é mais lenta em ectotérmicos. Este resultado pode estar altamente relacionado com as estreitas tolerâncias climáticas<sup>18</sup> (Fig. 3 suplementar) e as baixas capacidades de dispersão<sup>25</sup> relatado anteriormente para espécies ectotérmicas terrestres. Também mostramos que a taxa de evolução de nicho tem consequências importantes para a dinâmica das distribuições de espécies e os padrões atuais de biodiversidade porque os ectotérmicos experimentaram uma taxa mais lenta de dispersão latitudinal e uma maior estase em suas preferências de habitat. Essa lenta taxa de evolução de nicho afetará potencialmente a dinâmica das extinções em andamento e futuras porque as adaptações às mudanças climáticas podem exigir a rápida evolução das tolerâncias climáticas, particularmente em espécies com nichos estreitos<sup>34</sup>. Finalmente, nossos resultados sobre a taxa de evolução de nicho implicam que as abordagens atuais de modelagem de nicho<sup>35</sup> que assumem que os nichos são conservados ao longo do tempo pode ser mais preciso para modelar distribuições futuras de espécies ectotérmicas do que endotérmicas.

## Métodos

**Filogenias.** Usamos as filogenias publicadas anteriormente de 5.020 espécies de mamíferos<sup>36</sup> modificado por estudos anteriores<sup>37,38</sup>, 9.993 espécies de aves<sup>39</sup>, 2.871 espécies de anfíbios<sup>40</sup> e 4.161 espécies de escama<sup>41</sup>. Para aves e mamíferos, as árvores de máxima credibilidade foram construídas com base nas distribuições posteriores das árvores usando o programa TreeAnnotator<sup>42</sup>. A idade da raiz da filogenia dos anfíbios definiu a idade máxima para o nosso estudo (~270Myr).

**Dados climáticos e de distribuição.** Obtivemos ocorrências geográficas atuais na forma de coordenadas GPS para todos os quatro grupos de vertebrados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>). Combinamos esses dados com as informações geográficas obtidas no site da lista vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (<http://www.iucnredlist.org>), que contém polígonos com informações precisas sobre a distribuição das espécies. Removemos todas as ocorrências do GBIF fora dos polígonos da IUCN.

Da base de dados do GBIF foi compilado um total de 294.704.442 ocorrências, incluindo 276.954.416 ocorrências de aves, 9.880.714 ocorrências de mamíferos, 4.221.542 ocorrências de squamata e 3.647.770 ocorrências de anfíbios. As ocorrências disponíveis no GBIF são compiladas de várias fontes diferentes; portanto, um rigoroso procedimento de filtragem deve ser aplicado para garantir a qualidade desse conjunto de dados. Em primeiro lugar, retivemos apenas as ocorrências registradas a partir de observações diretas de campo por uma ou várias pessoas (ocorrências marcadas como 'HUMAN\_OBSERVATIONS' no GBIF) e ocorrências do local de amostragem de um espécime preservado em uma coleção ('PRESERVED\_SPECIMEN'). Ignoramos as ocorrências marcadas como 'LITERATURE', 'UNKNOWN' e 'MACHINE\_OBSERVATION' porque são menos prováveis de serem verificadas por observações de campo. Segundo, também excluímos ocorrências em 0° N e 0° E porque elas frequentemente correspondem a ocorrências incorretas digitadas incorretamente pelos usuários do banco de dados. Em terceiro lugar, para as ocorrências do GBIF, retivemos apenas coordenadas com pelo menos 4 dígitos, o que representou o melhor compromisso otimizando o número de ocorrências (para a maioria das espécies) e a qualidade dos dados. Finalmente, para cada espécie, excluímos todas as ocorrências do GBIF que não se enquadravam nos polígonos da espécie na lista vermelha da IUCN. Esta etapa de filtragem foi extremamente rigorosa e resultou na exclusão de mais da metade. Finalmente, para cada espécie, excluímos todas as ocorrências do GBIF que não se enquadravam nos polígonos da espécie na lista vermelha da IUCN. Esta etapa de filtragem foi extremamente rigorosa e resultou na exclusão de mais da metade

das ocorrências.

