

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

**Potenciais efeitos das mudanças climáticas sobre a adequabilidade ambiental de habitats de
aranhas caranguejeiras em regiões subtropicais da América do Sul**

Renan Silveira Pittella

Porto Alegre, outubro de 2022

**Potenciais efeitos das mudanças climáticas sobre a adequabilidade ambiental de habitats de
aranhas caranguejeiras em regiões subtropicais da América do Sul**

Renan Silveira Pittella

Dissertação apresentada ao programa de Pós-
Graduação em Ecologia, do Instituto de
Biociências da Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Milton de Souza Júnior

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Andreas Kindel

Prof. Dr. Márcio Borges Martins

Dr. Ricardo Ott

Porto Alegre, outubro de 2022

CIP - Catalogação na
Publicação

Pittella, Renan Silveira

Potenciais efeitos das mudanças climáticas sobre a adequabilidade ambiental de habitats de aranhas caranguejeiras em regiões subtropicais da América do Sul / Renan Silveira Pittella. -- 2022.

83 f.

Orientador: Milton de Souza Mendonça Júnior.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, , Porto Alegre, BR-RS, 2022.

1. Mudança climática . 2. Distribuição geográfica.
3. Nicho. 4. América do Sul. 5. Theraphosidae. I. de Souza Mendonça Júnior, Milton, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de começar agradecendo a Thamiris Barbosa! Tenho a sorte de ter como namorada uma bióloga incrível e que eu muito admiro. Foram inúmeras discussões que contribuíram não só com o desenvolvimento desse trabalho, mas também com meu crescimento como biólogo. Obrigado pela parceria nos campos, nos trabalhos, na vida.

Agradeço a minha família, especialmente aos meus pais Fátima Pittella e Itamar Pittella e ao meu irmão Kauan Pittella. Obrigado por todo apoio desde sempre! Vocês foram fundamentais em muitas etapas dessa caminhada, desde momentos com dúvidas “banais” sobre biologia até momentos de descontração e lazer. Com toda certeza, esse apoio é fundamental para a saúde mental de qualquer pós-graduando no Brasil.

Agradeço aos meus amigos e colegas. Especialmente ao Leandro Borges, pela parceria de longa data no mundo das aranhas, mas também nos campos e nas discussões que sempre surgem desse tema. Agradeço ainda pela gentileza de ter me cedido os dados de ocorrência de diversas espécies obtidos em campos que infelizmente não pude acompanhar. Um obrigado especial também a Anen (Anelise Fernandes), pela parceria no tempo de POA e pelas inúmeras “brejas” que hidrataram muitas conversas (nem sempre de cunho acadêmico! haha). Obrigado também a Bruna Kappes, pela gentileza e disponibilidade em me ajudar em distintos momentos com dúvidas relativas aos mapas e ao uso do ArcGIS. Agradeço ainda aos meus colegas do PPG Ecologia da UFRGS, que embora tenhamos tido um contato breve, as discussões que participamos durante as disciplinas cursadas foram de grande importância para minha formação.

Agradeço ao meu orientador Milton Mendonça por ter topado o desafio de me orientar. A liberdade e autonomia que me foram concedidas, além de todo apoio e discussão que tivemos, foram fundamentais para a construção desse trabalho. Obrigado ainda pelo exemplo, paciência e inspiração!

Agradeço aos curadores das coleções científicas do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica de Porto Alegre e do Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre, respectivamente, Ricardo Ott e Renato Teixeira. A gentileza em ceder os dados das coleções foi fundamental para a elaboração desse trabalho.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e a todo seu corpo docente, bem como a todos os demais funcionários envolvidos no bom funcionamento da Universidade. É imprescindível ter acesso de forma gratuita a educação de tão alto nível! Obrigado pela oportunidade e pela contribuição na minha formação pessoal e profissional.

Aos membros da banca pela disponibilidade e gentileza em aceitar o convite para avaliar esse trabalho. Com certeza todas as contribuições serão fundamentais para acrescentar qualidade à esse trabalho.

Por fim, agradeço ao CNPq pelo tempo de bolsa concedido. Fator fundamental para que eu pudesse residir em Porto Alegre e ter acesso à Educação Superior de qualidade.

RESUMO

O aquecimento da temperatura global vem causando uma série crescente de eventos climáticos extremos que impactam diferentes ecossistemas. O efeito das mudanças climáticas sobre a composição e distribuição das comunidades biológicas tem atraído cada vez mais atenção dos pesquisadores, sobretudo aqueles que buscam acessar o risco de extinção por conta da redução da qualidade de hábitat de diferentes espécies. Em cenários de mudanças ambientais, aquelas espécies com menor capacidade de dispersão estão entre as menos propensas a se mudar para hábitats mais adequados, como é o caso das aranhas caranguejeiras. Esse grupo de aranhas possui longos ciclos de vida e costumam ser especialistas de hábitat que se distribuem somente em pequenas extensões geográficas, principalmente ao longo do continente americano. Neste trabalho, investigamos os potenciais impactos que as mudanças climáticas podem causar nos hábitats ocupados por um conjunto de espécies (*Grammostola* spp.) que ocorre em ambientes ao longo da região subtropical da América do Sul. Os dados de ocorrência foram obtidos de múltiplas fontes e utilizados para modelar a distribuição das espécies sob diferentes cenários de mudança climática possíveis. O cenário sustentável é o único que garante a manutenção de todos os hábitats ocupados atualmente pelas diferentes espécies. Em cenários de mudanças intermediárias e/ou extremas, as respostas tendem a variar, de modo que algumas espécies podem experimentar expansões de distribuição, enquanto outras podem sofrer reduções e ter diferentes populações expostas a condições desfavoráveis no futuro. Os modelos indicaram que a estabilidade térmica e a sazonalidade de precipitação dos ambientes são os principais fatores responsáveis pela presença das espécies nos hábitats. Os resultados deste estudo avaliam pela primeira vez a vulnerabilidade de aranhas caranguejeiras frente a mudanças climáticas, auxiliando no entendimento dos potenciais impactos do aquecimento global sobre a biodiversidade.

Palavras-chave: mudança climática global, distribuição geográfica, nicho, Theraphosidae

ABSTRACT

The global temperature warming is causing a series of extreme weather events that impact different ecosystems. The effect of climate change on the composition and distribution of biological communities has attracted increasing attention from researchers, especially those seeking to assess the risk of extinction due to reduction in the quality of habitat for different species. In scenarios of environmental change, those species with the lowest dispersal ability are among the least likely to move to more suitable habitats, such as tarantulas. This group of spiders has long life cycles and is usually composed of habitat specialists that are distributed only in small geographic areas, mainly along the American continent. In this work, we investigate the potential impacts that climate change can cause on the habitats occupied by a group of species (*Grammostola* spp.) that occur in environments throughout the subtropical region of South America. Occurrence data were obtained from multiple sources and used to model species distribution under different possible climate change scenarios. The sustainable scenario is the only one that guarantees the maintenance of all the habitats currently occupied by the different species. In scenarios of intermediate and/or extreme changes, responses tend to vary, so that some species may experience distribution expansions, while others may experience reductions and have different populations exposed to unfavorable conditions in the future. The models indicated that the thermal stability and the precipitation seasonality of the environments are the main factors responsible for the presence of the species on habitats. The results of this study assess for the first time the vulnerability of tarantulas to climate change, helping to understand the potential impacts of global warming on biodiversity.

Key words: climate change, geographic distribution, niche, Theraphosidae

SUMÁRIO

Resumo.....	V
Abstract.....	VI
Introdução geral.....	8
Capítulo 1: Efeito potencial das mudanças climáticas sobre a adequabilidade ambiental dos habitats de aranhas caranguejeiras (<i>Theraphosidae</i> , <i>Grammostola</i> spp.) em regiões subtropicais da América do Sul.....	33
Introdução.....	33
Material e Métodos.....	35
Resultados.....	39
Discussão.....	42
Referências.....	48
Legendas.....	56
Figuras.....	58
Tabelas.....	73
Considerações finais.....	76
Material complementar.....	78

INTRODUÇÃO GERAL

Teoria do nicho, condições ambientais e a distribuição geográfica das espécies

A diversidade biológica é um fenômeno que pode ser observado no espaço geográfico (Nelson & Platnick, 1981; Morrone, 2000; Crisci et al. 2003), entretanto nota-se que as mesmas espécies não estão distribuídas em todos os tipos de ambientes e ecossistemas que existem. Faz sentido pensar que deve haver um conjunto de características essenciais para a ocorrência e sobrevivência de cada espécie no planeta. Partindo dessa premissa é que surge o conceito de nicho ecológico, elaborado a partir de ideias inicialmente propostas por Joseph Grinnell (1917) considerando características ambientais e Charles Elton (1927) levando em conta as interações bióticas entre os organismos, e finalmente organizado por Hutchinson em 1944. A Teoria de Nicho descreve que as espécies possuem necessidades ecológicas diferentes, baseadas em tolerâncias a fatores bióticos e abióticos que formam um espaço multidimensional onde cada recurso representa um eixo independente formando seu *nicho fundamental* (Hutchinson, 1959).

Desde então, a ideia formulada por Hutchinson tem sido a mais bem aceita pela comunidade científica, com estudos subsequentes buscando validá-la. Um exemplo é o estudo feito por Schoener (1974) utilizando diferentes táxons e definindo que os principais eixos dimensionais do nicho estariam relacionados aos recursos alimentares, ao uso do hábitat e ao tempo. O nicho portanto, representa as condições necessárias não só para a presença da espécie, mas também para a manutenção da sua população. O mapeamento do nicho no espaço se dá através dos fatores abióticos (*e.g.* espaço físico, temperatura, umidade), bem como a sazonalidade das condições que o organismo experimenta, que se combinam com suas necessidades alimentícias e com suas interações interespecíficas para determinar o hábitat que o mesmo ocupará. A ocorrência de cada espécie em um dado local será ditada por fatores como as condições ambientais para que a mesma ocupe e permaneça no espaço, seu papel funcional no ecossistema e sua posição na dinâmica da comunidade local (Polechová & Storch, 2019). Esse conjunto de fatores acaba por ser um dos principais responsáveis em determinar a distribuição geográfica das espécies, assumindo que a posição das espécies no espaço é um reflexo da combinação de seus requerimentos ecológicos e de suas interações com as demais espécies do meio.

A área de distribuição de uma espécie pode ser um atributo difícil de estimar, levando em conta que envolve processos e padrões complexos conforme a dinâmica dos elementos que compõe seu nicho (Maciel-Mata et al. 2015). Diferentes processos bióticos e abióticos podem levar a contrações ou expansões

de distribuição espacial ao longo do tempo. A presença ou ausência das espécies em uma área geográfica será o resultado de diferentes fatores históricos, ecológicos e fisiológicos que variam de acordo com sua distribuição submetendo-as a diferentes níveis de pressão. Dessa maneira, a distribuição geográfica de uma espécie poderá ser tão ampla quanto seu nicho fundamental ou estar restrita a limitantes históricos e/ou físicos, dado que a acessibilidade aos habitats se dará de acordo com suas capacidades de dispersão (Soberon & Peterson, 2005; Soberon, 2007). Portanto, uma espécie nem sempre estará presente em todas as áreas que potencialmente poderia ocupar (Maciel-Mata et al. 2015).

Ao considerar os aspectos que compõem o nicho fundamental de uma espécie, fica evidente que alterações em cada dimensão do mesmo podem comprometer sua permanência no ambiente e afetar sua distribuição geográfica. O surgimento de um predador ou a chegada de uma espécie nova na área são capazes de promover alterações na dinâmica ecológica e consequentemente afetar a capacidade de sobrevivência das espécies que já haviam no local (Pearson & Dawson, 2003; Austin, 1999). Por outro lado, alterações nas condições abióticas também poderiam causar mudanças dentre as quais a espécie não seria capaz de tolerar. Em um contexto de mudanças climáticas, que tem tido seu efeito acelerado ao longo deste século, possivelmente alguns padrões climáticos venham a desaparecer enquanto outros poderão surgir (Williamns et al. 2007). Os impactos dessa dinâmica ainda são incertos, mas podem gerar uma série de consequências variadas sobre os espaços físicos ocupados pelos organismos, desde alterações negativas que podem comprometer sua sobrevivência (Parmesan & Yohe, 2003) até positivas de modo a aumentar potencialmente sua distribuição (Ferretti et al. 2018). Contudo, é esperado que aqueles táxons que se distribuem somente em áreas com pequena extensão geográfica acabem ficando mais vulneráveis (Gibson et al. 2010), sobretudo por processos de extinção locais causados por eventos estocásticos (Reichling, 2003).

A capacidade de permanência das espécies no ambiente frente a um cenário de mudanças climáticas terá relação direta com sua capacidade de adaptação fisiológica às novas condições, ou então dependerá de sua habilidade de dispersão para se deslocar para novas áreas em busca de condições ambientais adequadas (Martinez-Meyer et al. 2004; Tingley et al. 2009). Dessa forma, o risco de extinção de algumas populações torna-se uma ameaça latente, sobretudo para aquelas espécies que possuem elevados níveis de endemismo e capacidade de dispersão limitada (Peterson et al. 2005). Diante desse cenário, é esperado que haja um declínio da biodiversidade, onde aquelas espécies mais generalistas e oportunistas que possuem maior capacidade de dispersão deverão predominar (Malcolm et al. 2002). Logo, compreender

como as mudanças ambientais podem afetar o nicho e a distribuição das espécies no espaço, especialmente aquelas mais vulneráveis, é fundamental para avaliar seus impactos sobre a biodiversidade.

Mecanismos de dispersão e a distribuição de aranhas caranguejeiras

As espécies que compõem a família das aranhas Theraphosidae, popularmente chamadas de *aranhas caranguejeiras*, são particularmente conhecidas por seus hábitos de vida sedentários e pela limitada capacidade de dispersão (Pérez-Miles & Perafrán, 2017). De fato, essas aranhas são animais relativamente grandes e a maioria das espécies está associada ao solo, fazendo com que a dispersão ocorra principalmente através do deslocamento por via terrestre (Main, 1987; Coyle & Icenogle, 1994; Dippenaar-Schoeman, 2002). A maior parte das espécies está distribuída em pequenos *ranges* de ocorrência, gerando níveis de endemismo elevados entre os diferentes gêneros conhecidos (Raven, 2010). Esse conjunto de características as torna um grupo altamente informativo para estudos biogeográficos e de avaliação ambiental. Sua história de vida é marcada pela longevidade (*i.e.* 30+ anos; Costa & Pérez-Miles, 2002) e baixa vagilidade (Ferretti et al. 2014), de modo que esses animais vivem em ambientes estritamente definidos ao longo de todo seu ciclo, se dispersando apenas por curtas distâncias (poucos metros) e breves períodos de tempo (alguns dias após seu nascimento, estabelecendo-se logo após) (Dippenaar-Schoeman, 2002; Alvarez et al. 2016).

De maneira simplificada, o processo de dispersão das aranhas consiste no processo de deslocamento de um indivíduo pelo ambiente em busca de um hábitat adequado para se estabelecer (Rao, 2017). Posteriormente essa escolha de local pode ser refinada, mas é importante ressaltar que a dispersão é um processo que envolve riscos, dado que os indivíduos estarão sujeitos à predação, oportunidades de forrageamento perdidas e a elevados custos energéticos de realocação (Jakob et al. 2001). Tais riscos são especialmente mais acentuados para aquelas espécies que se deslocam somente por via terrestre. Além disso, um local com boa adequabilidade em termos de condições abióticas, pode ainda não ter a mesma qualidade na disponibilidade de presas. Nesse contexto, a aranha deve fazer uma “aposta” de que o local pode ser bom antes de investir na sua permanência no hábitat através da construção de uma toca (Rao, 2017).

Uma estratégia de estabelecimento, que serve como indicativo de qualidade do local, comumente utilizada pelas aranhas é o hábito de se estabelecer em locais com “histórico de sucesso”, como por exemplo tocas próximas do abrigo de sua mãe (Rao, 2017). Em aranhas caranguejeiras, como por exemplo no caso da espécie mexicana *Tlitocatl vagans* (Ausserer, 1875), os indivíduos raramente são observados longe de suas tocas (*i.e.* mais do que alguns metros), permanecendo fortemente aglomerados em termos de padrões

de dispersão espacial (Reichling, 2000). Mecanismos filopátricos como esse acabam gerando padrões de distribuição restritos a pequenas extensões geográficas, onde as espécies ocupam micro-habitats altamente específicos (Raven, 2010).

Ao contrário das “aranhas verdadeiras” (Araneomorphae) que utilizam um mecanismo conhecido como *balonismo* para dispersão (Cho, 2021), e por isso se deslocam por grandes distâncias, a maioria das caranguejeiras tem sua dispersão limitada apenas à locomoção terrestre. Em algumas espécies estão documentados mecanismos de dispersão gregária entre os juvenis, que se deslocam pelo solo em um arranjo enfileirado, conforme observado em exemplares do gênero *Brachypelma* (Baerg, 1958; Reichling, 2000; Shillington & McEwen, 2006; Dor & Hénaut, 2012), *Cyclosternum* (Magnusson, 1985) e *Grammostola* (observação pessoal). Ao longo do tempo, esse tipo de comportamento de dispersão fez com que alguns grupos acabassem ficando isolados nos continentes pela deriva continental ou tenham sofrido reduções de distribuição por eventos de glaciação, atividade orogênica e fragmentação de habitat (Raven, 2010). Fatores que resultaram em um grande número de táxons com distribuição geográfica restrita e elevados valores de endemismo entre as espécies (Bond et al. 2006).

