

Autocorrelação filogenética para o tamanho do corpo em corujas (Strigiformes) da América do Sul

Carlos Eduardo Ramos de Sant'Ana^{1,2} e José Alexandre Felizola Diniz-Filho¹

¹ Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, C. P. 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil.
E-mail: kadu@etfgo.br / E-mail: diniz@icb1.ufg.br

² Escola Técnica Federal de Goiás - ETEFGO, Coordenação de Química e Biologia, Rua 75, n.º 46, Centro, 74055-110, Goiânia, GO, Brasil

Recebido em 01 de abril de 1997; aceito em 20 de junho de 1997

ABSTRACT. Phylogenetic auto-correlation of body size in South American owls (Strigiformes). Developments in the analysis of comparative data indicate that it is possible to partition the total variation of a given trait (T) into the phylogenetic component (P), which contains the variance shared by species and indicates the tendency called phylogenetic inertia and a specific component (S), which contains that part of variation that is peculiar to each species. Here, a phylogenetic auto-correlation analysis was used to verify the relative importance of these two components in body size variation of 19 owl (Strigiformes) species from South America, using phylogenetic relationships defined by molecular data. The estimated phylogenetic auto-regressive coefficient p was equal to 0.827, statistically significant at 1 % level, and indicates that 68.4% of body size variation in owls (p^2) can be attributed to phylogeny and evolutionary constraints. Further studies must take this effect into account to avoid spurious correlations when inferring Darwinian adaptations based solely on relationships between owl body size and components of environmental variation, e. g. population density, geographic range, clutch size and population growth rate.

KEY WORDS: auto-correlation, body size, owls, phylogenetic inertia, Strigiformes.

RESUMO. Estudos realizados em Ecologia e Biologia Evolutiva, utilizando dados comparativos, possibilitam particionar a variância total de um determinado caráter (T) em dois componentes: um componente filogenético (P), que contém a parte da variação atribuída à ancestralidade comum com outras espécies, ou inércia filogenética e um componente específico (S), que contém aquela parte da variação que é única para cada espécie, refletindo adaptações, ou seja, modificações na morfologia ou no comportamento como resultado de seleção direcional dentro das linhagens. Neste trabalho, utilizamos a Análise de Autocorrelação Filogenética para analisar a importância relativa desses dois componentes, para o tamanho do corpo de 19 espécies de corujas (Aves: Strigiformes) da América do Sul, cujas relações filogenéticas foram definidas com dados moleculares. O coeficiente filogenético autorregressivo (p) obtido foi igual a 0,827, indicando que 68,4 % da variação do tamanho do corpo das corujas (p^2) pode ser atribuído à filogenia. Sugere-se que estudos posteriores, quando inferirem adaptações Darwinianas baseadas na relação entre o tamanho do corpo das corujas e componentes de variação ambiental, tais como densidade, distribuição, padrões de alimentação, dentre outros, levem esses resultados em consideração a fim de evitar correlações espúrias entre as variáveis estudadas.

PALAVRAS-CHAVE: autocorrelação, corujas, inércia filogenética, Strigiformes, tamanho do corpo.

A análise de dados comparativos em Ecologia e Biologia Evolutiva tem sido a mais comum das técnicas usadas para inferir adaptações e seleção natural (Harvey e Purvis 1991). Nesses casos, um caráter taxonômico é geralmente avaliado, quanto ao seu significado adaptativo, pela sua distribuição nas diferentes espécies e pela correlação com outros caracteres ou componentes de variação ambiental (Gould e Lewontin 1986, Pagel e Harvey 1988).

Entretanto, vários desenvolvimentos recentes na análise de dados comparativos reconhecem que as espécies não são independentes nas análises estatísticas, porque elas compartilham caracteres através da descendência de ancestrais comuns, em níveis distintos (Felsenstein 1985, 1988, Pagel e Harvey 1988, Bell 1989, Garland *et al.* 1992,

Gittleman e Luh 1992). Poucos estudos consideram o provável relacionamento filogenético entre as espécies estudadas e, conseqüentemente, sua influência sobre o significado adaptativo das correlações (Felsenstein 1988). Como a maioria dos estudos que utilizam análises de correlação ou de regressão partem do princípio de que todas as observações (espécies) são independentes entre si, em relação aos caracteres analisados (Felsenstein 1988), torna-se grande a possibilidade de se obter correlações espúrias que estejam sugerindo adaptações.