A temperatura e a altitude de cada ocorrência foram obtidas usando a camada climática de temperatura média anual (BIO1) e a grade de elevação obtida do WorldClim (<http://www.worldclim.org>) em resoluções de 2,5 minutos de arco e 30 segundos de arco, respectivamente<sup>43</sup>. O mínimo, o máximo e a média da temperatura e da altitude foram calculados para cada espécie.

Por fim, dentre as espécies com dados de distribuição disponíveis, selecionamos aquelas que também estavam presentes nas árvores filogenéticas. Assim, obtivemos um total de 18.066.914 ocorrências para 11.465 espécies que corresponderam a 16.805.900 ocorrências para 6.142 espécies de aves, 851.887 ocorrências para 2.922 espécies de mamíferos, 242.646 ocorrências para 1.414 espécies de anfíbios e 166.481 ocorrências para 987 espécies de escama.

**Fósseis.** Obtivemos um total de 89.147 ocorrências fósseis do Banco de Dados de Paleobiologia ([www.paleobiodb.org](http://www.paleobiodb.org), acessado em maio de 2015), incluindo 4.044 ocorrências de fósseis para 758 gêneros de aves, 81.269 ocorrências de fósseis para 4.672 gêneros de mamíferos, 1.923 ocorrências de fósseis para 230 gêneros de anfíbios e 1.911 ocorrências de fósseis para 304 gêneros de escamados. Como usamos fósseis para reconstruir as paleolatitudes das filogenias, consideramos apenas os gêneros que também estavam presentes nas árvores filogenéticas – ou seja, aqueles que possuem parentes existentes atribuídos ao mesmo gênero. Assim, os dados fósseis finais incluíram 25.814 ocorrências de 829 gêneros, que incluíram 2.663 ocorrências para 247 gêneros de aves, 21.767 ocorrências para 496 gêneros de mamíferos, 908 ocorrências para 49 gêneros de anfíbios e 476 ocorrências para 37 gêneros de escamados.<sup>44</sup>

Usamos paleo-latitudes de táxons fósseis para calibrar a inferência de latitudes ancestrais (veja abaixo). Em cada árvore, identificamos o nó que representa o ancestral comum mais recente (MRCA) das espécies pertencentes a cada gênero com uma ou mais ocorrências fósseis (detalhado na Fig. 10 Suplementar). Como os fósseis mais distantes do MRCA divergiram mais, ponderamos a latitude do fóssil com o tempo entre a idade do MRCA e a idade de cada fóssil. A latitude ancestral do MRCA de cada gênero foi então calculada como a média de todas as latitudes fósseis ponderadas. Este procedimento de ponderação foi feito apenas para o MRCA de cada gênero porque há pouca ou nenhuma informação disponível para atribuir a maioria dos fósseis a outros nós.

**Reconstrução ancestral de latitude e altitude.** Modelamos a evolução das preferências de altitude e latitude das espécies usando um processo de movimento browniano e estimamos conjuntamente a taxa evolutiva e os valores ancestrais nos nós internos da árvore. A altitude foi reconstruída independentemente da latitude, com base apenas nos dados atuais das espécies. Pesquisas anteriores mostraram que a informação fóssil pode melhorar drasticamente as inferências da evolução contínua de características<sup>45</sup>. Aqui, a informação fóssil nos permite estimar informações para nós passados em altas latitudes absolutas e inferir uma diminuição na latitude absoluta ao longo do tempo, o que seria impossível usando métodos clássicos como o movimento browniano não calibrado. Portanto, a abordagem apresentada neste artigo oferece uma oportunidade excepcional para reconstruir as contrações do bioma tropical. Aqui, integramos as informações fósseis disponíveis como calibrações de nós em estados ancestrais para a reconstrução da latitude. Para os nós que tinham informações fósseis disponíveis, a calibração seguiu uma distribuição normal com uma média correspondente à média ponderada de todos os fósseis atribuídos a esse nó (conforme detalhado na seção 'Fósseis'). Selecionamos um desvio padrão de modo que o intervalo de 95% de credibilidade da distribuição normal tenha um intervalo equivalente ao intervalo latitudinal médio observado dentro de cada espécie. Para os nós que não continham informações fósseis, usamos distribuições planas (distribuições normais com desvio padrão arbitrariamente grande).