De maneira geral, a amplitude da distribuição geográfica da maioria das caranguejeiras é pouco conhecida, e os registros de ocorrência da maioria dos táxons são restritos apenas a alguns locais ou às localidades tipo (Perafrán et al. 2020). Além disso, outros desafios existem frente as tentativas de documentar a distribuição dessas aranhas, tal como o impasse em encontrar grandes séries depositadas em coleções científicas, que em parte se deve a dificuldade de localizar e coletar esses animais crípticos de seus refúgios. De acordo com Bertani (2001), apenas em condições especiais é possível coletar mais do que alguns indivíduos. Pocock (1903) foi um dos primeiros autores a investigar distribuição de aranhas caranguejeiras, discutindo diferentes mecanismos de dispersão e ressaltando a importância da baixa vagilidade de um ponto de vista geográfico. Anos mais tarde, Coyle (1971) analisou a distribuição de aranhas migalomorfas nos Estados Unidos e Japão, apontando uma sequência de eventos geológicos e climáticos como responsáveis por moldar a ocupação das espécies.

Mais recentemente, os avanços em estudos moleculares filogenéticos e filogeográficos (*e.g.* Bond et al. 2001; Cooper et al. 2011; Godwin et al. 2018; Hedin et al. 2013, 2015, 2019; Hendrixson & Bond, 2007; Opatova & Arnedo, 2014a,b; Opatova et al. 2013, 2016, 2019; Rix et al. 2017; Starrett & Hedin, 2007; Starrett et al. 2013, 2018) vêm contribuindo com o melhor entendimento sobre a distribuição geográfica dessas aranhas, onde a maioria tem demonstrado um importante papel da vicariância sobre os

padrões observados. Tais estudos ressaltaram alguns aspectos importantes e condizentes com um histórico de vicariância, como populações que persistem a longo prazo, grandes diferenças filogenéticas entre as populações e endemismos de pequenas extensões. Diversas hipóteses foram propostas para explicar a vicariância nesse grupo, tais como deriva continental, eventos tectônicos, desaparecimento de “pontes terrestres”, mudanças climáticas, etc (Perafrán et al. 2020).

A importância do hábitat para a sobrevivência das aranhas caranguejeiras

De acordo com Foelix (2011) há uma grande diversidade de aranhas distribuídas ao redor do mundo, habitando os mais variados ambientes, com exceção apenas do mar aberto. Dentre os dois grandes grupos que compõe a ordem Araneae, a infraordem Mygalomorphae permanece com diversos aspectos sobre sua biologia ainda pouco conhecidos (Pérez-Miles & Perafrán, 2017). Dentro desse grupo que contem cerca de 3000 espécies está a família Theraphosidae (*aranhas caranguejeiras*), caracterizadas por um conjunto de aspectos morfológicos considerados basais entre as aranhas (Bond et al. 2012). Como já mencionado anteriormente, os hábitos de vida sedentários e os mecanismos de dispersão limitados fazem com que esses animais vivam em ambientes muito restritos. Fêmeas e jovens costumam se afastar poucos metros de suas tocas, em geral para capturar suas presas ou descartar restos de alimento (Dippenaar-Schoeman, 2002; Alvarez et al. 2016). Os machos tendem a se tornar mais ativos durante os períodos de reprodução (Coyle & Icenogle, 1994; Prentice, 1997; Punzo & Henderson, 1999; Costa & Pérez-Miles, 2002) devido aos deslocamentos que realizam em busca de fêmeas para o acasalamento.

A maioria das espécies do grupo possui hábitos terrestres, construindo abrigos embaixo de rochas, troncos e serapilheira nas camadas superficiais do solo, ou ainda, buracos verticais escavados diretamente no chão (Raven, 1999; Dippenaar-Schoeman, 2002; Jocqué & Dippenaar-Schoeman, 2006). Essas aranhas possuem ciclos de vida relativamente longos entre os artrópodes, podendo alcançar em torno de 30 anos de idade (Costa & Pérez-Miles, 2002). Geralmente costumam permanecer durante toda sua vida na mesma toca, apenas alargando o tamanho da câmara conforme crescem (Dippenaar-Schoeman, 2002). De acordo com Pérez-Miles e Perafrán (2017), o formato dos buracos e o micro-hábitat em que as tocas são construídas pode variar entre as diferentes famílias e gêneros, já que diversos elementos no solo podem afetar essa escolha e, dependendo do tamanho corporal da aranha, a dureza ou a suavidade do substrato, bem como o tipo e a declividade do solo podem ser relevantes para as espécies.

A escolha de hábitat é determinada principalmente por fatores como a necessidade de forrageio, a disponibilidade de substrato adequado, a presença de co-específicos, além de considerações fisiológicas

mediadas por influência de fatores abióticos como temperatura e umidade (Rao, 2017). Aranhas que costumam ficar em áreas abertas sob o sol por exemplo, estão mais sujeitas ao risco de superaquecimento, e portanto devem buscar formas de compensação principalmente através de comportamentos termorregulatórios (Rao, 2017). Tais comportamentos podem incluir mudanças ativas na postura ou orientação do abrigo, bem como mecanismos passivos como padrões de coloração. Um estudo realizado por Rao e Mendoza-Cuenca (2016) demonstrou que podem haver diferenças nas taxas de aquecimento e resfriamento sob exposição à luz artificial em uma espécie de diferentes morfotipos de cor que variam entre o branco e o amarelo. Dessa forma, os processos abióticos podem ser responsáveis por afetar não somente a composição da comunidade de aranhas, mas também o papel funcional desses predadores invertebrados nos ecossistemas terrestres. É válido destacar que as interações tróficas entre as aranhas e suas presas são sensíveis às condições climáticas (Birkhofer & Wolters, 2012), fato que ressalta a importância da qualidade dos habitats sobre os padrões de atividade desses animais.

Rao (2017) cunhou o termo *Topofilia* para enfatizar o papel da estrutura do micro-habitat na escolha de ambiente por parte das aranhas, reconhecendo 3 diferentes níveis: (1) nível *Macro* - tipos de habitat e características ambientais mais gerais (*i.e.* campos, florestas, montanhas, etc); (2) nível *Micro* - micro-habitats, ou seja, determinadas espécies ou tipos de plantas, determinados tipos de solo, etc; e (3) nível *Nano* - elementos estruturais entre os micro-habitats, ou seja, atributos ou características de determinada planta ou tipo de solo por exemplo. Nesse contexto, a seleção de ambiente dependerá de múltiplos fatores de acordo com preferências comportamentais e estruturais das aranhas. Além disso, essa pode não ser uma questão restrita e estática, podendo variar de acordo com as condições ambientais ou a fase ontogênica do indivíduo (Lapinski, 2020). Assim, os fatores que influenciarão a escolha de habitat devem estar pautados de acordo com a prevenção de stress fisiológico, competidores ou predadores e a disponibilidade de recursos. Em diversas aranhas, a associação entre a preferência térmica das espécies e o habitat já foi bem estabelecida (Canals et al. 2015), e isso não é diferente entre as espécies de caranguejeiras, de modo que as espécies costumam selecionar os locais para construção de suas tocas de acordo com as características térmicas do ambiente (Reichert & Tracy, 1975; Hammerstein & Reichert, 1988; Veloso et al. 2012; Alfaro et al. 2013). Por serem animais ectotérmicos, a adequabilidade térmica dos habitats é um fator essencial para desempenharem comportamentos como a reprodução e a captura de presas (Hertz et al. 1993; Canals et al. 2008; Figueroa et al. 2010; Veloso et al. 2012; Neethling & Haddad, 2019), visto que dependem da temperatura dos micro-habitats que ocupam para obter sucesso nessas situações.

As condições térmicas do ambiente e os padrões de atividade das aranhas

No reino animal, os processos biológicos são afetados de forma direta ou indireta pela temperatura corporal (TC) dos indivíduos, sendo os organismos ectotérmicos sujeitos às variações de temperatura do ambiente para regular a sua própria TC. Os impactos dessa variação afetam principalmente os processos fisiológicos e de desenvolvimento, como alimentação, digestão, crescimento, locomoção, cômte, reprodução e produção de ovos (Kingsolver, 1989; Huey, 1991; Casey, 1992; Peterson et al. 1993). Além disso, mecanismos fisiológicos adicionais como a produção e a quebra de proteínas sofrem influência da variação de temperatura (McMillan et al. 2005), particularmente pelo fato do gradiente térmico do ambiente afetar os extremos das normas de reação térmica dos indivíduos (Paaijmans et al. 2013). Nesse sentido, conhecer as temperaturas extremas e os limites térmicos dos artrópodes é de grande importância para compreender os limites de distribuição geográfica das espécies e suas possíveis respostas em cenários de mudanças climáticas (Deutsch et al. 2008; Huey et al. 2009; Santos et al. 2011; Piyaphongkul et al. 2012; Ribeiro et al. 2012). A sensibilidade das espécies ao clima pode depender de uma série de fatores, sendo eles abióticos (e.g. precipitação, umidade, CO₂) ou bióticos (competidores intra- e interespecíficos, predadores, parasitas, etc) que podem interagir com a temperatura e afetar o fitness de maneira geral (Clusella-Trullas et al. 2011; Hamilton et al. 2012). Desse modo, a resposta das espécies deve ocorrer de formas distintas frente as variações ambientais, de acordo com sua plasticidade fenotípica e relação de dependência com as condições dos habitats em que ocorrem.

As aranhas caranguejeiras dependem de sua TC e sua habilidade de lidar com calor e frio extremos (comportamentos termorregulatórios), que por sua vez afetam significativamente seu crescimento, sobrevivência e reprodução (Shillington, 2020). Além disso, é válido retomar que machos e fêmeas possuem diferenças comportamentais e por isso podem sofrer influências diferentes do ambiente de acordo com seu comportamento. Após alcançarem a maturidade sexual, os machos abandonam seu estilo de vida sedentário passando a se deslocar ativamente em busca de fêmeas (Costa & Pérez-Miles, 2002). A exposição a grandes flutuações nas condições ambientais os torna mais vulneráveis ao estresse térmico, dessecação e predação (Montes de Oca et al. 2020; Shillington, 2020). Enquanto isso, as fêmeas tendem a permanecer em suas tocas ou próxima a elas, mantendo um tamanho corporal bem maior ao longo de toda vida. Ainda de acordo com Shillington (2020), por conta de sua estratégia de predação do tipo senta-e-espera, as fêmeas conseguem passar por longos períodos de escassez de alimento e tendem a ter taxas metabólicas muito baixas em repouso, o que lhes permite sobreviver com poucos recursos alimentares. A

marcante diferença entre os aspectos da história de vida dos dois sexos demanda o uso de uma gama de estratégias para lidar com as variações ambientais.

De maneira geral, as aranhas podem apresentar uma série de comportamentos termorregulatórios como mudar sua postura dentro da toca (Baerg, 1958; Humphreys, 1974, 1978; Minch, 1978; Seymour & Vinegar, 1973; Lubin & Henschel, 1990; Veloso et al. 2012), restringir seu período de atividade às horas mais frescas do dia (Minch, 1978; Punzo & Henderson, 1999; Shillington, 2002) e obter resfriamento por evaporação (Davies & Edney, 1952; Chew, 1961; Pulz, 1987; Punzo & Jellies, 1983). A temperatura do ambiente é um fator de influência nos períodos que os indivíduos estarão ativos (Shillington, 2002), dessa forma as aranhas selecionam a área de construção de suas tocas baseadas nas propriedades térmicas do microambiente que será ocupado (Reichert & Tracy, 1975; Reichert, 1985; Hammerstein & Reichert, 1988). A intensidade luminosa (Minch, 1978; Punzo & Henderson, 1999) e a umidade (Punzo, 1991) no ambiente também podem ser fatores que influenciam os períodos de atividade das caranguejeiras, sendo assim a maioria das espécies tende a adotar hábitos predominantemente crepusculares ou noturnos.

Além disso, a temperatura tem papel importante na determinação do ritmo circadiano e nos padrões de períodos de emergência das tocas e duração do tempo de atividade (Shillington, 2020). A saída temporária das tocas está correlacionada com o aumento da umidade, bem como com o decréscimo de temperatura e luz no ambiente (Shillington, 2002). Adicionalmente, Shillington (2002) também ressalta que o aumento na cobertura de nuvens e períodos de chuva intermitente, que por sua vez abaixam as temperaturas e aumentam a umidade ambiental, podem levar ao surgimento antecipado do período ativo dos machos. Estudos feitos com duas espécies de caranguejeiras demonstraram que o ponto crítico térmico máximo seria de aproximadamente 43 °C (Punzo, 1991, Seymour & Vinegar, 1973), evidenciando que as temperaturas durante o dia podem limitar a atividade das espécies, particularmente em ambientes quentes. As espécies ainda podem ser afetadas de maneiras diferentes pela temperatura. Aquelas de menor porte, por possuírem maior sensibilidade térmica devido a taxas mais elevadas na relação área-volume e consequentemente maior demanda energética (Canals et al. 2008, 2011), costumam ser as mais afetadas. Isso demonstra a demanda de maior plasticidade nas respostas termais das espécies conforme maior for a variação de temperatura nos ambientes que ocupam.

O hábito sedentário desses animais os leva a permanecer no mesmo refúgio durante toda sua vida. Isso faz com que a seleção de locais para habitar seja um fator determinante, devendo estes apresentarem os limites térmicos apropriados. Essas aranhas são particularmente suscetíveis a rápidas flutuações das

condições ambientais, sendo afetadas diretamente através do calor e da perda/ganho de água através dos seus pares de pulmões foliáceos (Figuroa et al. 2010). Com isso, fica evidente que a temperatura é extremamente importante em vários aspectos da história de vida, fisiologia e comportamento desses animais. Alterações das condições ambientais, como aquelas derivadas das mudanças climáticas podem promover transformações na qualidade termal dos habitats (Shillington, 2020) e, conseqüentemente, serem capazes de alterar o padrão de distribuição das espécies. Dessa forma, entender e poder prever as variações que poderão ocorrer no ambiente, particularmente sobre os padrões de temperatura e precipitação, pode fornecer *insights* sobre a relação e a capacidade de permanência das espécies em seus habitats atuais. As aranhas caranguejeiras são as maiores aranhas do planeta e são mais abundantes nas Américas do que em qualquer outro lugar do mundo (Mendoza, 2020), logo, compreender o impacto do aquecimento global sobre o habitat das espécies que ocupam a região é essencial para a conservação desse grupo.

Mudanças climáticas na América do Sul

Já é consenso há algum tempo entre diversos especialistas que o clima na terra está mudando (IPCC, 2013), de modo que as previsões apontam distintos cenários climáticos possíveis de acordo com o comportamento humano até o fim do século XXI (IPCC 2022). De acordo com Christensen et al. (2007) e Allison et al. (2009), tais mudanças devem ser um pouco mais acentuadas nas regiões subtropicais e temperadas, incluindo aumentos nos valores médios de temperatura e diminuição nas taxas de precipitação. Aumentos na temperatura média global já vêm sendo observados desde 1880, tendo alcançado um valor de +0.85 °C no ano de 2012 (IPCC, 2013). Assumindo que as emissões de gases de efeito estufa continuem a aumentar ao longo do século XXI, as previsões apontam que esse aumento pode chegar a um valor entre 2.6 - 4.8 °C até o fim deste (IPCC, 2013; Jiang et al. 2016). Na América do Sul, os modelos climáticos apontam que as mudanças climáticas podem gerar conseqüências na distribuição de biomas, podendo haver um decréscimo de até 18% da área de florestas ao final deste século (Salazar et al. 2007).

Alguns impactos dessas mudanças já podem ser notados em distintos ecossistemas (Menzel et al. 2006; Scheffer et al. 2009), como por exemplo os aumentos nos níveis de precipitação que vêm incrementando o fluxo dos afluentes da bacia do Rio da Prata desde a década de 70 (Ferretti et al. 2018). Por conseqüência, efeitos secundários desse aumento de fluxo ainda podem ser observados, como a erosão do solo, aumento nos níveis de água e maior frequência de inundações, mudanças nos leitos dos rios e nas condições ambientais dos ambientes ripários, além de mudanças na qualidade da água devido a maior quantidade de sedimentos em suspensão (Calhman, 2008; Herrera et al. 2014). Segundo o

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (Magrin et al. 2014) aumentos nos níveis de precipitação também vem sendo observados na região sudeste da América do Sul, nordeste do Peru e Equador, enquanto decréscimos vem sendo registrados no sul do Chile, sudoeste da Argentina e sul do Peru desde os anos 60. Além disso, o mesmo boletim ainda destaca que o aumento da temperatura média tem sido de 0.1 °C por década e a taxa de aumento do nível do mar acelerou nos últimos 20 anos, atingindo valores entre 2 - 3 mm/ano.