Vários modelos estatísticos foram desenvolvidos para remover o efeito filogenético de dados quantitativos de espécies, permitindo uma análise mais acurada de tendências adaptativas (Felsenstein 1985, Pagel e Harvey 1988,

Bell 1989, Garland *et al.* 1992, 1993, Gittleman e Luh 1992). Um desses métodos, derivado da teoria de genética quantitativa, é a análise de autocorrelação filogenética (Cheverud *et al.* 1985, Gittleman e Kot 1990, Martins 1996), o qual começa considerando que o total de variação de um caráter (T), mensurado nas espécies, pode ser particionado em um componente filogenético (P), o qual contém a variância compartilhada pelas espécies, ponderadas pelas suas distâncias filogenéticas, e um componente específico (S), o qual contém aquela parte da variação que é única para cada espécie, refletindo adaptações, ou seja, modificações na morfologia ou no comportamento, como resultado de seleção direcional dentro das linhagens. Esses dois componentes podem ser expressos como $T = P + S$, e um elevado valor de P indica, rigorosamente, que as espécies relatadas são similares para o caráter em consideração. Essa tendência, geralmente chamada "inércia filogenética" é esperada por simples processo estocástico de variação (movimento Browniano) ou por processos de seleção estabilizadora sobre os fenótipos (Cheverud *et al.* 1985, Gittleman e Kot 1990, Harvey e Purvis 1991). O valor de P também pode ser interpretado como uma expressão quantitativa das restrições ("constraints") que limitam o poder de seleção natural para produzir qualquer modificação em organismos e indica como os caracteres são controlados por complexos sistemas epigenéticos, expressos por uma matriz de covariância genética, que surge como um produto de uma longa história evolutiva (Cheverud *et al.* 1985).

Por outro lado, adaptações devem ser inferidas apenas pelos valores de S, porque eles indicam a parte da variação que é única para cada espécie e correlações entre os valores de S de caracteres distintos podem indicar respostas comuns à seleção em cada espécie, como resultado de níveis distintos de variação ambiental e outras pressões seletivas (Pignata e Diniz-Filho 1996).

Assim, as correlações entre caracteres com alto valor de P podem ser espúrias, indicando apenas uma covariação ao longo da filogenia e não a ocorrência efetiva de novas adaptações. Por outro lado, correlações de caracteres com alto valor de S com variáveis ecológicas devem indicar modificações do caráter ou adaptações, ou seja, eventos independentes da inércia filogenética (Diniz-Filho e Pignata 1993).

A ordem Strigiformes é representada por aves distribuídas por todos os continentes, com exceção da região Antártica, com origem provável a partir do Velho Mundo e existentes desde o Terciário (Sick 1985, 1997). Tem sido reconhecido como um grupo relativamente homogêneo e bem delineado, onde as adaptações dos pés e dos bicos às atividades de rapina, plumagem suave e principalmente o hábito noturno os tornam facilmente distinguíveis de outras aves (Sibley e Ahlquist 1990), embora existam espécies de hábito diurno (Sick 1985, 1997).

São consideradas cerca de trinta espécies de corujas para a América do Sul, sendo uma delas integrante da família Tytonidae e as demais pertencentes à família

Strigidae (Sick 1985, 1997, Sibley *et al.* 1988, Dunning 1987, Sibley e Ahlquist 1990, Sibley e Monroe 1990).

As corujas também apresentam uma elevada amplitude quanto aos valores para o tamanho corpóreo, desde as pequenas espécies do gênero *Glaucidium* (14 cm), até as maiores dos gêneros *Pulsatrix* (41 cm) e *Bubo* (46 cm) (Sick 1985, 1997, Dunning 1987). O tamanho do corpo dos diversos organismos está relacionado intimamente a diversas variáveis ecológicas, tais como a distribuição geográfica, a densidade populacional, a utilização e partição de recursos, estratégias de vida, taxas intrínsecas de crescimento populacional e dispersão, entre outras (La Barbera 1989, Brown 1995). Conseqüentemente, a comparação entre o tamanho do corpo das corujas, usando a análise de autocorrelação filogenética, pode ser útil para testar a hipótese do componente residual elevado no tamanho dessas aves, permitindo delinear melhor sua relação com diversas outras variáveis ecológicas.

MÉTODOS

Os tamanhos das corujas (comprimentos, em centímetros) foram obtidos a partir de dados coletados na literatura (Dunning 1987) e foram transformados em logaritmos antes da análise. Em função de limitações computacionais, restringimos a nossa análise a um total de 19 espécies, distribuídas em 10 gêneros encontrados na América do Sul (tabela 1).