Estimamos os parâmetros (ou seja, a taxa do modelo browniano de evolução e os estados ancestrais em todos os nós internos) em uma nova estrutura bayesiana usando a cadeia de Markov Monte Carlo (MCMC) para amostrar suas distribuições posteriores. O parâmetro de taxa e o estado da raiz foram amostrados usando o algoritmo Metropolis-Hastings<sup>46,47</sup>, enquanto todos os outros estados ancestrais foram amostrados diretamente de sua distribuição posterior usando amostragem de Gibbs<sup>48</sup>. Sob um modelo browniano de evolução, um valor de característica muda em função do tempo decorrido ( $t$ ) e a taxa ( $\sigma^2$ ), de modo que o valor esperado seja normalmente distribuído com média igual ao seu valor inicial ( $x_0$ ) e variância igual ao produto da taxa e do tempo:

$$x_t \sim (x_0, \sigma^2 t)$$

A distribuição posterior de um estado ancestral em qualquer nó interno  $eu$  é uma distribuição normal que deriva do produto de quatro distribuições normais, englobando as expectativas do valor do traço do ancestral  $x_{eu-1}$ , as expectativas dos dois descendentes  $x'_{eu+1}$  e  $x''_{eu+1}$ , e a distribuição normal atribuída como antes do valor do nó (Fig. Complementar 1):

$$\text{Posterior } x_{eu} \sim \text{Antepassado } x_{eu-1} \times \text{Descendente 1 } x'_{eu+1} \times \text{Descendente 2 } x''_{eu+1} \times \text{Nó anterior } \mu_{eu}$$

Implementamos este método em R (o script está disponível em [https://github.com/jonathanrolland/niche\\_evolution](https://github.com/jonathanrolland/niche_evolution)). Executamos 2.000.000 iterações MCMC (ou menos se a convergência foi alcançada) e amostramos a cada 1.000 passos. Avaliamos a convergência e a eficiência de amostragem inspecionando as amostras usando o Tracer



programa<sup>49</sup>. Usamos essa abordagem para reconstruir a latitude/altitude máxima e mínima ao longo do tempo. Também fornecemos uma avaliação da qualidade dos estados ancestrais usando simulações no material suplementar.

**Grade climática baseada em altitude e latitude ao longo do tempo.** Com base nos dados de temperatura média anual fornecidos pela camada climática WorldClim, uma estimativa de 180×90 grelhas climáticas foram construídas. Esta grade representava as latitudes no eixo de -90° a 90° e altitudes no eixo de -422m para 8.685m. Para cada combinação de latitude e altitude (ou seja, para cada célula), calculamos a média das temperaturas atuais. Essa grade foi então usada para obter a temperatura correspondente às coordenadas de latitude e altitude dos nós ao longo do tempo. Como as temperaturas globais mudaram ao longo do tempo e assumindo que a associação entre temperatura e altitude e latitude pode não ter mudado substancialmente, redimensionamos todas as células da grade em cada idade do nó. Para fazer isso, primeiro calculamos a diferença entre a temperatura global na idade do nó e no tempo atual usando uma curva paleo-temperatura (período cenozóico<sup>19</sup> e períodos pré-cenozóicos<sup>10,21</sup>). Em seguida, adicionamos essa diferença de temperatura a todas as células da matriz altitude/latitude para obter um equivalente da matriz altitude/latitude na idade do nó. A paleotemperatura do nó foi então obtida nesta matriz, na latitude e altitude reconstruídas anteriormente (ver também Suplementar Fig. 7).