Nas regiões tropicais e subtropicais da América do Sul, uma estação quente com precipitação máxima associada com o Sistema de Monções Sul Americano domina o ciclo sazonal do regime pluviométrico (Vera et al. 2006), onde a floresta Amazônica possui papel de destaque. Nos últimos 40 anos, a região da Amazônia tem tido um aumento no volume de chuvas, especialmente pelo efeito de escala global de convergência de vapor de água (Chen et al. 2001). De acordo com Christensen et al. 2007, a manutenção da floresta é vital tanto do ponto de vista ecológico, como também é uma peça central no futuro global do ciclo de carbono que pode direcionar as mudanças climáticas na região. Adicionalmente, o sistema de monções é bastante influenciado pelas oscilações sulistas do *El Niño* (da sigla em inglês ENSO: *El Niño Southern Oscillation*) (Zhou & Lau, 2001), e futuras mudanças nesse fenômeno podem induzir mais alterações no clima na região. Os deslocamentos da zona de convergência do Atlântico Sul podem ser capazes de promover impactos consideráveis na área, como por exemplo a tendência de acréscimo nos volumes de chuva que vêm sendo observados nas últimas décadas, especialmente na região sul do Brasil (Liebmann et al. 2004). Já foi demonstrado que as oscilações do *El Niño* possuem grande influência sobre as variações climáticas no hemisfério sul (Jaksic 2001), e, conseqüentemente, podem ser capazes de produzir heterogeneidades climáticas com conseqüências ecológicas (Jaksic 2001; Lima et al. 1999; Sinclair et al. 2003).

Os países da América do Sul abrigam ecossistemas únicos no mundo, com uma elevada biodiversidade (Jarvis et al. 2010) e uma grande variedade de gradientes climáticos (Magrin et al. 2014). Entretanto, segundo Grau e Aide (2008), há mais de uma década as áreas naturais vêm sendo ameaçadas pela expansão das fronteiras agrícolas motivadas pelo crescimento econômico. Tal avanço também trouxe consigo mudanças demográficas consideráveis, promovendo um aumento acelerado do processo de urbanização (ECLAC, 2011c). O clima no planeta é fortemente influenciado pela superfície terrestre, incluindo os tipos de solo e vegetação, bem como a quantidade de água armazenada na terra misturada ao solo, na neve e também nos lençóis freáticos (Allison et al. 2009). Dessa maneira, a região é influenciada

por diversos agentes de estresse tanto nos sistemas naturais quanto humanos, derivados em parte pelas mudanças no uso da terra e acentuados pelas variações climáticas (Magrin et al. 2014). Muitos países sul-americanos vêm experienciando um rápido crescimento e se tornando economicamente importantes no cenário mundial (Reyes & Useche 2019). Entretanto, esse desenvolvimento vem ao custo do aumento da emissão de poluentes e gases de efeito estufa, o que demanda a necessidade de decisões baseadas em ciência para gerenciar a inovação e o crescimento dos países da região (Magrin et al. 2014).

Além dos efeitos do aquecimento global já citados que vêm sendo sentidos ao longo deste século, o IPCC ainda projeta potenciais futuros impactos como (1) significantes extinções de espécies; (2) substituição de florestas tropicais por áreas de savana, vegetação de características semi-áridas ou áridas; (3) aumento no número de pessoas experienciando períodos de estresse hídrico; (4) aumentos nas pragas e doenças agrícolas; e (5) algumas áreas costeiras afetadas pelo aumento do nível dos mares, variações e eventos climáticos extremos (Magrin et al. 2014). Esse conjunto de alterações ambientais pode representar um desafio para uma gama de organismos ao afetar a distribuição de áreas adequadas para sua sobrevivência, colocando em risco de extinção diversas espécies (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas et al. 2004), principalmente aquelas com pequenas extensões de distribuição geográfica (Penman et al. 2010; Gibson et al. 2010). Deve-se levar em conta que a vulnerabilidade às mudanças climáticas tende a variar entre as diferentes áreas e espécies (Nori et al. 2015), conforme já vem sendo observado em estudos com outros aracnídeos (Ferretti et al. 2018) ou mesmo com anuros (Toranza & Maneyro, 2013; Zank et al. 2014; Rosenstock et al. 2015) realizados na América do Sul. Embora haja incertezas sobre as reais consequências dessas mudanças nos padrões climáticos, é de extrema relevância prever e mensurar seus potenciais efeitos para o desenvolvimento de políticas adequadas que visam o manejo e a conservação da biodiversidade.

Objetivo geral

O objetivo desse estudo foi avaliar como as mudanças climáticas futuras podem afetar a adequabilidade ambiental do hábitat de aranhas caranguejeiras até o final do séc. XXI, e conseqüentemente sua distribuição geográfica, em regiões de clima subtropical na América do Sul.

Objetivos específicos

- a) Investigar os potenciais efeitos sobre a distribuição das áreas habitáveis para cada espécie em dois intervalos temporais (médio e longo prazo) diante de distintos cenários possíveis de mudanças climáticas;
- b) Comparar as distribuições das espécies no presente e as distribuições preditas para o futuro;
- c) Quantificar a magnitude das mudanças no tamanho da área habitável para cada espécie;
- d) Identificar quais populações podem ficar expostas a condições desfavoráveis no futuro de acordo com o cenário climático considerado;
- e) Identificar quais variáveis abióticas influenciam mais nos modelos de ocorrência para cada espécie;

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alfaro C, Figueroa DP, Torres H, Veloso C, Venegas F, Canals L, Canals M (2013) Effect of thermal acclimation on preferred temperatures in two mygalomorph spiders inhabiting contrast habitats. *Physiological Entomology* 38(1): 20-25.
- Allison I, Bindoff NL, Bindschadler RA, Cox PM, de Noblet N (2009) *The Copenhagen Diagnosis, 2009: Updating the World on the Latest Climate Science*. The University of New South Wales Climate Change Research Centre (CCRC), Sidney.
- Alvarez L, Perafrán C, Pérez-Miles F (2016) At what time, for what distance, and for how long does the tarantula *Eupalaestrus weiejenberghi* (Araneae, Theraphosidae) leave its burrow during the mating season? *Arachnology* 17: 152-154.
- Austin MP (1999) A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86(1): 170-178.
- Baerg WJ (1858) *The Tarantula*. University of Kansas, Lawrence, USA.
- Bertani R (2001) Revision, cladistics analysis, and zoogeography of *Vitalius*, *Nhandu* and *Proshapalopus*; with notes on other theraphosine genera (Araneae: Theraphosidae). *Arquivos de Zoologia* 36: 265-356.
- Birkhofer K, Wolters V (2012) The global relationship between climate, net primary production and the diet of spiders. *Global Ecology and Biogeography* 21(2): 100-108.
- Bond JE, Hedin MC, Ramirez MG, Opell BD (2001) Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trapdoor spider *Aptostichus simus*. *Molecular Ecology* 10: 899-910.
- Bond JE, Beamer DA, Lamb T, Hedin M (2006) Combining genetic and geospatial analyses to infer population extinction in mygalomorph spiders endemic to the Los Angeles region. *Animal Conservation* 9: 145-157.
- Bond JE, Hendrixson BE, Hamilton CA, Hedin M (2012) A reconsideration of the classification of the classification of the spider Infraorder Mygalomorphae (Arachnida: Araneae) based on three nuclear genes and morphology. *PLoS ONE* 7(6): e38753.

Calhman OKB (2008) Gestão de Recursos Hídricos em Bacias de Rios fronteiraços e transfronteiraços - Rio Quaraí/Bacia do Prata. UFRJ/COPPE, Rio de Janeiro.

Canals M, Salazar MJ, Dúran C, Figueroa D, Veloso C (2008) Respiratory refinements in the mygalomorph spider *Grammostola rosea* Walckenaer 1837 (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 35: 481-486.

Canals M, Figueroa D, Alfaro C, Kawamoto T, Torres-Contreras H, Sabat P, Veloso C (2011) Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *Journal of Insect Physiology* 57(11): 1489-1494.

Canals M, Veloso C, Solís R (2015) Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. *Frontiers in Physiology* 6: 220.

Casey TM (1992) Biophysical ecology and heat exchange in insects. *American Zoologist* 32: 225-237.

Chen T-C, Yoon J, Croix KJ, Takle ES (2001) Suppressing impacts of the Amazonian deforestation by the global circulation change. *Bulletin of the American Meteorological Society* 82: 2209-2215.

Chew RM (1961) Ecology of the spiders of a desert community. *Journal of The New York Entomological Society* 69: 5-41.

Cho M (2021) Aerodynamics and the role of the earth's electric field in the spiders' ballooning flight. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 207(2): 219-236, doi: 10.1007/s00359-021-01474-6.

Christensen JH, Hewitson B, Busujoc A, Chen A, Gao X (2007) Regional climate projections. Em: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M (eds.) *Climate change 2007: The physical science basis*: 849-940. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.

Clusella-Trullas S, Blackburn TM, Chown SL (2011) Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *The American Naturalist* 177: 738-751.

- Cooper SJB, Harvey MS, Saint KM, Main BY (2011) Deep phylogeographic structuring of populations of the trapdoor spider *Moggridgea tingle* (Migidae) from southwestern Australia: evidence for long-term refugia within refugia. *Molecular Ecology* 20: 3219-3236.
- Costa FG, Pérez-Miles F (2002) Reproductive biology of uruguayan theraphosids (Araneae, Mygalomorphae). *The Journal of Arachnology* 30: 571-587.
- Coyle FA (1971) Systematics and natural history of the mygalomorph spider genus *Antrodiaetus* and related genera (Araneae: Antrodiaetidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 141: 269-402.
- Coyle FA, Icenogle WR (1994) Natural history of the California trapdoor spider genus *Aliatypus* (Araneae, Antrodiaetidae). *Journal of Arachnology* 22: 225-255.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2003) *Historical biogeography: An introduction*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Davies ME, Edney EB (1952) The evaporation of water from spiders. *The Journal of Experimental Biology* 29: 571-582.
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, Martin PR (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 6668-6672.
- Dippenaar-Schoeman AS (2002) Baboon and trapdoor spiders of Southern Africa: an identification manual. *Plant protection research institute handbook no. 13*. Agricultural Research Council, Pretoria, p 129.
- Dor A, Hénaut Y (2012) Silk use and spiderling behavior in the tarantula *Brachypelma vagans* (Araneae: Theraphosidae). *Acta Zoológica Mexicana* 28(1): 1-12.
- ECLAC (2011c) *Social Panorama of Latin America 2011*. Briefing Paper, Economic Commission for Latin American and the Caribbean (ECLAC), Santiago, Chile, p 49.
- Elton CS (1927) *Animal Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ferretti N, Gonzalez A, Pérez-Miles F (2014) Identification of priority areas of conservation in Argentina: quantitative biogeography insights from mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae). *Journal of Insect Conservation* 18: 1087-1096.

- Ferretti N, Arnedo M, Gonzalez A (2018) Impact of climate change on spider species distribution along the La Plata River basin, southern South America: projecting future range shifts for the genus *Stenoterommata* (Araneae, Mygalomorphae, Nemesiidae). *Ann. Zool. Fennici* 55: 123-133.
- Figueroa D, Sabat P, Torres-Contreras H, Veloso C, Canals M (2010) Participation of book lungs in evaporative water loss in *Paraphysa parvula*, a migalomorph spider from Chilean Andes. *Journal of Insect Physiology* 56: 731-735.
- Foelix RF (2011) *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York, p 419.
- Gibson et al. 2010 - Gibson L, McNeill A, Tores PD, Wayne A, Yates C (2010) Will future climate change threaten a range restricted endemic species, the quokka (*Setonix brachyurus*), in south west Australia? *Biological Conservation* 143: 2453-2461.
- Godwin RL, Opatova V, Garrison NL, Hamilton CA, Bond JE (2018) Phylogeny of a cosmopolitan family of morphologically conserved trapdoor spiders (Mygalomorphae, Ctenizidae) using Anchored Hybrid Enrichment, with a description of the family, Halonoproctidae Pocock 1901. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 126: 303-313.
- Grau HR, Aide M (2008) Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13(2): 16.
- Grinnell J (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34(4): 427-433.
- Hamilton PT, Richardson JML, Govindarajulu P, Anholt BR (2012) Higher temperature variability increases the impact of *Batrachochytrium dendrobatidis* and shifts interspecific interactions in tadpole mesocosms. *Ecology and Evolution* 2: 2450-2459.
- Hammerstein P, Reichert SE (1988) Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of spider *Agelenopsis aperta*. *Evolutionary Ecology* 2: 115-138.
- Hedin M, Starrett J, Hayashi C (2013) Crossing the uncrossable: novel trans-valley biogeographic patterns revealed in the genetic history of low-dispersal mygalomorph spiders (Antrodiaetidae, *Antrodiaetus*) from California. *Molecular Ecology* 22: 508-526.

Hedin H, Carlson D, Coyle F (2015) Sky island diversification meets the multispecies coalescent - divergence in the spruce-fir moss spider (*Microhexura montivaga*, Araneae, Mygalomorphae) on the highest peaks of southern Appalachia. *Molecular Ecology* 24: 3467-3484.

Hedin M, Derkarabetian S, Alfaro A, Ramírez MJ, Bond JE (2019) Phylogenomic analysis and revised classification of atypoid mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae), with notes on arachnid ultraconserved element loci. *PeerJ* 7:e6864.

Hendrixson BE, Bond JE (2007) Molecular phylogeny and biogeography of an ancient Holarctic lineage of mygalomorph spiders (Araneae: Antrodiaetidae: Antrodiaetus). *Molecular Phylogenetic Evolution* 42: 738-755.

Hertz PE, Huey RB, Stevenson R (1993) Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142: 796-818.

Herrera J, Solari A, Luciflora LO (2014) Unanticipated effect of climate change on an aquatic top predator of the Atlantic rainforest. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25: 817-828.

Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137: 91-115.

Huey RB, Deutsch CA, Tewksbury JJ, Vitt LJ, Hertz PE, Álvarez PH, Garland T (2009) Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1939-1948.

Hutchinson GE (1944) Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology* 25: 3-26.

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.

Humphreys WF (1974) Behavioural thermoregulation in a wolf spider. *Nature* 251: 502-503.

Humphreys WF (1978) The thermal biology of *Geolycosa godeffroyi* and other burrow inhabiting Lycosidae (Araneae) in Australia. *Oecologia* 31: 319-347.

IPCC (2013) Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

IPCC (2022) Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. In Press

Jakob EM, Porter AH, Uetz GW (2001) Site fidelity and the costs of movement among territories: an example from colonial web-building spiders. *Canadian Journal of Zoology* 79: 2094-2100.

Jaksic FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.

Jarvis A, Touval JL, Schmitz MC, Sotomayor L, Hyman GG (2010) Assessment of threats to ecosystems in South America. *Journal for Nature Conservation* 18(3): 180-188.

Jiang H, Liu T, Li L, Zhao Y, Pei L, Zhao J (2016) Predicting the potential distribution of *Polygala tenuifolia* Willd. under climate change in China. *PLoS ONE* 11(9): e0163718, doi: 10.1371/journal.pone.0163718.

Jocqué R, Dippenaar-Schoeman AS (2006) Spiders families of the world. Royal Museum for Central Africa, p 336.

Kingsolver JG (1989) Weather and the population dynamics of insects: integrating physiological and population ecology. *Physiological Zoology* 62: 314-334.

Lapinski W (2020) Tarantulas and Their Habitats. Em: Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 191-236.

Liebmann B, Vera C, Carvalho LMV, Camilloni I, Hoerling MP, Allured D, et al. (2004) An Observed Trend in Central South American Precipitation. *Journal of Climate* 17(22): 4357-4367.

Lima M, Marquet PA, Jaksic FM (1999) El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213-218.

Lubin YD, Henschel JR (1990) Foraging at the thermal limit: burrowing spiders (*Seothyra* Eresidae) in the Namib desert dunes. *Oecologia* 84: 461-467.

Maciel-Mata CA, Manríquez-Morán N, Octavio-Aguilar P, Sánchez-Rojas G (2015) El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria* 25(2): 3-19.

Main BY (1987) Ecological disturbance and conservation of spiders: implications for biogeographic relics in southwestern Australia. Em: Majer J (ed.) The role of invertebrates in conservation and biological surveys. Western Australian Department of Conservation and Land Management Report, pp 89-98.

Magnusson WE (1985) Group movement by male mygalomorph spiders. *Biotropica* 17: 56.

Magrin GO, Marengo JA, Boulanger J-P, Buckeridge MS, Castellanos E, Poveda G, Scarano FR, Vicuña S (2014) Central and South America. Em: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Barros VR et al. (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp 1499-1566.

Malcolm JR, Markham A, Neilson RP, Garaci M (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29: 835-849.

Martinez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.

McMillan DM, Fearnley SL, Rank NE, Dahlhoff EP (2005) Natural temperature variation affects larval survival, development and Hsp70 expression in a leaf beetle. *Functional Ecology* 19: 844-852.

Mendoza J (2020) Situation and Conservation of Tarantulas in the Americas. Em: Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 463-495.

Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, et al. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.

Minch EW (1978) Daily activity patterns in the tarantula *Aphonopelma chalcodes* Chamberlin. *Bulletin of British Arachnological Society* 4: 231-237.

Montes de Oca L, Pérez-Miles F, Clavijo-Baquet S (2020) The reproductive period of tarantulas is constrained by their thermal preferences (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Thermal Biology* 92: 102665.