A remoção do efeito filogenético (P) foi realizada através da utilização de um modelo autorregressivo. A partição da variância total T em efeitos P e S pode ser implementada pelo modelo linear $Y = pWY + E$, onde Y é o vetor que descreve a variação de tamanho nas espécies e p é o coeficiente filogenético autorregressivo. O termo pWY corresponde ao componente filogenético (P) e E representa o efeito residual (componente específico). A matriz W descreve a totalidade das relações filogenéticas entre pares de n espécies (com zeros na diagonal principal), e sendo padronizada de modo que as linhas somem 1,0. Para este estudo, os elementos de W foram definidos baseando-se no cladograma de Sibley e Ahlquist (1990) (figura 1), sendo as distâncias entre as espécies obtidas a partir de hibridação de DNA. Assumiu-se que os comprimentos das ramificações são iguais a 2,0, a nível de espécie dentro do gênero, em função da filogenia proposta não apresentar informações mais precisas sobre a divergência evolutiva entre todas as espécies analisadas neste trabalho. Esse valor de 2,0 baseou-se na distância máxima entre as espécies dentro do gênero *Strix*, de modo que o valor obtido de autocorrelação é, de fato, conservativo (é menor do que o que seria obtido sem essa maximização). De qualquer modo, de acordo com estudos recentes que compararam diversos métodos em Biologia Comparada (Martins e Garland 1991, Gittleman e Luh 1992, Martins 1996), a análise de autocorrelação filogenética é menos sensível a erros nas informações dos comprimentos das ramificações entre as espécies do que outros métodos, tais como o

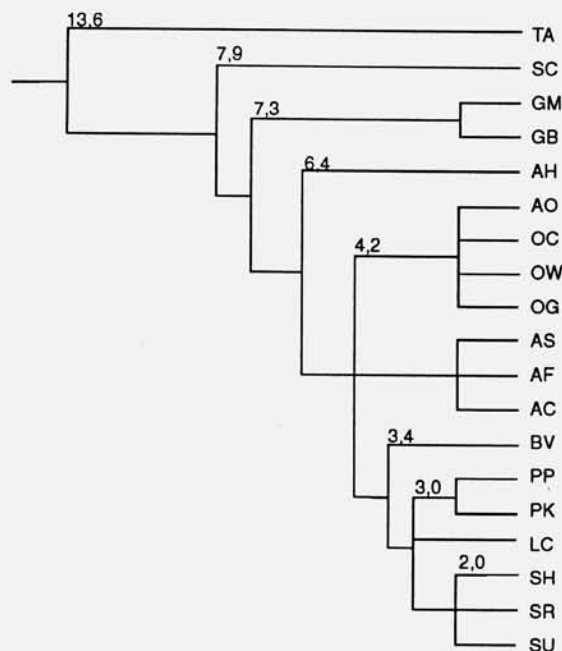


Figura 1. Relações filogenéticas entre as espécies de corujas analisadas e distâncias estimadas com dados de hibridação de DNA, obtidas a partir de Sibley e Ahlquist (1990). Os códigos das espécies encontram-se na Tabela 1.

método de contrastes independentes de Felsenstein (1985).

O coeficiente filogenético autorregressivo p não pode ser estimado por uma regressão por mínimos quadrados usual, uma vez que o Y aparece nos dois lados da equação. Por esta razão, foi desenvolvida uma equação de máxima verossimilhança (Cheverud *et al.* 1985) para estimá-lo. O valor de m a ser minimizado para fornecer uma estimativa de p é dado por

$$m = \ln(Y'Y - 2pY'WY) + p^2(WY)'(WY) - 2/n \sum \ln(1-p\lambda_i),$$

onde λ_i são os n autovalores da matriz assimétrica W . O cálculo do coeficiente de autocorrelação filogenética foi realizado utilizando-se o programa AUTOCORR/COMPARE 1.0 (Martins 1995), em microcomputador PC/AT.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O coeficiente filogenético autorregressivo p foi igual a 0,827 ($P < 0,01$), o que indica que 68,4% (o valor p^2) da variação do tamanho do corpo das corujas pode ser atribuído à filogenia e às restrições evolutivas. Para verificar se o modelo autorregressivo foi eficiente em remover o efeito filogenético, a análise foi repetida utilizando os valores de S como totais, sendo obtido um $p = 0,296$ ($P > 0,10$), o que confirma a sua eficácia. Os valores de T , P e S para as espécies estudadas, encontram-se na tabela 1. O

Tabela 1. As dezenove espécies de corujas analisadas, com seus respectivos códigos de identificação e valores para o tamanho do corpo (em centímetros), particionados quanto aos efeitos filogenéticos (P) e específicos (S), em cada espécie.