**Estimando a taxa de evolução do nicho.** Para cada nó da árvore filogenética, obtivemos uma temperatura ancestral usando as latitudes e altitudes previamente reconstruídas, a grade climática e a idade do nó. A taxa de evolução do nicho foi então calculada para cada ramo da árvore filogenética medindo as diferenças de temperatura entre o descendente e o ancestral de cada ramo. Dividimos essa diferença pelo comprimento do ramo para obter uma taxa de variação de temperatura por unidade de tempo. Em seguida, calculamos a média e a mediana de todas essas taxas (para todos os ramos da árvore) para cada grupo taxonômico e os intervalos de confiança em torno dessas estimativas usando 1.000 bootstraps. A comparação entre as taxas de evolução de nicho entre os quatro grupos é apresentada na Fig. 1. À medida que reconstruímos os nichos da distribuição de espécies passada e atual, reconhecemos que a mudança no nicho detectada pode ser devida a mudanças no nicho realizado e não reflete uma evolução do nicho fundamental. Nosso estudo é baseado em dados de ocorrências e não em dados fisiológicos de tolerância térmica, portanto modelamos aqui apenas os nichos climáticos percebidos. Esse nicho realizado pode não representar diretamente o nicho fundamental da espécie, pois também pode refletir outros fatores além das tolerâncias térmicas, como dispersão ou competição<sup>50,51</sup>.

**Resumo do Relatório de Ciências da Vida.** Mais informações sobre design experimental estão disponíveis no Resumo de Relatórios de Ciências da Vida.

**Disponibilidade de código.** Disponibilizamos todos os códigos da metodologia utilizada neste estudo em: [https://github.com/jonathanrolland/niche\\_evolution](https://github.com/jonathanrolland/niche_evolution).

**Disponibilidade de dados.** Fornecemos todos os arquivos de dados usados neste estudo em: [https://github.com/jonathanrolland/niche\\_evolution](https://github.com/jonathanrolland/niche_evolution).

Recebido: 29 de junho de 2017; Aceito: 12 de dezembro de 2017;