- Morrone JJ (2000) La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. pp 69-78. Em: Marín-Piera E, Morrone JJ, Melic A (eds.) Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica. PRIBES 2000, M3M: monografías Tercer Milenio, SEA/CYTED/Instituto Humboldt, Zaragoza.
- Nelson G, Platnick NI (1981) Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Neethling JA, Haddad CR (2019) Influence of some abiotic factors on the activity patterns of trapdoor spiders, scorpions and camel spiders in a central South African grassland. Transactions of the Royal Society of South Africa 74(2): 107-114.
- Nori J, Moreno-Azócar DL, Cruz FB, Bonino MF, Leynaud GC (2015) Translating niche features: Modelling differential exposure of Argentine reptiles to global climate change. Austral Ecology 41: 367-375.
- Opatova V, Bond JE, Arnedo MA (2013) Ancient origins of the Mediterranean trap-door spiders of the family Ctenizidae (Araneae, Mygalomorphae). Molecular Phylogenetics and Evolution 69: 1135-1145.
- Opatova V, Arnedo MA (2014a) From Gondwana to Europe: inferring the origins of Mediterranean *Macrothele* spiders (Araneae: Hexathelidae) and the limits of the family Hexathelidae. Invertebrate Systematics 28: 361-374.
- Opatova V, Arnedo MA (2014b) Spiders on a hot volcanic roof: colonization pathways and phylogeography of the Canary Islands endemic trap-door spider *Titanidiops canariensis* (Araneae, Idiopidae). PLoS One 9:e115078.
- Opatova V, Bond JE, Arnedo MA (2016) Uncovering the role of Western Mediterranean tectonics in shaping the diversity and distribution of the trap-door spider genus *Ummidia* (Araneae, Ctenizidae). Journal of Biogeography 43: 1955-1966.
- Opatova V, Hamilton CA, Hedin M, Montes de Oca L, Král J, Bond JE (2019) Phylogenetic systematics and evolution of the spider infraorder Mygalomorphae using genomic scale data. Systematic Biology 69(4): 671-707.

- Paaijmans KP, Heinig RL, Seliga RA, Blanford JI, Blanford S, Murdock CC, Thomas MB (2013) Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* 19(8): 2373-2380.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Penman TD, Pike DA, Webb JK, Shine R (2010) Predicting the impact of climate change on Australia's most endangered snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Diversity and Distributions* 16(1): 109-118.
- Perafrán C, Ferretti N, Hendrixson BE (2020) Biogeography of New World Tarantulas. Em: Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 153-189.
- Pérez-Miles F, Perafrán C (2017) Behavior and Biology of Mygalomorphae. Em: Viera C, Gonzaga MO (eds.) *Behavior and ecology of spiders: contributions from the neotropical region*. Springer, Cham, pp 29-54.
- Peterson CR, Gibson AR, Dorcas ME (1993) Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. Em: Seigel RA, Collins JT (eds.) *Snake ecology and behavior*. McGraw-Hill, New York, pp 241-314.
- Peterson AT, Tian H, Martínez-Meyer E, Soberón J, Sánchez-Cordero V, et al. (2005) Modeling distributional Shifts of Individual Species and Biomes. Em: Lovejoy TE, Hannah L (eds.) *Climate Change and Biodiversity*. New Haven & London: Yale University Press. 211-228.
- Piyaphongkul J, Pritchard J, Bale J (2012) Can tropical insects stand the heat? A case study with the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stal). *PLoS ONE* 7: e29409.
- Pocock RI (1903) On the geographical distribution of spiders of the order Mygalomorphae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 340-368.
- Polechová J, Storch D (2019) Ecological Niche. Em: Fath B (ed.) *Encyclopedia of Ecology*, 2nd Edition, Elsevier.

- Prentice TR (1997) Theraphosidae of the Mojave Desert west and north of the Colorado River (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 25: 137-176.
- Pulz R (1987) Thermal and water regulations. Em: Nentwig W (ed.) *Ecophysiology of spiders*. Springer, Berlin, pp 26-55.
- Punzo F, Jellies J (1983) Comparative water relations of araneid and lycosid spiderlings. *Comparative Biochemistry and Physiology* 74A: 981-988.
- Punzo F (1991) Intraspecific variation in responses to thermal stress in the tarantula, *Dugesia echina* Chamberlin (Orthognatha: Theraphosidae). *Bulletin of British Arachnological Society* 8: 277-283.
- Punzo F, Henderson L (1999) - Aspects of the natural history and behavioural ecology of the tarantula spider *Aphonopelma hentzi* (Girard, 1854) (Orthognatha, Theraphosidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 11: 121-128.
- Rao D (2017) Habitat selection and dispersal. Em: Viera C, Gonzaga MO (eds.) *Behavior and ecology of spiders: contributions from the neotropical region*. Springer, Cham, pp 85-108.
- Rao D, Mendoza-Cuenca L (2016) The effect of colour polymorphism on thermoregulation in an orb web spider. *The Science of Nature* 103:63.
- Raven RJ (1999) Review of the mygalomorph genus *Melloina* Brignoli (Paratropididae: Araneae). *Memoirs of the Queensland Museum* 43: 819-825.
- Raven RJ (2010) A review of the Mygalomorphae: biology, morphology and systematics. *Book of Abstracts of the 18th International Congress of Arachnology: 2010 jul 11-17*. Siedle, Poland.
- Reichert SE, Tracy CR (1975) Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology* 56: 265-284.
- Reichert SE (1985) Decisions in multiple goal contexts: habitat selection of the spider, *Agelenopsis aperata* (Gertsch). *Zietschr Tierpsychol* 70: 53-69.
- Reichling SB (2000) Group dispersal in juvenile *Brachypelma vagans* (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 28: 248-250.
- Reichling SB (2003) Tarantulas of Belize. *Krieger, Malabar*, p 127.

- Reyes GE, Useche AJ (2019) Competitiveness, economic growth and human development in Latin American and Caribbean countries 2006-2015: A performance and correlation analysis. *Competitiveness Review* 29 (2): 139-159.
- Ribeiro PL, Camacho A, Navas CA (2012) Considerations for assessing maximum critical temperatures in small ectothermic animals: insights from leaf-cutting ants. *PLoS ONE* 7: e32083.
- Rix MG, Cooper SJB, Meusemann K, Klopstein S, Harrison SE, Hveby MS, Austin AD (2017) Post-Eocene climate change across continental Australia and the diversification of Australian spiny trapdoor spiders (Idiopidae: Arbanitinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 302-320.
- Rosenstock N, Toranza C, Brazeiro A (2015) Climate and land-use changes effects on the distribution of a regional endemism: *Melanophryniscus sanmartini* (Amphibia, Bufonidae). *Iheringia Sér. Zool.* 105 (2), doi: <https://doi.org/10.1590/1678-476620151052209216>
- Santos M, Castañeda LE, Rezende EL (2011) Making sense of heat tolerance estimates in ectotherms: lessons from *Drosophila*. *Functional Ecology* 25: 1169-1180.
- Salazar LF, Nobre CA, Oyama MD (2007) Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34(9): L09708.
- Scheffer et al. 2009 - Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes EH, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461: 53-59.
- Schoener TW (1974) Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185: 27-39.
- Seymour RS, Vinegar A (1973) Thermal regulations, water loss and oxygen consumption of a North American tarantula. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 44: 83-96.
- Shillington C (2002) Thermal ecology of male tarantulas (*Aphonopelmaanax*) during the mating season. *Canadian Journal of Zoology* 80: 251-259.
- Shillington C, McEwen B (2006) Activity of juvenile tarantulas in and around the maternal burrow. *Journal of Arachnology* 34: 261-265.

- Shillington C (2020) Physiological Ecology of Tarantulas: Thermoregulation, Metabolism, and Performance Traits. Em: Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 297-318.
- Sinclair BJ, Addo-Bediako A, Chown SL (2003) Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance. *Biological Reviews* 78(2): 181-195.
- Soberon J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soberon J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12): 1115-1123.
- Starrett J, Hedin M (2007) Multilocus genealogies reveal multiple cryptic species and biogeographical complexity in the California turret spider *Antrodiaetus riversi* (Mygalomorphae, Antrodiaetidae). *Molecular Ecology* 16: 583-604.
- Starrett J, Hedin M, Ayoub N, Hayashi CY (2013) Hemocyanin gene family evolution in spiders (Araneae), with implications for phylogenetic relationships and divergence times in the infraorder Mygalomorphae. *Gene* 524: 175-186.
- Starrett J, Hayashi CY, Derkarabetian S, Hedin M (2018) Cryptic elevational zonation in trapdoor spiders (Araneae, Antrodiaetidae, *Aliatypus janus* complex) from the California southern Sierra Nevada. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118: 403-413.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Tingley MW, Monahan WB, Beissinger SR, Moritz C (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 19637-19643.
- Toranza C, Maneyro R (2013) Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa* 12(2): 97-106.
- Veloso V, Luhr D, Marfull R, Torres-Contreras H, Figueroa Pérez D, Sabat P, Canals M (2012) Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa parvula* Pocock 1903 (Araneae: Theraphosidae), a spider from the Chilean Andes. *Journal of Arachnology* 40: 34-38.

Vera C, Higgins W, Amador J, Ambrizzi T, Garreaud R, Gochis D, Gutzler D, et al. (2006) Toward a Unified View of the American Monsoon Systems. *Journal of Climate* 19(20): 4977-5000.

Williams JW, Jackson ST, Kutzbach JE (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 5738-5742.

Zank C, Becker FG, Abadie M, Baldo D, Maneyro R, Borges-Martins M (2014) Climate change and the distribution of Neotropical red-bellied toads (*Melanophryniscurs*, Anura, Amphibia): How to prioritize species and populations? *PLoS ONE* 9(4): e94625, doi: 10.1371/journal.pone.0094625.

Zhou J, Lau K-M (2001) Principal modes of interannual and decadal variability of summer rainfall over South America. *International Journal of Climatology* 21(13): 1623-1644.

Artigo a ser submetido para o periódico *Biodiversity and Conservation* (exceto pelo texto em língua portuguesa)

Efeito potencial das mudanças climáticas sobre a adequabilidade ambiental dos habitats de aranhas caranguejeiras (Theraphosidae, *Grammostola* spp.) em regiões subtropicais da América do Sul

Pittella, R.S.¹ & Mendonça, M.d.S., Jr¹

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS

Resumo

As previsões reveladas pelo IPCC indicam que as mudanças climáticas provocadas pelo aquecimento global podem ser mais acentuadas em regiões subtropicais, afetando as características do habitat de diversas espécies. Neste trabalho, investigamos quais podem ser os potenciais impactos dessas mudanças globais sobre os habitats ocupados por um grupo de aranhas caranguejeiras em ambientes de clima subtropical na América do Sul. Utilizamos Modelos de Distribuição de Espécies para avaliar como a distribuição geográfica de seis espécies pode ser afetada em distintos cenários de aumento da temperatura global (ameno, moderado e extremo) a médio e a longo prazo. Os resultados indicam respostas idiossincráticas de acordo com a espécie e o cenário considerado. Para metade das espécies avaliadas os cenários de maior aquecimento podem representar oportunidades de expansão de distribuição em diferentes direções, enquanto para outras podem resultar em reduções expressivas na qualidade dos habitats e expor diferentes populações a condições desfavoráveis já a partir de médio prazo. De acordo com os modelos, as principais variáveis abióticas associadas a qualidade dos habitats dessas espécies estão ligadas aos regimes pluviométricos e a estabilidade térmica do ambiente. Este estudo apresenta uma primeira abordagem sobre a vulnerabilidade de aranhas caranguejeiras sul-americanas em relação a mudança climática global, podendo também servir de base para novas pesquisas que busquem compreender os efeitos dessas mudanças nos ecossistemas e seus diferentes componentes biológicos.

Palavras-chave: efeito estufa, biodiversidade, biogeografia, Araneae, Theraphosidae

1. Introdução

As alterações no clima do planeta Terra estão cada vez mais evidentes, sendo esperado um aumento do impacto das mudanças climáticas ao longo do século XXI (Sala et al. 2000; Pereira et al. 2010). Os efeitos dessas mudanças representam uma das maiores ameaças atuais para a biodiversidade (Parmesan, 2006; Peñuelas et al. 2013), podendo afetar desde organismos até biomas inteiros, em diferentes escalas

geográficas (Parmesan, 2006; Brook et al. 2008; Maclean & Wilson, 2011; Bellard et al. 2012; Mantyka-pringle et al. 2012; Peñuelas et al. 2013). As consequências desses impactos podem acabar por desencadear perdas de biodiversidade e, conseqüentemente, redução de serviços ecossistêmicos alterando a qualidade de vida dos seres vivos em diversos níveis (Cardinale et al. 2012; Garibaldi et al. 2016).

De acordo com as previsões de diferentes cenários possíveis de mudanças no clima, os efeitos podem ser bem severos em regiões subtropicais e temperadas (Christensen et al. 2007; Allison et al. 2009; Schlaepfer et al. 2017). Por exemplo, alguns estudos já indicam que o aquecimento na temperatura média global pode alterar de maneira significativa o regime hídrico das florestas sul americanas (Hirabayashi et al. 2008; Knapp et al. 2008). Impactos dessa magnitude podem afetar a qualidade dos habitats de uma gama de organismos, aumentando seu risco de extinção ao alterar o tamanho das suas áreas de distribuição (Purvis et al. 2000). Reduções significativas na amplitude da área que uma espécie ocupa geralmente determinam mudanças negativas em seu status de conservação (Mace et al. 2008).

A resposta das espécies frente às mudanças ambientais pode ocorrer de maneiras diversas, de modo que as populações podem sofrer alterações em suas distribuições geográficas a partir de contrações e expansões ou mesmo fragmentações ao longo das áreas que ocupam (Chen et al. 2011; Jiang et al. 2016; Girini et al. 2017). Em cenários de mudança, a sobrevivência dos indivíduos está totalmente vinculada a capacidade de adaptação às novas condições, caso contrário dependerá de suas habilidades para se dispersar em busca de habitats mais adequados para sua existência (Martínez-Meyer et al. 2004; Tingley et al. 2009; Dullinger et al. 2012; Nori et al. 2015). Nesse contexto, aquelas espécies com características como ciclos de vida longos, preferências específicas de habitat e baixa capacidade de dispersão tendem a apresentar maior vulnerabilidade a alterações no ambiente, como é o caso das aranhas caranguejeiras (Ferretti et al. 2012a; Coyle & Icenogle, 1994; Ferretti et al. 2014). Quando as condições ambientais se tornam desfavoráveis, essas aranhas estão entre os organismos menos capazes de se mudar para um local melhor, tornando-se expostas a riscos de extinção local (Reichling, 2003).

O gênero *Grammostola* Simon, 1892 habita a metade sul da América do Sul e engloba espécies de médio a grande porte que ocupam diferentes micro-habitats ao longo dos distintos biomas existentes na região (Mello-Leitão, 1923; Ferretti et al. 2011; Montes de Oca et al. 2016). As caranguejeiras desse gênero possuem hábitos terrestres, vivendo em tocas construídas diretamente no solo ou embaixo de troncos ou pedras caídos pelo chão, tanto em ambientes campestres quanto florestais (Bucherl, 1951). Atualmente são reconhecidas 20 espécies válidas distribuídas entre Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, Paraguai e Uruguai

(WSC, 2022). Como a maioria das aranhas caranguejeiras, as espécies de *Grammostola* apresentam pequenas extensões geográficas de ocorrência, o que gera um elevado grau de endemismo entre os seus representantes (Pérez-Miles, 2020). Tal fator faz com que esses animais estejam expostos a diferentes níveis de risco, sobretudo em cenários de mudanças ambientais.

Considerando o impacto heterogêneo das mudanças climáticas ao longo do espaço geográfico, investigar e antever seus potenciais efeitos sobre a biodiversidade é crucial para desenvolver estratégias de conservação e priorizar as espécies que devem ser monitoradas *in situ* (Zank et al. 2014). Ferramentas como a modelagem de nicho podem fornecer uma abordagem útil para prever a distribuição das condições de adequabilidade ambiental para ocupação das espécies, particularmente no que diz respeito às mudanças climáticas futuras (Smith, 2016), servindo de auxílio para decisões de manejo das populações sujeitas às maiores ameaças. Com base nisso, utilizamos neste trabalho Modelos de Distribuição de Espécies (MDE) para avaliar os potenciais efeitos das mudanças climáticas sobre os habitats de diferentes populações de seis espécies do gênero *Grammostola* que habitam regiões de clima subtropical da América do Sul. De maneira específica, utilizamos diferentes cenários de mudança possíveis para investigar as possibilidades de alteração na distribuição das condições ambientais adequadas para ocupação das espécies a médio (2041-2060) e longo (2081-2100) prazo. Com isso esperamos responder (1) Qual o possível efeito de tais mudanças climáticas sobre a qualidade ambiental dos habitats ocupados por diferentes espécies de *Grammostola*?; (2) Qual o tamanho do impacto na extensão das áreas em que essas espécies ocorrem atualmente?; (3) Quantas populações conhecidas poderão ser expostas a condições desfavoráveis no futuro (*i.e.* situadas em áreas com baixa qualidade ambiental)?; (4) A distribuição geográfica potencial das espécies pode ser alterada no futuro, gerando sobreposições e combinações que não co-ocorrem atualmente?