Espécies	Códigos	Tamanhos	P	S
<i>Tyto alba</i>	TA	36	-	-
<i>Speotyto cunicularia</i>	SC	20	-0.268	-0.747
<i>Glaucidium minutissimum</i>	GM	14	-1.882	-0.628
<i>Glaucidium brasilianum</i>	GB	15	-2.190	-0.230
<i>Aegolius harrisi</i>	AH	20	0.031	-0.950
<i>Otus atricapillus</i>	OA	23	-0.939	0.091
<i>Otus choliba</i>	OC	22	-0.819	-0.111
<i>Otus watsonii</i>	OW	20	-0.561	-0.548
<i>Otus guatemalae</i>	OG	18	-0.273	-1.034
<i>Asio stygius</i>	AS	38	0.739	0.329
<i>Asio flameus</i>	AF	38	0.739	0.329
<i>Asio (=Rhinoptynx) clamator</i>	AC	36	0.892	0.079
<i>Bubo virginianus</i>	BV	46	-0.328	1.578
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	PP	41	0.688	0.572
<i>Pulsatrix koeniswaldiana</i>	PK	36	1.054	-0.033
<i>Lophostrix cristata</i>	LC	36	0.750	0.173
<i>Strix hylophila</i>	SH	36	1.100	-0.062
<i>Strix rufipes</i>	SR	36	1.100	-0.062
<i>Strix (=Ciccaba) huhula</i>	SU	36	1.100	-0.062

gênero *Tyto*, o único representante da família Tytonidae, foi utilizado como grupo externo, considerando sua posição no cladograma de Sibley e Ahlquist (1990), servindo de referência para o cálculo de P e S nas outras espécies.

Os resultados indicam que as variações interespecíficas no tamanho do corpo das corujas da América do Sul são melhor explicadas pelo efeito filogenético (padrões hereditários). Padrões semelhantes têm sido encontrados para diversos grupos de organismos (Estabrook e Gates 1984, Cheverud *et al.* 1985, Gittleman e Kot 1990, Edwards e Kot 1995, Geffen *et al.* 1996, Pignata e Diniz-Filho 1996).

O tamanho corpóreo, uma das características mais evidentes dos seres vivos, está intimamente relacionado a diversas variáveis ecológicas, tais como distribuição geográfica, densidade populacional, estratégia de vida, taxas intrínsecas de crescimento populacional e dispersão, utilização e partição de recursos, dentre outras (La Barbera 1989, Brown 1995). Diversos modelos ecológicos têm sido propostos para explicar a sua distribuição assimétrica nas comunidades, os quais incluem a relação entre o tamanho do corpo e a especialização ecológica e restrições fisiológicas e metabólicas na variação de tamanho (Peters 1993, Brown 1995). Além disso, paleontólogos têm identificado tendências e padrões macroevolutivos consistentes envolvendo o tamanho do corpo (regra de Cope) (Grantham 1995). Por causa desses processos microevolutivos e padrões macroevolutivos serem bem conhecidos o tamanho do corpo possibilita uma oportunidade importante para se testar a perspectiva hierárquica entre os processos, em diferentes escalas (Grantham 1995). Embora alguns pesquisadores tenham sugerido que forças microevolutivas são suficientes para explicar todos os aspectos da evolução do tamanho do corpo (Brown e Maurer 1986, LaBarbera 1989, Maurer *et al.* 1992), foi sugerido também que incrementos no tamanho do corpo são, fundamentalmente, fenômenos cladogenéticos a nível de espécies (processos de difusão passiva), sem qualquer pressão favorecendo consistentemente o aumento do tamanho dentro das linhagens (Grantham 1995).