Published online: 29 January 2018

## Referências

- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C.F. Nicho dynamics in space and time. *Tendências Eco. Evolução* **23**, 149–158 (2008).
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. Conservadorismo de nicho: integrando evolução, ecologia e biologia da conservação. *Annu. Rev. Ecol. Evolução Sist.* **36**, 519–539 (2005).
- Crisp, M.D. et al. Conservadorismo filogenético de biomas em escala global. *Natureza* **458**, 754–756 (2009).
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S. & Brandl, R. O nicho das plantas superiores: evidências de conservadorismo filogenético. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**, 2383–2389 (2001).
- Svenning, J.C. & Skov, F. Poderia o padrão de diversidade de árvores na Europa ser gerado pela limitação da dispersão pós-glacial? *Eco. Deixé* **10**, 453–460 (2007).
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. Biogeografia histórica, ecologia e riqueza de espécies. *Tendências Eco. Evolução* **19**, 639–644 (2004).
- Quintero, I. & Wiens, J.J. As taxas de mudança climática projetada excedem dramaticamente as taxas passadas de evolução de nicho climático entre as espécies de vertebrados. *Eco. Deixé* **16**, 1095–1103 (2013).
- Chaboureaud, A.C., Sepulchre, P., Donnadieu, Y. & Franc, A. Mudança climática impulsionada pela tectônica e a diversificação das angiospermas. *Proc. Nacional Acad. ciência EUA* **111**, 14066–14070 (2014).
- Kostikova, A., Litsios, G., Salamin, N. & Pearman, P.B. Vinculando traços de história de vida, ecologia e evolução de amplitude de nicho em eriogonóides norte-americanos (Polygonaceae). *Sou. Nat.* **182**, 760–774 (2013).
- Jezkova, T. & Wiens, J.J. As taxas de mudança em nichos climáticos em populações de plantas e animais são muito mais lentas do que a mudança climática projetada. *Proc. R. Soc. B* **283**, 20162104 (2016).
- Kozak, K. & Wiens, J. Taxas aceleradas de evolução de nicho climático fundamentam a rápida diversificação de espécies. *Eco. Deixé* **13**, 1378–1389 (2010).
- Araújo, M.B. et al. O calor congela a evolução do nicho. *Eco. Deixé* **16**, 1206–12119 (2013).
- Dillon, M.E., Wang, G. & Huey, R.B. Impactos metabólicos globais do aquecimento climático recente. *Natureza* **467**, 704–706 (2010).
- Deutsch, C.A. et al. Impactos do aquecimento climático em ectotérmicos terrestres em toda a latitude. *Proc. Nacional Acad. ciência EUA* **105**, 6668–6672 (2008).
- Farmer, C.G. Parental care: a chave para compreender a endotermia e outras características convergentes em aves e mamíferos. *Sou. Nat.* **155**, 326–334 (2000).
- Angilletta, M.J. *Adaptação Térmica: Uma Análise Teórica e Empírica*. (Oxford Univ. Press, Nova York, 2009).
- Crompton, A.W., Taylor, C.R. & Jagger, J.A. Evolução da homeotermia em mamíferos. *Natureza* **272**, 333–336 (1978).
- Rolland, J. & Salamin, N. A largura do nicho afeta a diversificação dos vertebrados. *Glob. Eco. biogeogr.* **25**, 1252–1263 (2016).
- Zachos, J.C., Dickens, G.R. & Zeebe, R.E. Uma perspectiva cenozóica inicial sobre o aquecimento do efeito estufa e a dinâmica do ciclo do carbono. *Natureza* **451**, 279–283 (2008).
- Cramer, B.S., Toggweiler, J.R., Wright, M.E., Katz, M.E. & Miller, K.G. Ocean revirando desde o Cretáceo Superior: inferências de uma nova compilação de isótopos de foraminíferos bentônicos. *Paleoceanografia* **24**, PA4216 (2009).
- Prokoph, A., Shields, G.A. & Veizer, J. Compilação e análise de séries temporais de um carbonato marinho  $\delta^{18}O$ ,  $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{87}Sr/86Sr$  e  $\delta^{34}S$  a partir de dados S através da história da Terra. *Ciências da Terra. Rev.* **87**, 113–133 (2008).
- Bolnick, D.I. et al. Por que a variação de características intraespecíficas é importante na ecologia da comunidade. *Tendências Eco. Evolução* **26**, 183–192 (2011).
- Violle, C. et al. O retorno da variância: variabilidade intraespecífica na ecologia de comunidades. *Tendências Eco. Evolução* **27**, 244–252 (2012).
- Hart, S.P., Schreiber, S.J. & Levine, J.M. Como a variação entre indivíduos afeta a coexistência das espécies. *Eco. Deixé* **19**, 825–838 (2016).
- Stevens, V.M. et al. Uma análise comparativa das síndromes de dispersão em animais terrestres e semiterrestres. *Eco. Deixé* **17**, 1039–1052 (2014).
- Dynesius, M. & Jansson, R. Consequências evolutivas das mudanças nas distribuições geográficas das espécies impulsionadas pelas oscilações climáticas de Milankovitch. *Proc. Nacional Acad. ciência EUA* **97**, 9115–9120 (2000).
- Ge, D. et al. História evolutiva dos lagomorfos em resposta à mudança ambiental global. *PLoS. UMB*, e59668 (2013).
- Rolland, J., Condamine, F.L., Beeravolu, C.R., Jiguet, F. & Morlon, H. A dispersão é um dos principais impulsionadores do gradiente de diversidade latitudinal de Carnívora. *Glob. Eco. biogeogr.* **24**, 1059–1071 (2015).
- Buckley, L.B., Hurlbert, A.H. & Jetz, W. Implicações ecológicas em larga escala da ectotermia e endotermia em ambientes em mudança. *Glob. Eco. biogeogr.* **21**, 873–885 (2012).
- Fenton, I.S. et al. O impacto do resfriamento cenozóico na diversidade da assembléia de foraminíferos planctônicos. *Fil. Trans. R. Soc. B* **371**, 20150224 (2016).
- Duchêne, D.A. & Cardillo, M. Padrões filogenéticos nas distribuições geográficas de aves apoiam a hipótese do conservadorismo tropical. *Glob. Eco. biogeogr.* **24**, 1261–1268 (2015).
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. Análises filogenéticas em grande escala revelam as causas da alta diversidade de anfíbios tropicais. *Proc. R. Soc. B* **280**, 20131622 (2013).
- Pyron, R.A. Extinção temperada em répteis squamate e as raízes dos gradientes de diversidade latitudinal. *Glob. Eco. biogeogr.* **23**, 1126–1134 (2014).
- Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. Artigo do colóquio: estamos no meio da sexta extinção em massa? Uma visão do mundo dos anfíbios. *Proc. Nacional Acad. ciência EUA* **105**, 11466–11473 (2008).
- Guisan, A. & Thuiller, W. Prevendo a distribuição de espécies: oferecendo mais do que simples modelos de habitat. *Eco. Deixé* **8**, 993–1009 (2005).
- Bininda-Emonds, O.R. et al. O surgimento tardio dos mamíferos atuais. *Natureza* **446**, 507–512 (2007).
- Fritz, S.A., Bininda-Emonds, O.R. & Purvis, A. Variação geográfica em preditores de risco de extinção de mamíferos: grande é ruim, mas apenas nos trópicos. *Eco. Deixé* **12**, 538–549 (2009).
- Kuhn, T.S., Mooers, A. Ø. & Thomas, G.H. Um simples resolvente de politomia para filogenias datadas. *Métodos Eco. Evolução* **2**, 427–436 (2011).
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K. & Mooers, A.O. A diversidade global de pássaros no espaço e no tempo. *Natureza* **491**, 444–448 (2012).
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. Uma filogenia em grande escala de anfíbios, incluindo mais de 2800 espécies, e uma classificação revisada de rãs, salamandras e cecílias existentes. *Mol. Biol. Evolução* **61**, 543–583 (2011).
- Pyron, R.A. & Burbrink, F.T. Origem precoce da viviparidade e múltiplas reversões à oviparidade em répteis escamados. *Eco. Deixé* **17**, 13–21 (2014).
- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. Bayesiana filogenética com BEAUti e BEAST 1.7. *Mol. Biol. Evolução* **29**, 1969–1973 (2012).