2. Material e Métodos

Espécies e dados de ocorrência

As espécies foram escolhidas visando abranger um amplo gradiente latitudinal dentro da região subtropical da América do Sul, bem como uma gama de diferentes habitats existentes nessa área. De acordo com a literatura, as espécies do gênero *Grammostola*, assim como outras caranguejeiras, podem estar sob ameaça de extinção em virtude de fatores como perda de habitat, mudanças climáticas e tráfico internacional de *pets* (Aisenberg & Pérez-Miles, 2016, Ghione et al. 2017, Paaijmans et al. 2013). Foram selecionadas representantes desse gênero que correspondem à sua amplitude norte-sul máxima em relação

a distribuição geográfica conhecida nessa região (*i.e.* do estado de São Paulo (Brasil) ao extremo sul do Uruguai; Fig.1), utilizando-se todos os registros disponíveis de acordo com a área de ocorrência conhecida de cada espécie. Com isso, os seguintes táxons foram utilizados nesse estudo (representando 30% da diversidade do gênero): *Grammostola actaeon* (Pocock, 1903), *Grammostola anthracina* (C. L. Koch, 1842), *Grammostola iheringi* (Keyserling, 1891) *sensu* Montes de Oca et al. 2016, *Grammostola pulchra* Mello-Leitão, 1921, *Grammostola quirogai* Montes de Oca, D'Elía & Pérez-Miles, 2016 e *Grammostola* sp. (ver detalhes no material complementar).

As localidades de ocorrência e as coordenadas geográficas foram obtidas de múltiplas fontes: 1) dados de campo coletados nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina entre 2010 e 2020 (Borges, LM.; Pittella, R., dados não publicados; mas ver material complementar); 2) literatura (Buckup et al. 2010, Montes de Oca et al. 2016, Borges et al. 2016); 3) coleções aracnológicas do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCNZ), e do Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCTP). De maneira adicional, diversos registros foram obtidos da plataforma de ciência cidadã *iNaturalist* (disponível em <https://www.inaturalist.org>) utilizando como ferramenta de busca o táxon (a nível de família e gênero) e a região de interesse, sendo considerados somente os registros de animais adultos passíveis de identificação taxonômica através das fotos disponibilizadas.

Quando as referidas fontes não disponibilizavam coordenadas geográficas precisas, foram utilizadas coordenadas das localidades fornecidas (*i.e.* informações mencionadas na respectiva fonte alusivas ao ponto de coleta), adquiridas a partir do Google Earth (<http://earth.google.es/>). No total foram obtidos e analisados 239 pontos de ocorrência. Em virtude deste grupo de aranhas ser alvo de coletas ilegais visando a comercialização no mercado de pets, a lista de pontos utilizados e suas respectivas coordenadas geográficas não serão tornadas públicas aqui neste trabalho, entretanto estarão disponíveis para propósitos de pesquisa científica através de contato com os autores. Como a maioria das técnicas MDE requer amostras com pouco ou nenhum viés amostral, foi aplicada rarefação espacial para reduzir a autocorrelação dos dados de ocorrência conforme implementado no pacote *SDM Toolbox* ver. 2.4 (Brown et al. 2017) disponível para o software *ArcMap* ver. 10.5 (ESRI, 2016). Essa ferramenta remove os pontos de ocorrência autocorrelacionados espacialmente reduzindo múltiplos registros de ocorrência a um único registro com base em uma distância especificada. Para este trabalho, foi adotada a distância mínima de 10 quilômetros entre os pontos.

Dados ambientais e variáveis climáticas

Inicialmente, foram obtidas todas as 19 variáveis bioclimáticas e uma variável topográfica (elevação do terreno) disponíveis no banco de dados *WorldClim* ver. 2.1 (<https://worldclim.org/data/worldclim21.html>), com a resolução espacial de 2.5' (~4.5 km no equador) (Fick & Hijmans, 2017). A partir dessas, usando uma análise de correlação de Pearson conforme implementado pelo pacote *SDM ToolBox* ver. 2.4, uma subamostra foi selecionada. Inicialmente, uma “rodada” preliminar do modelo foi feita utilizando todas as variáveis, resultando na escolha daquelas com o melhor percentual de contribuição e importância de permutação no *MaxEnt* (Phillips et al. 2004, 2006), sendo finalmente mantidas somente aquelas que tivessem baixas correlações entre si ($r < 0.75$). Dessa maneira, as variáveis selecionadas foram consideradas as mais relevantes para os modelos, e associadas aos requisitos ecológicos e fisiológicos das espécies estudadas conforme sugerido por Ferretti et al. (2018). Esse processo foi feito de maneira individual para cada uma das espécies do trabalho. O conjunto de variáveis utilizado para cada espécie está demonstrado na Tabela 1.

Para avaliar os efeitos das mudanças climáticas, projeções de cenários climáticos futuros para os períodos entre 2041-2060 (posteriormente referido como médio prazo) e 2081-2100 (posteriormente referido como longo prazo) foram inferidas utilizando os dados disponíveis na plataforma *Worldclim*. Foram utilizados os dados do projeto *Coupled Model Intercomparison Project Phase 6* (CMIP6: <https://pcmdi.llnl.gov/CMIP6/>) oriundos da última versão do *IPSL climate model* (IPSL-CM6A-LR) do grupo *Climate Modeling Center* (CMC), avaliado como o melhor representante do clima da América do Sul segundo Dias e Reboita (2021). A partir desses dados, foram selecionados três caminhos socioeconômicos compartilhados que representam concentração de gases de efeito-estufa emitidos e as respostas climáticas conforme as tendências de desenvolvimento socioeconômico, crescimento populacional e avanços tecnológicos (da sigla em inglês *Shared Socioeconomic Pathways: SSPs*). O cenário SSP1-2.6 projeta um aumento na temperatura entre 3 - 3.5 °C ao final de 2100, simulando um estilo de vida sustentável (cenário de mudanças amenas no clima). O cenário SSP2-4.5 projeta um aumento na temperatura entre 3.8 - 4.2 °C, simulando um estilo de vida semelhante ao adotado no mundo nos dias atuais (cenário de mudanças intermediárias no clima). E por fim, o cenário SSP5-8.5 projeta um aumento na temperatura entre 4.7 - 5.1 °C, simulando um estilo de vida altamente baseado no uso de combustíveis fósseis (cenário de mudanças severas no clima).

Processo de modelagem

O *background* espacial contendo os dados bioclimáticos utilizados para a construção dos modelos recobre não somente a área de distribuição conhecida das espécies, mas também regiões adjacentes entre os países do Brasil, Uruguai, Argentina e Paraguai. A projeção da distribuição de adequabilidade ambiental para ocupação das espécies tanto para o presente quanto para o futuro frente a distintos cenários climáticos foi prevista utilizando o algoritmo *MaxEnt* ver. 3.3.4 (Phillips et al. 2004, 2006). Essa escolha se deve ao fato deste algoritmo apresentar melhor performance do que outros métodos de modelagem ambiental, sobretudo com pequenas amostras de ocorrência e dados apenas de presença (Elith et al. 2011; Estes et al. 2013; Coxen et al. 2017). O algoritmo atua buscando a densidade de entropia máxima utilizando inferência bayesiana, necessitando apenas de pontos de presença como dados de entrada (Elith et al. 2011). Dessa forma, o *MaxEnt* estima a relação entre a presença de uma dada espécie e variáveis ambientais em uma área geográfica, criando um modelo de adequabilidade ambiental para a ocorrência do organismo em questão. Com isso, é possível estimar a distribuição das condições climáticas adequadas para a ocorrência de cada espécie no presente, prever as condições climáticas futuras e então comparar as distribuições geográficas possíveis atuais e futuras. O software do *MaxEnt* foi utilizado com as configurações definidas por padrão, tal qual já foi validado em diversos estudos envolvendo diferentes espécies de organismos e fontes de dados ambientais (Phillips & Dudík, 2008, Zank et al. 2014, Jiang et al. 2016, Ferretti et al. 2018). Como dados de treino foi utilizado 100% de cada amostra, dado o pequeno número de registros de ocorrência para cada espécie (< 50 registros) conforme sugerido por Ferretti et al. (2018). Como o resultado de saída do *MaxEnt* gera um modelo contínuo de adequabilidade ambiental, um limiar deve ser definido para estimar a probabilidade de presença ou ausência das espécies. Nesse caso, para esse estudo foi escolhido o limiar *equal training sensitivity and specificity*, que minimiza as diferenças absolutas entre a especificidade (erro de sobreprevisão - tipo 1) e a sensibilidade (erro de omissão - tipo 2) (Cantor et al. 1999). Para cada modelo foram feitas 10 replicações utilizando 2000 iterações máximas através do formato de saída logístico. As áreas habitáveis estimadas para o presente e para o futuro foram calculadas a partir dos resultados dos modelos binários gerados pelo programa. Os mapas de distribuição foram processados no software *ArcMap* ver. 10.5 (ESRI, 2016) através da importação dos modelos obtidos no *MaxEnt*, e então editados utilizando um *shapefile* do limite territorial da América do Sul (Tapiquén, 2015).

Com isso, foram produzidos mapas das condições ambientais do presente e do futuro para o hábitat de cada uma das espécies de *Grammostola*. Além disso, os modelos foram projetados no futuro em

diferentes períodos temporais (*i.e.* 2041-2060 e 2081-2100) para ser levado em conta os efeitos de médio e longo prazo nos diferentes cenários possíveis de mudanças climáticas. Para o cálculo das áreas estimadas pelos modelos, decidimos adotar uma postura parcimoniosa e considerar o valor de adequabilidade mínima onde um ponto de presença no ambiente foi detectado para cada espécie. Dessa forma, a diferença entre as áreas estimadas para o presente e para o futuro foram calculadas com base nos resultados dos mapas binários de presença e ausência gerados pelo *MaxEnt* e representam o balanço entre ganhos e perdas de área de acordo com os cenários climáticos. Os mapas foram importados para o *ArcMap*, projetados para o sistema de coordenadas continentais *South America Albers Equal Area Conic* conforme recomendado por Dalapicolla (2016), e então o valor de área foi calculado em quilômetros quadrados através da ferramenta *Distribution Changes Between Binary SDMs* do pacote *SDM ToolBox* ver. 2.4.

Para avaliar a performance de cada modelo, foi adotado o critério dos valores de AUC (*Area Under the receiver operating characteristics Curve*), que é frequentemente utilizado para estimar a qualidade de modelos de distribuição baseados em algoritmos de presença-ausência (Peterson et al. 2011). Os valores foram calculados através das 10 replicações de cada modelo pelo método *10-fold cross-validation* (Phillips et al. 2006). Os valores de AUC variam entre 0.5 (modelos sem valor preditivo) e 1 (modelos com poder máximo de previsão). Dessa maneira, valores maiores que 0.9 indicam modelos com poder preditivo muito bom, valores entre 0.8 e 0.9 indicam modelos bons, e modelos com valores entre 0.7 e 0.8 indicam modelos “utilizáveis” para prever a distribuição das espécies (Swets, 1988).

3. Resultados

Os modelos de adequabilidade ambiental para a ocorrência das espécies apresentaram valores de AUC elevados, variando entre 0.90 e 0.98. Tais valores indicam que os modelos foram capazes de avaliar de forma satisfatória a relação das aranhas com as condições abióticas dos ambientes que ocupam, de acordo com as variáveis ambientais utilizadas. De maneira geral, as variáveis bioclimáticas que tiveram maior influência nos modelos de adequabilidade foram: oscilação térmica diária (Bio2), isothermalidade (Bio3) e sazonalidade de precipitação (Bio15). Adicionalmente, observa-se que Bio15 esteve entre as variáveis mais importantes para cinco das espécies estudadas. Esses resultados são mostrados em detalhes para cada uma das espécies conforme descrito na Tabela 1.

Ao serem observadas as curvas de resposta das variáveis bioclimáticas dos modelos de cada espécie nota-se uma diversidade de respostas. Os regimes pluviométricos regionais parecem afetar a qualidade ambiental para algumas espécies, de modo que incrementos de precipitação em períodos quentes

e secos (Bio14; Bio18) influenciam na presença de *G. actaeon* e *Grammostola* sp. (Figs. 2; 3). A distribuição de *G. iheringi* é influenciada pela sazonalidade de precipitação (Bio15), onde variações menores nesse quesito tendem a estar associadas sua presença nos ambientes da mesma maneira que ocorre para *G. anthracina*, *G. pulchra* e *G. quirogai* (Figs. 4; 5; 6; 7). A precipitação também se mostra importante para a ocorrência de *G. pulchra*, de modo que grandes volumes durante a estação fria (Bio19) tendem a favorecer sua ocorrência (Fig. 6). Em relação as propriedades térmicas dos ambientes, valores intermediários de oscilação térmica (Bio2) promovem o aumento da probabilidade de ocorrência de *G. iheringi*, *G. actaeon* e *Grammostola* sp. (Figs. 4; 2; 3). A constância da temperatura (Bio3) se mostra como um fator importante para *G. anthracina* (Fig. 5), enquanto a presença de *G. quirogai* está mais relacionada ao aumento dos valores de sazonalidade térmica (Bio4) (Fig. 7).

Segundo os modelos obtidos para o presente, as áreas adequadas para a ocupação das espécies foram estimadas entre 64.566 km² (para *G. iheringi*) e 466.882 km² (para *G. pulchra*) (Figs. 8-19; Tabela 2). Entretanto, os modelos para o futuro apontam que essas extensões de distribuição geográfica poderão sofrer desde reduções acentuadas ou até mesmo triplicar de acordo com a espécie e o cenário ambiental considerado (Tabela 2). Pode ser notado decréscimo para algumas espécies, expondo algumas populações a condições desfavoráveis já a partir do médio prazo. Enquanto que para outras espécies é possível notar desde poucas (ou até nenhuma, *i.e.* *G. quirogai*) alterações da qualidade dos ambientes até incrementos que podem promover expansões de adequabilidade para novas áreas (Figs. 8-19; Tabela 3).

Especificamente, ao considerar o cenário sustentável (SSP1-2.6) as áreas variam desde expansões menores como no caso de *G. iheringi* (Figs. 12-13, Tabelas 2-3) até valores mais expressivos como no caso de *G. quirogai* (Figs. 10-11, Tabelas 2-3). *G. actaeon* e *G. pulchra* podem experimentar incrementos contínuos de área potencialmente ocupada, principalmente ao sul para a primeira e ao norte para a segunda (Figs. 8-9, 14-15; Tabelas 2-3). Há ainda casos em que as áreas tendem a decrescer num primeiro momento (2041-2060), expandindo posteriormente (2081-2100) em direção ao sul do continente como pode ser observado nos casos de *G. anthracina* e *Grammostola* sp. (Figs. 16-19, Tabelas 2-3).

Em cenário intermediário (SSP2-4.5) a heterogeneidade das respostas se torna mais acentuada. As espécies que ocupam regiões florestadas (*i.e.* Florestas costeiras da Serra do Mar, Floresta úmida de Araucárias e Floresta Atlântica do Paraná) apresentam repostas divergentes. Enquanto para *G. actaeon* as áreas habitáveis sofrem pouca alteração e apresentam uma discreta expansão (Figs. 8-9; Tabelas 2-3), os habitats de *Grammostola* sp. são mais afetados (Figs. 18-19; Tabela 2). Para a segunda, há uma tendência

de redução continuada em diferentes áreas expondo algumas populações a condições desfavoráveis (*i.e.* abaixo do limiar ambiental mínimo). A região de maior qualidade ficará situada na porção nordeste de sua distribuição atual, ainda que sejam apontados decréscimos de qualidade. Os modelos indicam ainda a possibilidade de expansão para o sudeste (Tabela 3), embora a espécie não ocupe essa região atualmente. Na região da Savana Uruguaia as reduções mais notáveis são percebidas no caso de *G. iheringi* e *G. anthracina*. Os modelos indicam que as áreas com melhor qualidade devem se concentrar ao norte para a primeira e ao sul para a segunda. Ambas espécies podem ter populações expostas à condições desfavoráveis a partir do médio prazo (Tabela 3). Observa-se ainda o incremento de adequabilidade em algumas áreas para ambas as espécies, embora com certo nível de fragmentação para *G. iheringi* (*i.e.* extremo sul do Uruguai para *G. iheringi*; região litorânea sudeste da Argentina para *G. anthracina*; Figs. 12-13; 16-17; Tabela 2). Os ambientes ocupados por *G. pulchra* sofrem pouca ou nenhuma alteração. Embora seja notada uma tendência de decréscimo a longo prazo (Tabela 2), todas as populações conhecidas da espécie permanecem em regiões com adequabilidade acima do limiar mínimo de ocupação (Figs 14-15; Tabela 3). Finalmente, *G. quirogai* é a espécie que pode experimentar as maiores expansões ao longo de sua distribuição nesse cenário, sobretudo ao longo da região sul e sudoeste de sua área de ocupação (Figs. 10-11; Tabelas 2-3).