Em aves, diversos trabalhos têm relacionado o tamanho do corpo com outras variáveis ecológicas. Foram analisadas as relações do tamanho do corpo com o metabolismo basal, com a perda total de água por evaporação, com as variações genéticas intrapopulacionais, com a densidade e taxas intrínsecas de crescimento populacionais, estratégias de forrageamento e seleção de alimentos (Grant 1986, Bennet e Harvey 1987, Peters 1993, Rhodes *et al.* 1996, Williams 1996). Como, neste trabalho, o coeficiente de autocorrelação filogenética foi estatisticamente significativo para o tamanho em corujas, sugere-se que estudos posteriores levem esses resultados em consideração, quando inferirem adaptações Darwinianas baseadas puramente na relação entre o tamanho do corpo das corujas e os componentes de variação ambiental, a fim de evitar a ocorrência de correlações espúrias entre as variáveis estudadas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Luís Maurício Bini, Maria Izabel B. Pignata e dois revisores anônimos pela leitura crítica do manuscrito. O suporte financeiro foi dado pela PRPPG/FUNAPE-UFG e CNPq. C.E.R.S. agradece ainda o apoio dos colegas professores da Coordenação de Química e Biologia da Escola Técnica Federal de Goiás.

REFERÊNCIAS

- Bell, G. (1989) A comparative method. *Am. Nat.* 133:553-571.
- Bennett, P. M. e P. H. Harvey (1987) Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. *J. Zool., Lond.* 213:327-363.
- Brown, J. H. (1995) *Macroecology*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- e B. A. Maurer (1986) Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324:248-250
- Cheverud, J. M., M. M. Dow e W. Leutenegger (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analysis: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Diniz-Filho, J. A. F. e M. I. B. Pignata (1993) Autocorrelação filogenética do desenvolvimento ovariano em operárias de meliponíneos (Hymenoptera, Apidae). *Naturalia* 18:45-55.
- Dunning, J. S. (1987) *South American Birds*. Newtown Square: Harrowood Books.
- Edwards, S. V. e M. Kot (1995) Comparative methods at the species level: geographic variation in morphology and group size in grey-crowned babblers (*Pomatostomus temporalis*). *Evolution* 49:1134-1146.
- Estabrook, G. F. e B. Gates (1984) Character analysis in the *Banisteriopsis campestris* complex (Malpighiaceae), using spatial auto-correlation. *Taxon* 33:13-25.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125:1-15.
- (1988) Phylogenies and quantitative characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:445-471.
- Garland, T., P. H. Harvey e A. R. Ives (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41:18-32.
- , A. W. Dickerman, C. M. Janis e J. A. Jones (1993) Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst. Biol.* 42:265-292.
- Geffen, E., M. E. Gompper, J. L. Gittleman, H. Luh, D. W. MacDonald e R. K. Wayne (1996) Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *Am. Nat.* 147:140-160.
- Gittleman, J. L. e M. Kot (1990) Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetics effects. *Syst. Zool.* 39:227-241.
- e H. K. Luh (1992) On comparing comparative methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23:83-404.

- Gould, S. J. e R. Lewontin (1986) The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme, p. 252-270. In: E. Sober. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT Press.
- Grant, P. R. (1986) *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. New Jersey: Princeton Univ. Press.
- Grantham, T. A. (1995) Hierarchical approaches to macroevolution: recent work on species selection and the "effect hypothesis". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26:301-321.
- Harvey, P. H. e A. Purvis (1991) Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351:619-624.
- La Barbera, M. (1989) Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:97-117.
- Martins, E. P. (1995) *COMPARE: Statistical Analysis of comparative data*. Versão 1.0. Distribuído pela autora. Eugene: Universidade do Oregon.
- ___ (1996) Phylogenies, spatial autoregression and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 50:1750-1765.
- ___ e T. Garland (1991) Phylogenetic analysis of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution* 45:534-557.
- Maurer, B. A., J. H. Brown e R. D. Rusler (1992) The micro and macro in body size evolution. *Evolution* 46:939-953.
- Pagel, M. D. e P. H. Harvey (1988) Recent developments in the analysis of comparative data. *Q. Rev. Biol.* 63:413-440.
- Peters, R. H. (1993) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Pignata, M. I. B. e J. A. F. Diniz-Filho (1996) Phylogenetic autocorrelation and evolutionary constraints in worker body size of some neotropical stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Heredity* 76:222-228.
- Rhodes Jr., O. E., L. M. Smith e M. H. Smith (1996) Relationships between genetic variation and body size in wintering mallards. *Auk* 113:339-345.
- Sibley, C. G. e J. E. Ahlquist (1990) *Phylogeny and classification of birds*. New Haven: Yale Univ. Press.
- ___, J. E. Ahlquist e B. L. Monroe Jr. (1988) A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk* 105:409-423.
- ___ e B. L. Monroe Jr (1990) *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale Univ. Press.
- Sick, H. (1985) *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Brasília: Ed. Univ. Brasília.
- ___ (1997) *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira.
- Williams, J. B. (1996) A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds. *Auk* 113:457-472.