43. Hijmans, RJ, Cameron, SE, Parra, JL, Jones, PG & Jarvis, A. Superfícies climáticas interpoladas de alta resolução para áreas terrestres globais. *Int. J. Climatol.* **25**, 1965–1978 (2005).
44. Wright, N., ahrović, S., Müller, RD & Seton, M. Rumo a reconstruções paleogeográficas conduzidas pela comunidade: integrando dados paleogeográficos e paleobiologia de acesso aberto com placas tectônicas. *biogeociências* **10**, 1529–1541 (2013).
45. Slater, GJ, Harmon, LJ & Alfaro, ME Integrar fósseis com filogenias moleculares melhora a inferência da evolução do traço. *Evolução* **66**, 3931–3944 (2012).
46. Metropolis, N., Rosenbluth, AW, Rosenbluth, MN, Teller, AW & Teller, E. Equação de cálculos de estado por máquinas de computação rápida. *J. Chem. Física* **21**, 1087–1092 (1953).
47. Hastings, métodos de amostragem WK Monte Carlo usando cadeias de Markov e suas aplicações. *biometria* **57**, 97–109 (1970).
48. Gelman, A., Carlin J. B., Stern, JB & Rubin, DB *Análise Bayesiana de Dados 2*. (Chapman & Hall/CRC, Londres, 2014).
49. Rambaut, A., Suchard, MA, Xie, D. & Drummond, AJ *Marcador* v.1.6 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/> (2014).
50. Pulliam, HR Sobre a relação entre nicho e distribuição. *Eco. Deix* **3**, 349–361 (2000).
51. Araújo, MB et al. O calor congela a evolução do nicho. *Eco. Deix* **16**, 1206–1219 (2013).