O cenário mais extremo (SSP5-8.5) também promove as respostas mais extremas, sendo observadas as maiores expansões e reduções de área possíveis. Nas ecorregiões florestais os decréscimos acentuam-se ao norte, fazendo com que as áreas de melhor qualidade se desloquem cada vez mais para o sul. *G. actaeon* passa a ter populações situadas fora do limite de adequabilidade, de modo que as áreas com melhor qualidade para sua ocorrência ficam concentradas ao longo da região litorânea, sendo possível uma expansão para a porção central do continente a longo prazo (Figs. 8-9; Tabelas 2-3). Para *Grammostola* sp. as alterações são mais acentuadas, com boa parte das populações existentes na porção norte e central da distribuição da espécie ficando expostas à condições desfavoráveis ao longo do tempo (Tabela 3). Os modelos apontam o surgimento de áreas com boa adequabilidade na região da Savana Uruguaia (hábitats ocupados atualmente por *G. iheringi* e *G. anthracina*, Figs. 18-19). No caso de algumas espécies campestres, a tendência de reduções se mantém. Para *G. anthracina* o decréscimo de qualidade nas áreas ao norte de sua distribuição se acentuam ao longo do tempo, de modo que diferentes populações ficam fora da zona adequada para ocorrência (Figs. 16-17; Tabela 3). Dessa forma, a região com melhor qualidade para ocupação da espécie concentra-se no extremo sul de sua distribuição. Nesse cenário, *G. iheringi* pode

experimentar uma rápida expansão a médio prazo seguida de uma redução acentuada da qualidade de seus habitats posteriormente (Figs. 12-13; Tabela 2). A distribuição da espécie tende a ficar restrita a uma estreita faixa ao longo da Serra do Sudeste no Rio Grande do Sul, de modo que diversas populações conhecidas passam a ficar situadas fora da zona com adequabilidade para ocorrência (Tabela 3). Nota-se ainda a tendência do surgimento de áreas com boa adequabilidade para ambas espécies, embora de forma fragmentada (Figs. 16-17; 12-13; Tabelas 2-3). Pouca alteração é percebida nos ambientes ocupados por *G. pulchra*, embora os modelos indiquem a possibilidade de uma redução a médio prazo, há tendência de incrementos posteriores de modo que todas as suas populações permanecem em áreas com boa qualidade (Figs. 14-15; Tabelas 2-3). Enquanto isso, *G. quirogai* é a espécie mais favorecida nesse cenário. Os modelos indicam um grande incremento de adequabilidade ambiental, promovendo expansões que poderiam triplicar sua distribuição geográfica (Figs. 10-11; Tabelas 2-3).

De maneira geral, os modelos para os piores cenários (SSP2-4.5 e SSP5-8.5) obtidos no *MaxEnt* revelaram que as condições climáticas em diversos habitats ocupados atualmente por 3 espécies (*i.e.* *G. anthracina*, *G. iheringi* e *Grammostola* sp.) podem ser afetadas de forma negativa, deixando de possuir os requisitos mínimos necessários para a presença das mesmas. Por outro lado, os modelos apontam que os mesmos cenários podem representar possibilidades de expansão das áreas de outras duas espécies estudadas (*i.e.* *G. pulchra* e *G. quirogai*). Considerando uma visão mais parcimoniosa, o cenário mais sustentável (SSP1-2.6) é o que garante a manutenção de todos os ambientes ocupados nos dias atuais acima do limiar mínimo de presença para todas as espécies de acordo com as projeções obtidas a longo prazo.

4. Discussão

De acordo com os resultados obtidos neste trabalho, as mudanças climáticas podem provocar alterações com variadas extensões (a depender do cenário considerado) nos habitats de clima subtropical na América do Sul ocupados pelas espécies do gênero *Grammostola*. De maneira inédita, são apresentados modelos e mapas de potencial distribuição de habitats de alta acurácia ($AUC > 0.90$) para esse grupo de aranhas caranguejeiras, levando em conta diferentes perspectivas climáticas e distintos intervalos temporais. As respostas das espécies parecem idiossincráticas, dependendo da sua ocorrência nas ecorregiões existentes na área estudada, de diferentes fatores abióticos a que as mesmas respondem e dos cenários futuros de mudança climática considerados.

Em 2018, Ferretti e colaboradores avaliaram o potencial impacto do aquecimento global sobre os habitats de espécies de *Stenoterommata* Holmberg, 1881 (Nemesiidae) na bacia do Rio da Prata, de maneira

similar ao que foi desenvolvido nesse trabalho. Os autores apontaram que a qualidade dos habitats deve aumentar para a maioria das espécies até 2070, com exceção de *S. platensis* que pode ter seu habitat reduzido em mais de 50%. Fatores ambientais como isothermalidade, sazonalidade de temperatura e a variação sazonal da precipitação indicaram ter relação com as mudanças na distribuição geográfica de condições abióticas adequadas para a ocupação dessas aranhas. Isso corrobora em parte o que encontramos para as espécies de *Grammostola*, visto que para metade das espécies estudadas a qualidade dos habitats apresenta tendências de incremento em todos os cenários ambientais considerados. Por outro lado, um número maior de espécies deste gênero tende a ficar vulnerável por reduções nos seus habitats. Isso pode ser visto no exemplo de *G. iheringi*, que em cenários extremos pode ter mais de 95% de sua região de ocorrência abaixo do limiar mínimo.

De maneira geral, espécies com pequenas áreas de distribuição tendem a ficar mais vulneráveis a extinções (Broennimann et al. 2006), dado que pequenas fragmentações geográficas na adequabilidade ambiental podem afetar toda extensão de ocorrência das populações. Entretanto, como já demonstrado em um estudo com anuros na região subtropical da América do Sul (Zank et al. 2014) esse fator não é suficiente para prever que uma espécie estará mais vulnerável que outra em cenários de mudanças climáticas. As repostas podem ser bem diferentes, mesmo entre congêneres que habitam regiões próximas como no exemplo do caso de *G. quirogai* e *G. anthracina*. Enquanto para a primeira foi indicado uma tendência de aumento de adequabilidade ambiental em todos os cenários climáticos, para a segunda há tendências de redução de distribuição de condições em distintos cenários, podendo sua área ser reduzida quase pela metade em cenários mais extremos. Uma possível explicação para esse caso pode estar associada a plasticidade fenotípica, dado que indivíduos que vivem em locais com condições ambientais flutuantes requerem uma gama maior de tolerância e habilidades de aclimação (Cavieres & Sabat, 2008; Janzen, 1967; Tieleman & Williams, 2000), tal qual é o caso de *G. quirogai* que ocupa habitats mais heterogêneos que *G. anthracina* (Clavijo-Baquet et al. 2020). Esse fato reforça o impacto desigual das mudanças climáticas sobre os organismos, evidenciando a necessidade de antever seus efeitos sobre o maior número de espécies possível. Na ausência de qualquer manejo, situações como essa podem levar a um declínio da biodiversidade e criar oportunidades ecológicas para espécies mais generalistas predominarem.

Variáveis relacionadas a balanços de temperatura estiveram entre as mais importantes para *G. actaeon*, *G. iheringi* e *Grammostola* sp. Essas três espécies ocupam ambientes florestais (embora *G. iheringi* se distribua somente pela Savana Uruguia, essa espécie costuma estar associada à formações

florestais dessa ecorregião; observação pessoal), que por natureza costumam ser ambientes mais sombreados. Logo, faz sentido que os padrões térmicos do ambiente representem um fator importante para a sobrevivência desses animais ectotérmicos. Entretanto, as curvas de resposta dos modelos indicam que em locais onde a oscilação térmica diária supera os 10 °C a probabilidade de ocorrência dessas espécies decai bruscamente. Variáveis relativas aos balanços de temperatura do ambiente já indicaram ser importantes para outros aracnídeos avaliados na região subtropical da América do Sul (Jorge et al. 2013; Simó et al. 2014; Ferretti et al. 2018), apontando que as áreas mais adequadas para sobrevivência desses organismos estão concentradas entre o leste da Argentina, Uruguai e sul do Brasil, condizendo com região estudada neste trabalho. Por outro lado, a sazonalidade da precipitação também se mostrou importante para a ocorrência de outras espécies como *G. anthracina*, *G. pulchra* e *G. quirogai*, indicando que os regimes pluviométricos também devem ser observados com atenção. *G. anthracina* habita locais onde a precipitação anual fica em torno de 1300 mm e a variação inter e intra-anual costuma ser maior na porção norte de sua área de distribuição (Clavijo-Baquet et al. 2020), coincidindo com os habitats potencialmente perdidos no futuro de acordo com os modelos obtidos nesse trabalho. Embora as demais espécies não tenham apresentado tendências de perdas de habitat, deve-se considerar que um incremento nos volumes de chuva poderia representar um desafio para a sobrevivência das populações. Esses animais vivem em áreas abertas e constroem tocas diretamente no solo, portanto inundações do terreno devem ser consideradas como potencial ameaça para a permanência das espécies no ambiente, conforme já comentado por Ferretti et al. (2018).

Considerando cada ponto de ocorrência encontrado para uma espécie como potencialmente representando uma população diferente, o cenário mais sustentável (SSP1-2.6) é o único que garante a manutenção das áreas de sobrevivência para todas as espécies estudadas. Tanto a médio quanto a longo prazo, os habitats deverão se manter com condições acima do limiar de sobrevivência somente nesse cenário. Em contrapartida, em cenários intermediários ou extremos de mudança, populações de *G. anthracina*, *G. iheringi* e *G. sp.* podem ser potencialmente perdidas. De acordo com Ferretti et al. (2018) a quantidade de habitats de ocorrência conhecida que deixarão de existir pode fornecer uma estimativa de vulnerabilidade das espécies. De acordo com a escala adotada e as variáveis abióticas utilizadas neste trabalho, algumas áreas nas ecorregiões da Savana Uruguia e da Floresta Atlântica onde essas espécies ocorrem atualmente deverão sofrer reduções ou mesmo deixar de apresentar condições adequadas já a partir do médio prazo. O monitoramento dessas populações pode ser um meio útil para obter dados empíricos de

forma a corroborar a qualidade das projeções obtidas, conforme já sugerido na literatura (Zank et al. 2014). Contudo, é válido ressaltar que ajustes adaptativos em escalas menores (níveis micro e/ou nano) não avaliadas aqui podem ocorrer, de modo que as espécies podem encontrar alternativas para lidar com as mudanças ambientais observadas. O conjunto de características ecológicas dessas aranhas (*i.e.* ciclos de vida longos, especialistas de hábitat, baixa vagilidade e endemidade local) pode favorecer bastante trabalhos de monitoramento *in situ*, facilitando o acompanhamento de diferentes populações.

Além do mais, essas espécies devem ser consideradas como motivo de preocupação em virtude das consequências que podem sofrer pelas alterações no clima. Apesar disso, do ponto de vista da conservação, somente uma espécie do gênero *Grammostola* foi avaliada em relação aos riscos de extinção segundo os critérios da IUCN (*i.e.* *Grammostola vachoni* Schiapelli & Gerschman, 1961; IUCN, 2022). Segundo Wilson et al. (2012) as caranguejeiras podem ser usadas como espécies indicadoras da saúde dos ecossistemas devido aos aspectos peculiares de sua história de vida, conforme mencionado no parágrafo acima. Entretanto, esse grupo de aranhas raramente é incluído em estratégias de conservação, sobretudo por conta do preconceito cultural, resultando numa subavaliação do seu status de risco. Segundo Mendoza (2020), o manejo e a conservação das caranguejeiras depende primariamente do conhecimento das suas principais ameaças, seguido do envolvimento da sociedade na criação de políticas públicas de proteção.

De acordo com as alterações na qualidade dos ambientes, diferentes cenários climáticos poderão promover possíveis expansões de adequabilidade para algumas espécies em novas áreas. Com isso, alguns pares de espécies que não co-ocorrem no presente podem passar a apresentar zonas de co-ocorrência no futuro. Isso pode ser observado no caso de *G. quirogai* que poderia passar a co-ocorrer com *G. iheringi* e *Grammostola* sp. em virtude de incrementos ao leste e ao norte de sua distribuição atual, bem como no caso de *Grammostola* sp. que poderia vir a dividir habitats com *G. iheringi* e *G. anthracina* graças a possíveis expansões para o sul, sobretudo em cenários climáticos mais extremos. Pouco se sabe sobre as interações ecológicas desse grupo de aranhas na natureza, porém as *Grammostola* tendem a ser animais solitários e territorialistas que chegam a praticar atos de canibalismo (Bucherl, 1951). É difícil afirmar no que as possíveis interações entre novos pares de espécies poderia resultar e quais seriam seus impactos na estrutura das comunidades pré-existentes, mas quando espécies similares ocupam o mesmo espaço, há grandes chances de haver competição entre elas. De acordo com Oliveira (2015) a coexistência dentro de uma comunidade será dependente da plasticidade de hábitos dos organismos, ou seja, quanto mais sobrepostos forem os nichos de duas espécies, maior será a probabilidade que haja competição por recursos comuns,

fazendo com que uma delas busque diferentes maneiras de explorar o ambiente (Walter, 1988). Apesar das possibilidades de contato futuro, é válido destacar que a baixa vagilidade dessas aranhas pode ser um fator limitante à sua dispersão para novos habitats. Com isso, esses resultados devem ser encarados com parcimônia, pois mesmo que novos ambientes com condições adequadas possam surgir, é pouco provável que as espécies conseguirão alcançar aqueles que estiverem mais distantes de sua distribuição atual durante o período de tempo avaliado neste estudo.

A literatura sobre mudanças climáticas é muito ampla e pode ser considerada como um campo do conhecimento à parte em constante atualização, sendo que ao longo do tempo alguns trabalhos já indicaram que as mudanças causadas no clima pelo aquecimento global podem levar a alterações como expansões, fragmentações ou reduções nas áreas de distribuição das espécies (Yuan et al. 2015; Jiang et al. 2016; Ferretti et al. 2018). Segundo Zank e colaboradores (2014) as espécies que potencialmente devem sofrer os maiores impactos negativos também deveriam ser os principais alvos quando se pensa em ações de conservação. Os mesmos autores ainda sugerem que as variáveis bioclimáticas que tiveram maior influência nos modelos podem servir de indicativo como elementos a serem monitorados no ambiente que as espécies ocupam. Nesse sentido, abordagens que avaliem as possíveis respostas tanto em cenários climáticos distintos como também em diferentes escalas temporais, como o que foi desenvolvido neste trabalho, podem ser uma importante ferramenta exploratória para prever os efeitos da mudança do clima sobre o habitat de diferentes espécies.

Alguns impactos do aquecimento global já começam a ser notados na atualidade (Menzel et al. 2006; Scheffer et al. 2009), tais como grandes enchentes, ondas de calor, secas prolongadas, etc, porém suas consequências sobre a biodiversidade ainda precisam ser corroboradas. Contudo, espera-se que as mudanças climáticas afetem diretamente a qualidade dos habitats de uma infinidade de organismos (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas, 2004). Antever os potenciais efeitos negativos sobre as biotas é essencial para dar embasamento a novas pesquisas e estratégias de conservação e manejo, com o que esperamos estar contribuindo com a avaliação apresentada aqui. Apesar das limitações e incertezas inerentes aos modelos de mudança climática e a modelagem de adequação ambiental (Hampe, 2004, Radosavljevic & Anderson, 2014) que nos levam a ter uma certa precaução na interpretação, os resultados obtidos através dessas abordagens podem fornecer uma ferramenta muito valiosa para esse processo (Marini et al. 2010; Garcia, 2006, Brito et al. 2009). Dentro desse contexto, este estudo apresenta uma primeira abordagem sobre a vulnerabilidade de aranhas caranguejeiras sul-americanas em relação a

mudança climática global, podendo também servir de base para novas pesquisas que busquem compreender os efeitos dessas mudanças nos ecossistemas e seus diferentes componentes biológicos, bem como seus impactos sobre a distribuição das espécies no futuro.

Referências Bibliográficas

- Aisenberg A, Pérez-Miles F (2016) Uruguayan tarantulas in danger: pet traders strike again. Terrible Tentacle Theatre. Disponível em: <http://tentacletheatre.com/post/141213127835/attn-tarantula-keepers>.
- Allison I, Bindoff NL, Bindschadler RA, Cox PM, de Noblet N (2009) The Copenhagen Diagnosis, 2009: Updating the World on the Latest Climate Science. The University of New South Wales Climate Change Research Centre (CCRC), Sidney.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15(4): 365-377.
- Borges LM, Da Rosa CM, Dri GF, Bertani R (2016) Predation of the snake *Erythrolamprus almadensis* (Wagler, 1824) by the tarantula *Grammostola quirogai* Montes de Oca, D'Elía & Pérez-Miles 2016. *Herpetological Notes* 9: 321-322.
- Brito JC, Acosta AL, Álvares F, Cuzin F (2009) Biogeography and conservation of taxa from remote regions: An application of ecological-niche based models and GIS to North-African canids. *Biological Conservation* 142: 3020-3029.
- Broennimann O, Thuiller W, Hughes G, Midgley GF, Alkemade JMR, Guisan A (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12(6): 1079-1093.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23(8): 453-460.
- Brown JL, Bennett JR, French C (2017) SDMtoolbox 2.0: The next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ* 5(11): e4095.
- Bucherl W (1951) Estudos sobre a biologia e a sistemática do gênero *Grammostola* Simon, 1892. Monografias, Instituto Butantan, pp 203.
- Buckup EH, Marques MAL, Rodrigues ENL, Ott R (2010) Lista das espécies de aranhas (Arachnida, Araneae) do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Série Zoológica* 100: 483-518.

Cantor SB, Sun CC, Tortolero-Luna G, Richards-Kortum R, Follen M (1999) A comparison of C/B ratios from studies using receiver operating characteristic curve analysis. *Journal of Clinical Epidemiology* 52: 885-892.

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.

Cavieres G, Sabat P (2008) Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Functional Ecology* 22: 509-515.

Chen IC, Hill JC, Ohlemuller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024-1026.

Christensen JH, Hewitson B, Busujoc A, Chen A, Gao X (2007) Regional climate projections. Em: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M (eds.) *Climate change 2007: The physical science basis*: 849-940. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.