## Reconhecimentos

JR recebeu uma bolsa de pós-doutorado Banting na University of British Columbia. D. Silvestro recebeu financiamento do Conselho de Pesquisa Sueco (2015-04748) e da fundação Knut e Alice Wallenberg.

## Contribuições do autor

JR projetou o estudo. JR, NS e D. Silvestro desenharam a metodologia e realizaram as análises. JR escreveu a primeira versão do manuscrito e todos os coautores contribuíram para a redação ou comentaram a versão final do manuscrito.

## Interesses competitivos

Os autores declaram não haver interesses financeiros concorrentes.

## Informações adicionais

**Informação suplementar** está disponível para este artigo em <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0451-9>.

**Informações sobre reimpressões e permissões** está disponível em [www.nature.com/reprints](http://www.nature.com/reprints). **Correspondência e pedidos de materiais** deve ser endereçado a JR

Nota do editor: A Springer Nature permanece neutra em relação a reivindicações jurisdicionais em mapas publicados e afiliações institucionais.

## Resumo do Relatório de Ciências da Vida

A Nature Research deseja melhorar a reprodutibilidade do trabalho que publicamos. Este formulário destina-se à publicação com todos os artigos de ciências da vida aceitos e fornece estrutura para consistência e transparência nos relatórios. Cada submissão de ciências da vida usará este formulário; alguns itens da lista podem não se aplicar a um manuscrito individual, mas todos os campos devem ser preenchidos para maior clareza.

Para mais informações sobre os pontos incluídos neste formulário, consulte [Relatando pesquisas em ciências da vida](#). Para mais informações sobre as políticas da Nature Research, incluindo nossos [política de disponibilidade de dados](#), ver [Autores e Árbitros](#) e [a Lista de verificação da política editorial](#).

### Design experimental

#### 1. Tamanho da amostra

Descreva como o tamanho da amostra foi determinado.

O tamanho da amostra do nosso estudo correspondeu ao número máximo de espécies com distribuição e dados filogenéticos em mamíferos, aves, escamados e anfíbios (Material suplementar, parágrafos "Filogenias" e "Dados climáticos e de distribuição"). Também testamos se o número de espécies estava afetando nossos resultados na Figura S 1.

#### 2. Exclusões de dados

Descreva quaisquer exclusões de dados.

Sim, os critérios estão descritos no material complementar (seção "Dados climáticos e de distribuição")

#### 3. Replicação

Descreva se os achados experimentais foram reproduzidos de forma confiável.

Todas as tentativas de replicação foram bem-sucedidas.

#### 4. Randomização

Descrever como amostras/organismos/participantes foram alocados em grupos experimentais.

Não houve grupos experimentais.

#### 5. Cegueira

Descreva se os investigadores estavam cegos para a alocação de grupos durante a coleta e/ou análise de dados.

O cegamento não foi relevante para nosso estudo, pois nosso estudo é baseado em bancos de dados públicos.

Observação: todos os estudos envolvendo animais e/ou participantes de pesquisa em humanos devem divulgar se o cegamento e a randomização foram usados.

#### 6. Parâmetros estatísticos

Para todas as figuras e tabelas que usam métodos estatísticos, confirme se os itens a seguir estão presentes nas legendas das figuras relevantes (ou na seção Métodos, se for necessário espaço adicional).

n/d Confirmado

- ☒ ☒ O tamanho exato da amostra ( $n$ ) para cada grupo/condição experimental, dado como um número discreto e unidade de medida (animais, ninhadas, culturas, etc.)
- ☒ ☒ Uma descrição de como as amostras foram coletadas, observando se as medições foram feitas em amostras distintas ou se a mesma amostra foi medida repetidamente
- ☒ ☒ Uma declaração indicando quantas vezes cada experimento foi replicado
- ☒ ☒ O(s) teste(s) estatístico(s) usado(s) e se são unilaterais ou bilaterais (nota: apenas testes comuns devem ser descritos apenas pelo nome; técnicas mais complexas devem ser descritas na seção Métodos)
- ☒ ☒ Uma descrição de quaisquer suposições ou correções, como um ajuste para comparações múltiplas
- ☒ ☒ Os resultados do teste (por exemplo  $P$ -valores) dados como valores exatos sempre que possível e com intervalos de confiança anotados
- ☒ ☒ Uma descrição clara das estatísticas, incluindo tendência central (por exemplo, mediana, média) variação (por exemplo, desvio padrão, intervalo interquartil) Barras de erro
- ☒ ☒ claramente definidas

Veja a coleção da web em [estatísticas para biólogos](#) para mais recursos e orientações.

## Programas

Informações da política sobre [disponibilidade de código de computador](#)

### 7. Software

Descreva o software usado para analisar os dados neste estudo.

O código está disponível (conforme descrito no manuscrito).

Para manuscritos que utilizam algoritmos personalizados ou software que são essenciais para o artigo, mas ainda não descritos na literatura publicada, o software deve ser disponibilizado aos editores e revisores mediante solicitação. Encorajamos fortemente a deposição de código em um repositório da comunidade (por exemplo, GitHub). *Métodos da Natureza* [orientação para fornecer algoritmos e software para publicação](#) fornece mais informações sobre este tópico.

## Materiais e reagentes

Informações da política sobre [disponibilidade de materiais](#)

### 8. Disponibilidade de materiais

Indique se há restrições na disponibilidade de materiais exclusivos ou se esses materiais estão disponíveis apenas para distribuição por uma empresa com fins lucrativos.

Os dados estão disponíveis (conforme descrito no manuscrito).

### 9. Anticorpos

Descreva os anticorpos usados e como eles foram validados para uso no sistema em estudo (ou seja, ensaio e espécie).

Nenhum anticorpo foi usado.

### 10. Linhagens de células eucarióticas

a. Indique a origem de cada linha celular eucariótica utilizada.

nenhuma célula foi usada

b. Descreva o método de autenticação de linha de celular usado.

nenhuma célula foi usada

c. Relate se as linhagens celulares foram testadas para contaminação por micoplasma.

nenhuma célula foi usada

d. Se qualquer uma das linhagens de células usadas estiver listada no banco de dados, nenhuma célula foi usada de linhas de células comumente identificadas incorretamente mantidas por [ICLAC](#), forneçam uma justificativa científica para seu uso.

nenhuma célula foi usada de

## Animais e participantes de pesquisas humanas

Informações da política sobre [estudos envolvendo animais](#); ao relatar pesquisas com animais, siga as [CHEGUE diretrizes](#)

### 11. Descrição dos animais de pesquisa

Forneça detalhes sobre animais e/ou materiais derivados de animais usados no estudo.

nenhum animal foi usado

Informações da política sobre [estudos envolvendo participantes de pesquisas humanas](#)

### 12. Descrição dos participantes da pesquisa humana

Descreva as características populacionais relevantes para as covariáveis dos participantes humanos da pesquisa.

este estudo não envolveu participantes humanos.