Clavijo-Baquet S, Alfaro M, Pérez-Miles F (2020) Metabolism and water loss are not related to environmental heterogeneity in two mygalomorph spiders. *The Science of Nature* 107: 17.

Coxen CL, Frey JK, Carleton SA, Collins DP (2017) Species distribution models for a migratory bird based on citizen science and satellite tracking data. *Global Ecology and Conservation* 11: 298-311.

Coyle FA, Icenogle WR (1994) Natural history of the California trapdoor spider genus *Aliatypus* (Araneae, Antrodiaetidae). *Journal of Arachnology* 22: 225-255.

Dalapicolla J (2016) Tutorial de modelos de distribuição de espécies: guia prático usando o MaxEnt e o ArcGIS 10. Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória. Disponível em: <http://blog.ufes.br/lamab/tutoriais>

Dias CG, Reboita MS (2021) Assessment of CMIP6 Simulations over Tropical South America. *Revista Brasileira de Geografia Física* 14(3): 1282-1295.

Dullinger S, Gatttringer A, Thuiller W, Moser D, Zimmermann NE, Guisan A, Willner W, Plutzer C, Leitner M, Mang T, Caccianiga M, Dirnbock T, Ertl S, Fischer A, Lenoir J, Svenning JC, Psomas A, Schmatz DR,

- Silc U, Vittoz P, Hulber K (2012) Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change* 2: 619-622.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- Estes LD, Bradley BA, Beukes H, Hole DG, Lau M, Oppenheimer MG, et al. (2013) Comparing mechanistic and empirical model projections of crop suitability and productivity: implications for ecological forecasting. *Global Ecology and Biogeography* 22: 1007-1018.
- Ferretti N, Pompozzi G, Pérez-Miles F (2011) The species of *Grammostola* (Araneae: Theraphosidae) from Central Argentina: taxonomy, distribution, and surface of ultrastructure of coxal setae. *Zootaxa* 2828: 1-18.
- Ferretti N, Pompozzi C, Copperi S, Pérez-Miles F, González A (2012a) Mygalomorph spider community of a natural reserve in a hilly system in central Argentina. *Journal of Insect Science* 12: 1-16.
- Ferretti N, Gonzalez A, Pérez-Miles F (2014) Identification of priority areas of conservation in Argentina: quantitative biogeography insights from mygalomorph spiders (Araneae: Mygalomorphae). *Journal of Insect Conservation* 18: 1087-1096.
- Ferretti N, Arnedo M, Gonzalez A (2018) Impact of climate change on spider species distribution along the La Plata River basin, southern South America: projecting future range shifts for the genus *Stenoterommata* (Araneae, Mygalomorphae, Nemesiidae). *Ann. Zool. Fennici* 55: 123-133.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302-4315.
- Garcia A (2006) Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130: 25-46.
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissiere BE, Gemmill-Herren B, Hipólito J, Freitas BM, et al. (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351(6271): 388-391.
- Ghione S, Coelho L, Costa FG, García LF, González M, Jorge C, Toscano-Gadea C (2017) Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 26(1): 1-8.

- Girini JM, Palacio FX, Zelaya PV (2017) Predictive modeling for allopatric *Strix* (Strigiformes: Strigidae) owls in South America: determinants of their distributions and ecological niche-based processes. *Journal of Field Ornithology* 88: 1-15.
- Hampe A (2004) Bioclimatic models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-471.
- Hirabayashi Y, Kanae S, Emori S, Oki T, Kimoto M (2008) Global projections of changing risks of floods and droughts in a changing climate. *Hydrological Sciences Journal* 53: 754-772.
- IUCN (2022) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>
- Janzen DH (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101: 233-249.
- Jiang H, Liu T, Li L, Zhao Y, Pei L, Zhao J (2016) Predicting the potential distribution of *Polygala tenuifolia* Willd. under climate change in China. *PLoS ONE* 11(9): e0163718, doi: 10.1371/journal.pone.0163718.
- Jorge C, Carrión NL, Grismado C, Simó M (2013) On the taxonomy of *Latonigena auricornis* (Araneae, Gnaphosidae), with notes of geographical distribution and natural history. *Iheringia, Série Zoologia* 103: 66-71.
- Knapp AK, Beier C, Briske DD, Classen AT, Luo Y, Reichsten M, Smith MD, Smith SD, Bell JE, Fay PA, Heisler JL, Leavitt SW, Sherry R, Smith B, Weng E (2008) Consequences of more precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *BioScience* 58: 811-821.
- Mace GM, Collar NJ, Gaston KJ, Hilton-Taylor C (2008) Quantification of Extinction Risk: IUCN'S System for Classifying Threatened Species. *Conservation Biology* 22(6): 1424-1442.
- Maclean IMD, Wilson RJ (2011) Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(30): 12337-12342.
- Mantyka-pringle CS, Martin TG, Rhodes JR (2012) Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology* 18(4): 1239-1252.

- Marini MÁ, Barbet-Massin M, Martínez J, Prestes NP, Jiguet F (2010) Applying ecological niche modelling to plan conservation actions for the Red-spectacled Amazon (*Amazona pretrei*). *Biological Conservation* 143: 102-112.
- Martinez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.
- Mello-Leitão CF (1923) Theraphosoideas do Brasil. *Revista do Museu Paulista* 131: 1-438.
- Mendoza J (2020) Situation and Conservation of Tarantulas in the Americas. Em: Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 463-495.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, et al. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.
- Montes de Oca L, D'Elía G, Pérez-Miles F (2016) An integrative approach for species delimitation in the spider genus *Grammostola* (Theraphosidae, Mygalomorphae). *Zoologica Scripta* 45(3): 322-333.
- Nori J, Moreno-Azócar DL, Cruz FB, Bonino MF, Leynaud GC (2015) Translating niche features: Modelling differential exposure of Argentine reptiles to global climate change. *Austral Ecology* 41: 367-375.
- Oliveira VF (2015) *Guerra de Titãs: a coexistência de predadores de topo em bromélias*. São Paulo, Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de São Paulo.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel HH, Hedao P, Kassem KR (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.
- Paaïjmans KP, Heinig RL, Seliga RA, Blanford JI, Blanford S, Murdock CC, Thomas MB (2013) Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* 19(8): 2373-2380.

- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- Peñuelas J, Sardans J, Estiarte M, Ogaya R, Carnicer J, Coll M, Barbeta A, et al. (2013) Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology* 19(8): 2303-2338.
- Pereira HM, Leadley PW, Proença V, Alkemade R, Scharlemann JPW, Fernandez-Manjarrés JF, et al. (2010) Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330(6010): 1496-1501.
- Pérez-Miles F (ed.) *New World Tarantulas: Taxonomy, Biogeography and Evolutionary Biology of Theraphosidae*. Springer, Cham, pp 540.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: Greiner R, Schuurmans D (eds.) *ICML '04 Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, Banff, Alberta, Canada, July 04-08, 2004: 655-662. ACM New York, NY, USA.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw GC, Mace GM (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267(1456): 1947-1952.
- Radosavljevic A, Anderson RP (2014) Making better MaxEnt models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41: 629-643.
- Reichling SB (2003) *Tarantulas of Belize*. Krieger, Malabar, p 127.

- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield JB, Dirzo RH, Huber-Sannwald E, et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459): 1770-1774.
- Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes EH, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461: 53-59.
- Schlaepfer DR, Bradford JB, Lauenroth WK, Munson SM, Tietjen B, Hall SA, Wilson SD, Duniway MC, Jia G, Pyke DA, Lkhagva A, Jamiyansharav K (2017) Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. *Nature communications* 8: 14196, doi: 10.1038/ncomms14196.
- Simó M, Guerrero JC, Giuliani L, Castellano I, Acosta LE (2014) A predictive modeling approach to test distributional uniformity of Uruguayan harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zoological Studies* 53: 1-13.
- Smith VR (2016) An unexpected journey: the biogeography and conservation ecology of the trapdoor spider genus *Cantuaria* Hogg, 1902. Doctor of Philosophy thesis, Lincoln University, p 253.
- Sweets K (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240: 1285-1293.
- Tapiquén CEP (2015) "South America": Orogénesis Soluciones Geográficas. Porlamar, Venezuela. Based on shapes from Environmental Systems Research Institute (ESRI). Free Distribution. Disponible en: <http://tapiquen-sig.jimdo.com>
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Tieleman BI, Williams JB (2000) The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 461-479.
- Tingley MW, Monahan WB, Beissinger SR, Moritz C (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 19637-19643.
- Walter GH (1988) Competitive exclusion, coexistence and community structure. *Acta Biotheoretica*, pp 281-313.
- Wilson JS, Gunnel CF, Wahl DB, Pitts JP (2012) Testing the species limits of the tarantulas (Araneae: Theraphosidae) endemic to California's Southern Coast Ranges, USA. *Insect Conservation and Diversity* 6: 365-371.

World Spider Catalog (2022) World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online em: <http://wsc.nmbe.ch>, versão 23.5, acessado em julho de 2022.

Yuan H, Wei Y, Wang X (2015) Maxent modeling for predicting the potential of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. *Fungal Ecology* 17: 140-145.

Zank C, Becker FG, Abadie M, Baldo D, Maneyro R, Borges-Martins M (2014) Climate change and the distribution of Neotropical red-bellied toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to prioritize species and populations? *PLoS ONE* 9(4): e94625, doi: 10.1371/journal.pone.0094625

Legendas

Figura 1 Ocorrência das espécies de *Grammostola* na área estudada de acordo com o mapa atualizado (2004) das ecorregiões terrestres mundiais conforme apresentado por Olson et al. (2001).

Figura 2 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *G. actaeon*.

Figura 3 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *Grammostola* sp.

Figura 4 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *G. iheringi*.

Figura 5 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *G. anthracina*

Figura 6 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *G. pulchra*.

Figura 7 Curvas de resposta das variáveis abióticas que mais contribuíram para os modelos de *G. quirogai*.

Figura 8 Distribuição potencial de *G. actaeon* de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.22.

Figura 9 Distribuição potencial de *G. actaeon* de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.22.

Figura 10 Distribuição potencial de *G. quirogai* de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.19.

Figura 11 Distribuição potencial de *G. quirogai* de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.19.

Figura 12 Distribuição potencial de *G. iheringi* de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência;

O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.28.

Figura 13 Distribuição potencial de *G. iheringi* de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.28.

Figura 14 Distribuição potencial de *G. pulchra* de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.32.

Figura 15 Distribuição potencial de *G. pulchra* de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.32.

Figura 16 Distribuição potencial de *G. anthracina* de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.19.

Figura 17 Distribuição potencial de *G. anthracina* de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.19.

Figura 18 Distribuição potencial de *Grammostola* sp. de acordo com os modelos obtidos para médio prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.04.

Figura 19 Distribuição potencial de *Grammostola* sp. de acordo com os modelos obtidos para longo prazo para o presente e 3 cenários climáticos futuros (SSPs 1-2.6, 2-4.5 e 5-8.5). Círculos pretos: pontos de ocorrência; O gradiente de cores representa a qualidade dos habitats, variando entre cinza (menor) e vermelho (maior), limiar de presença = 0.04.

Figuras

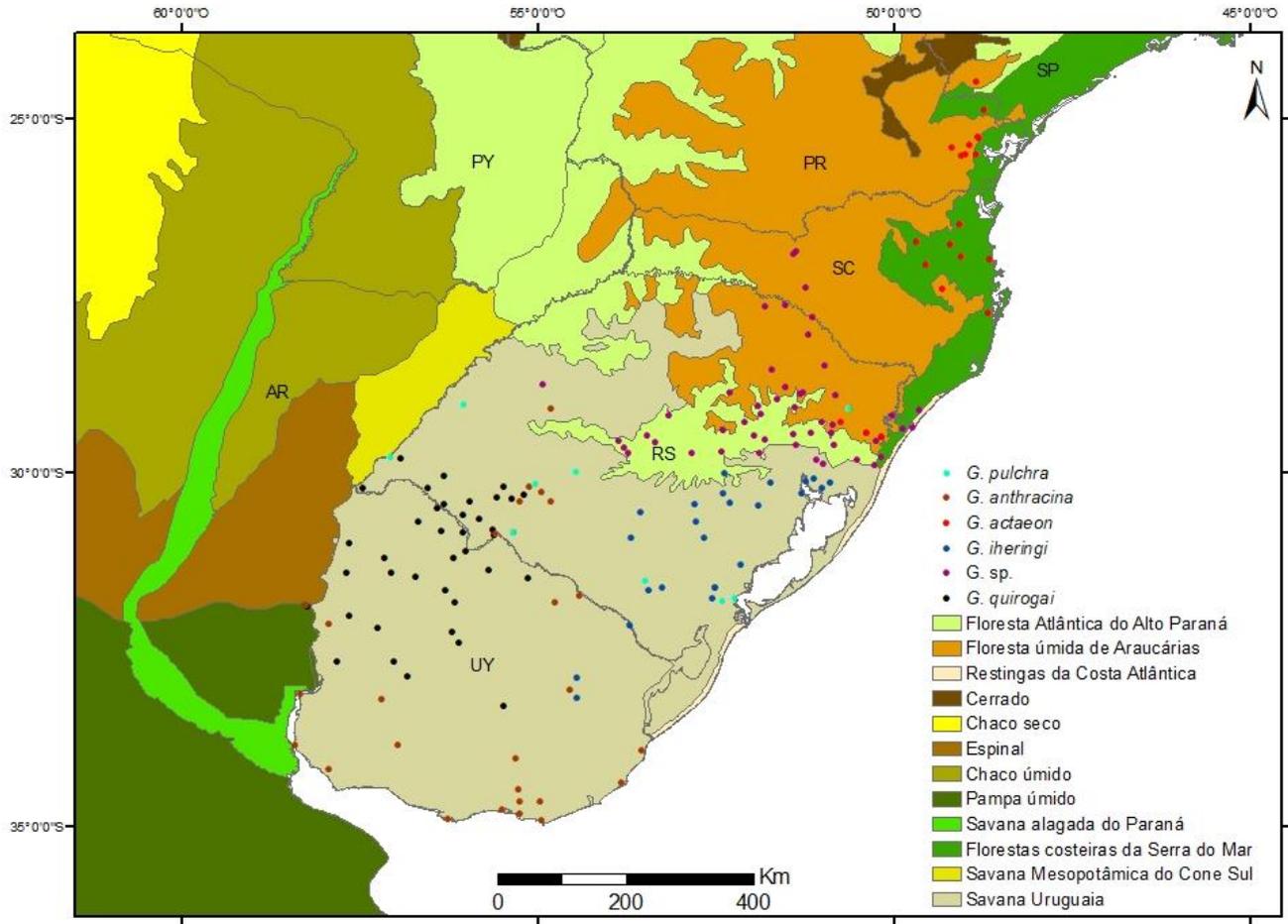


Fig. 1

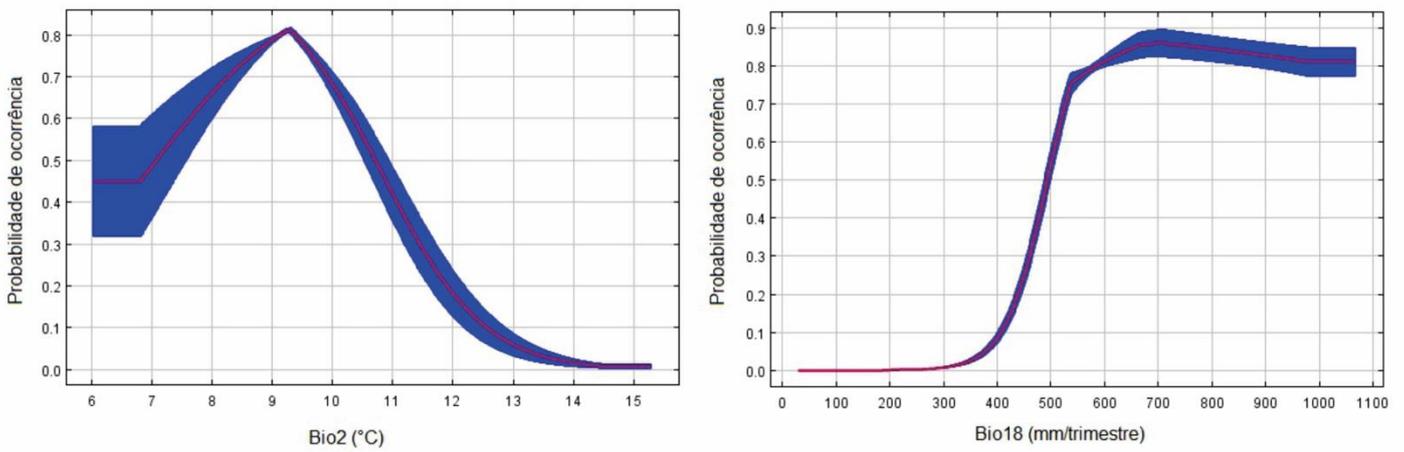


Fig. 2

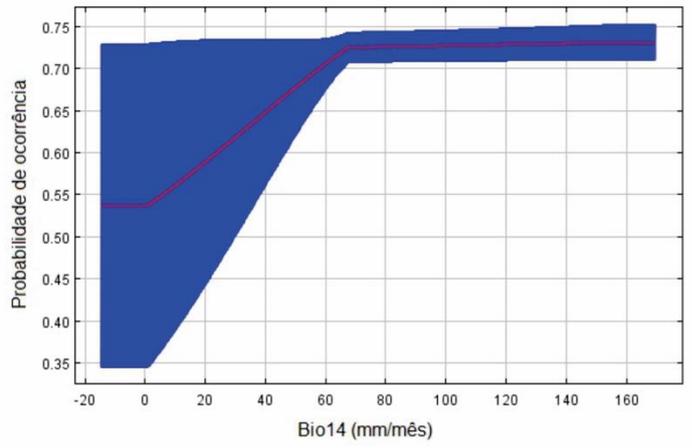
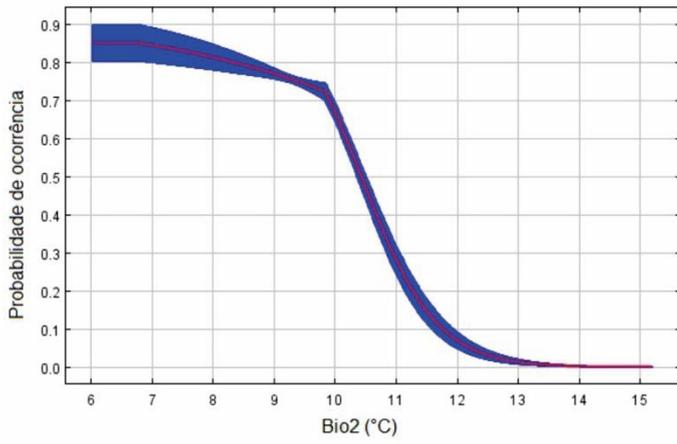


Fig. 3

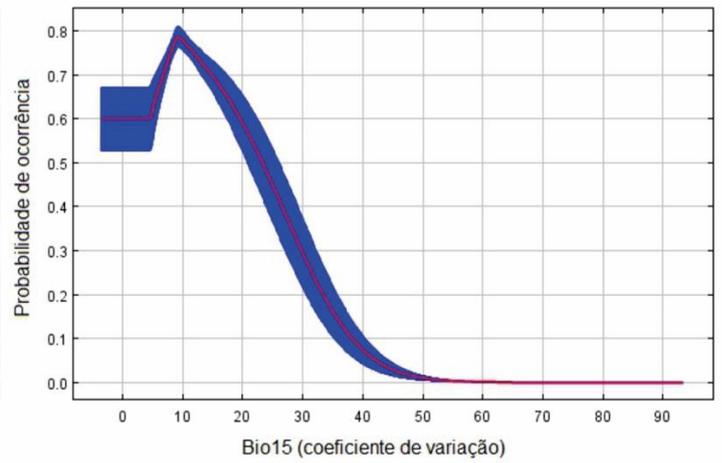
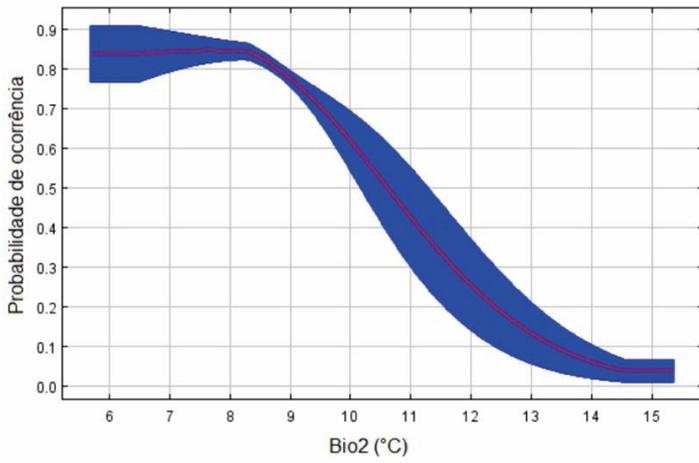


Fig. 4

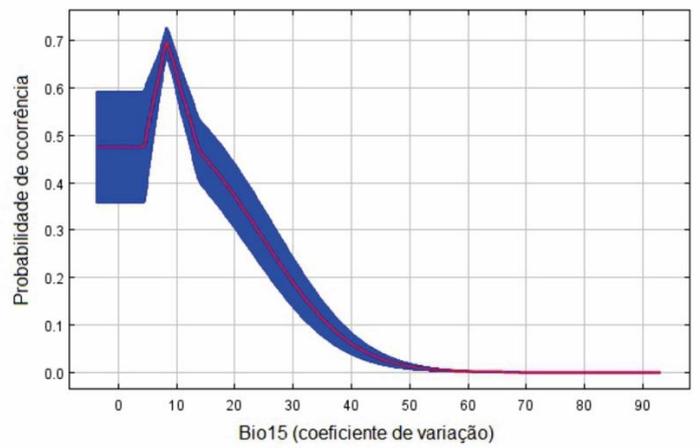
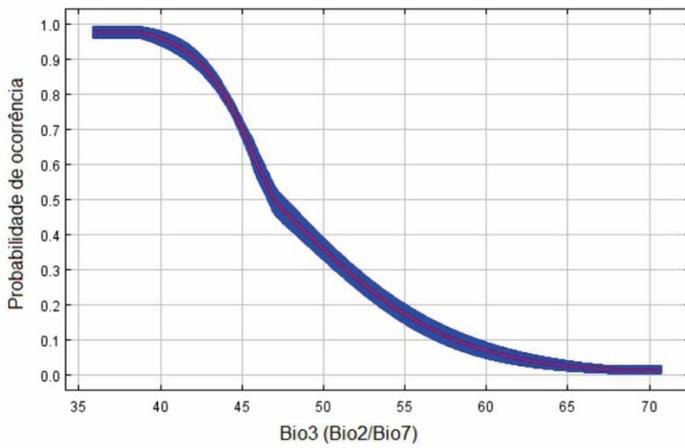


Fig. 5

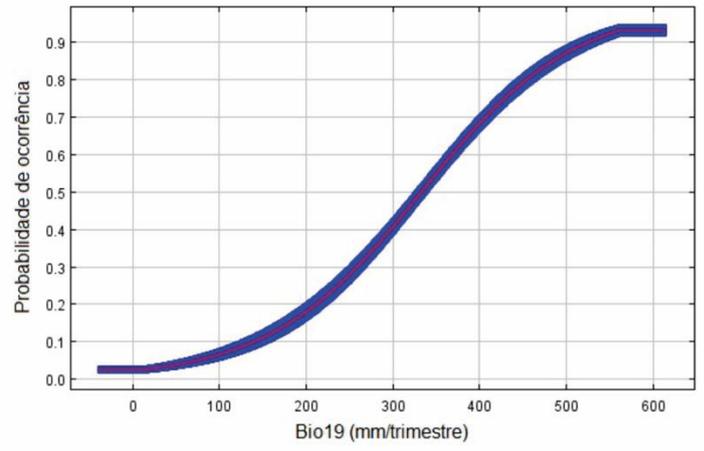
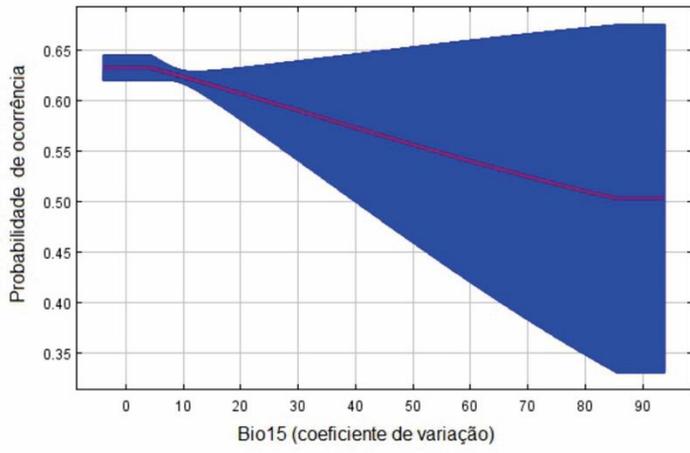


Fig. 6

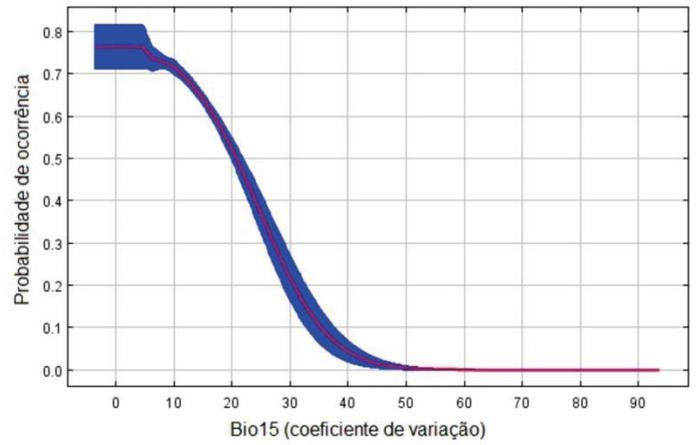
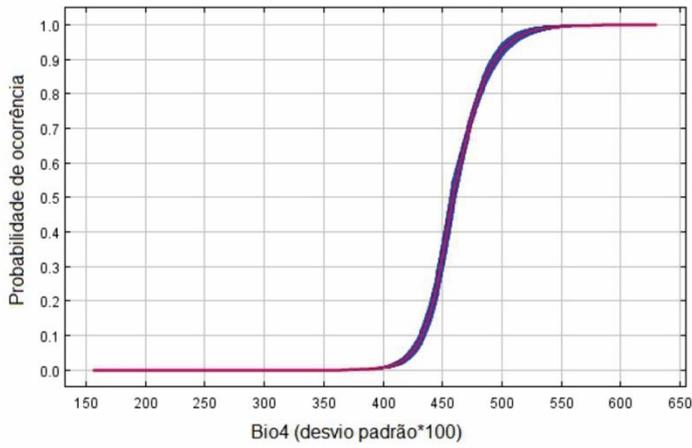


Fig. 7

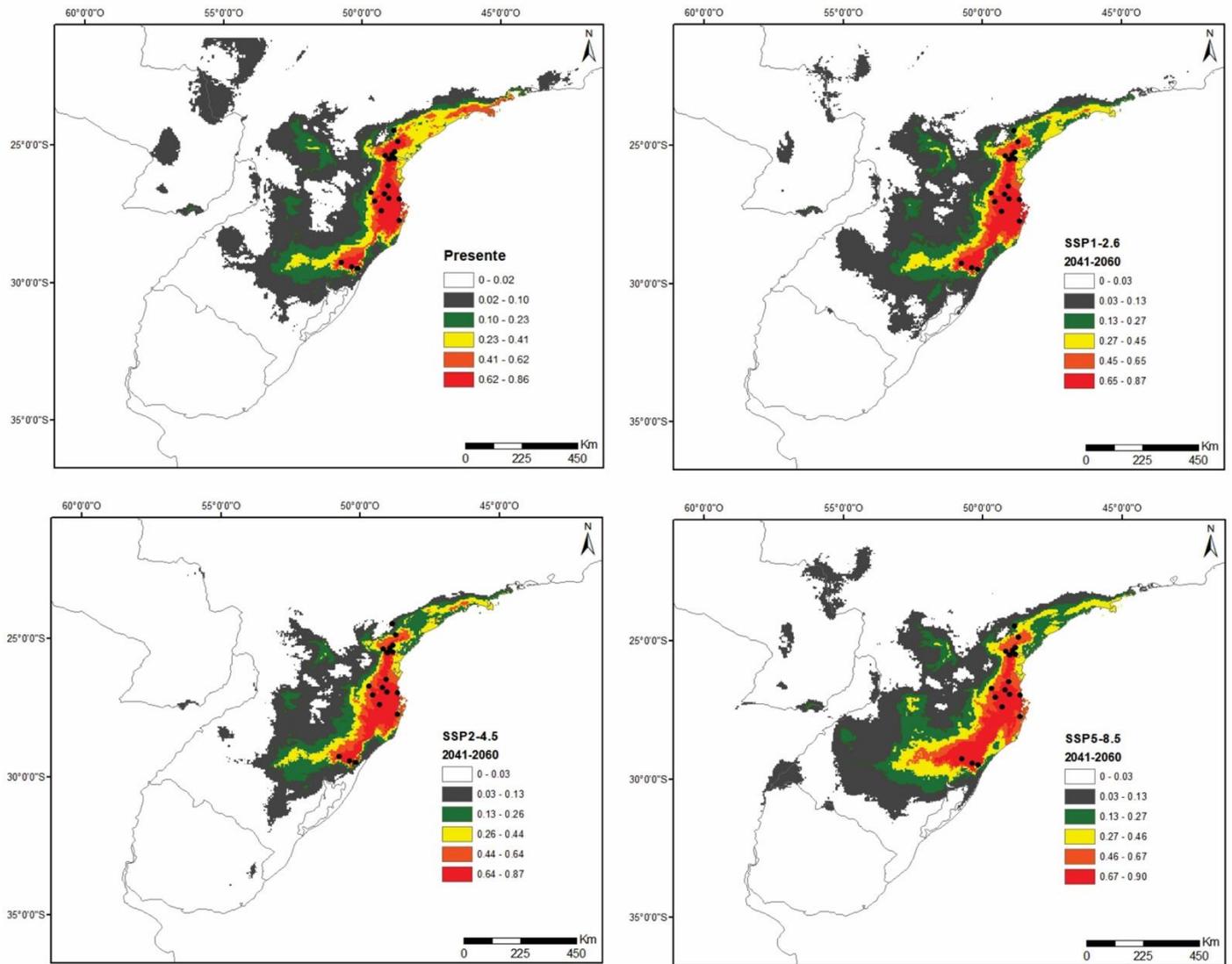


Fig. 8

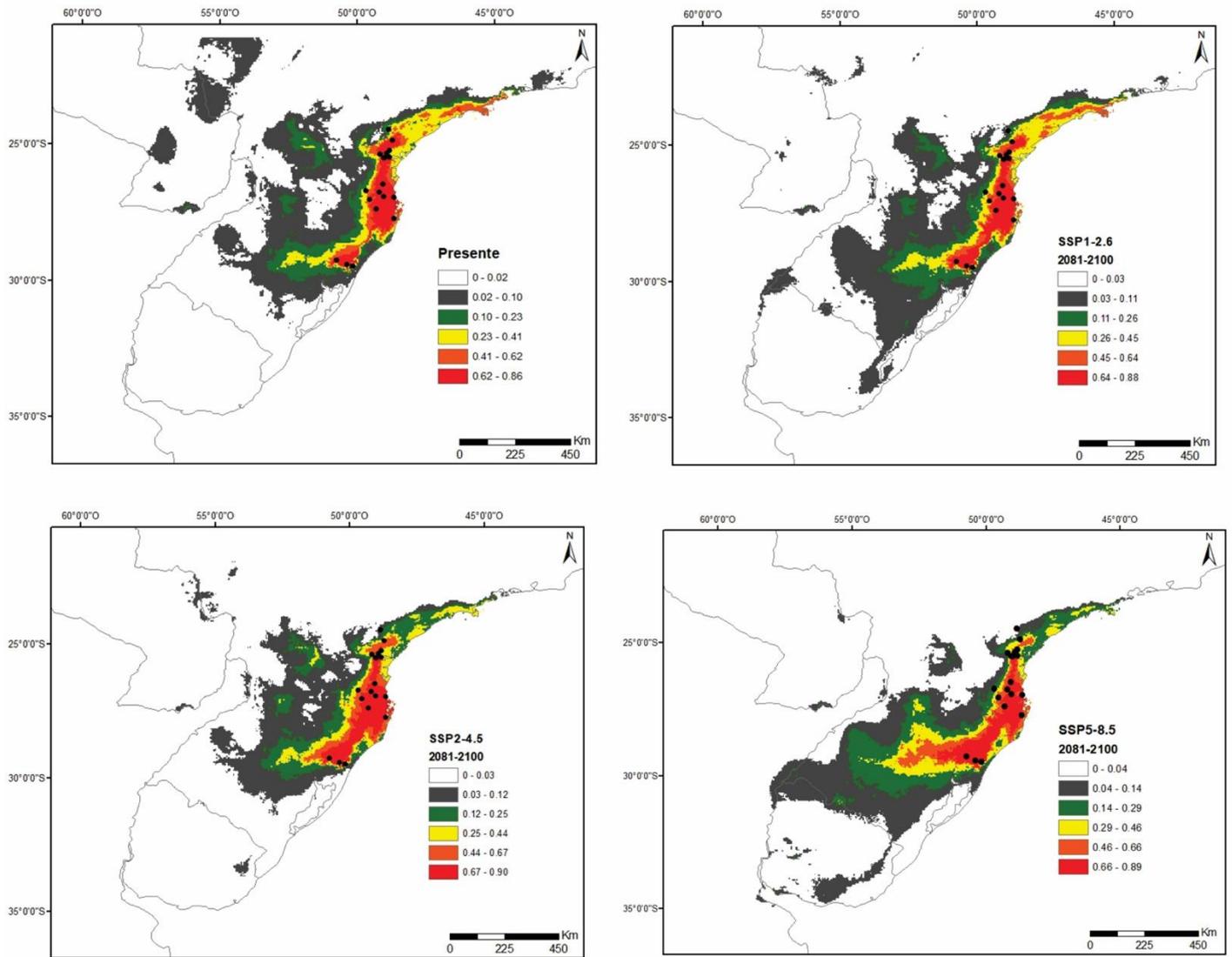


Fig. 9

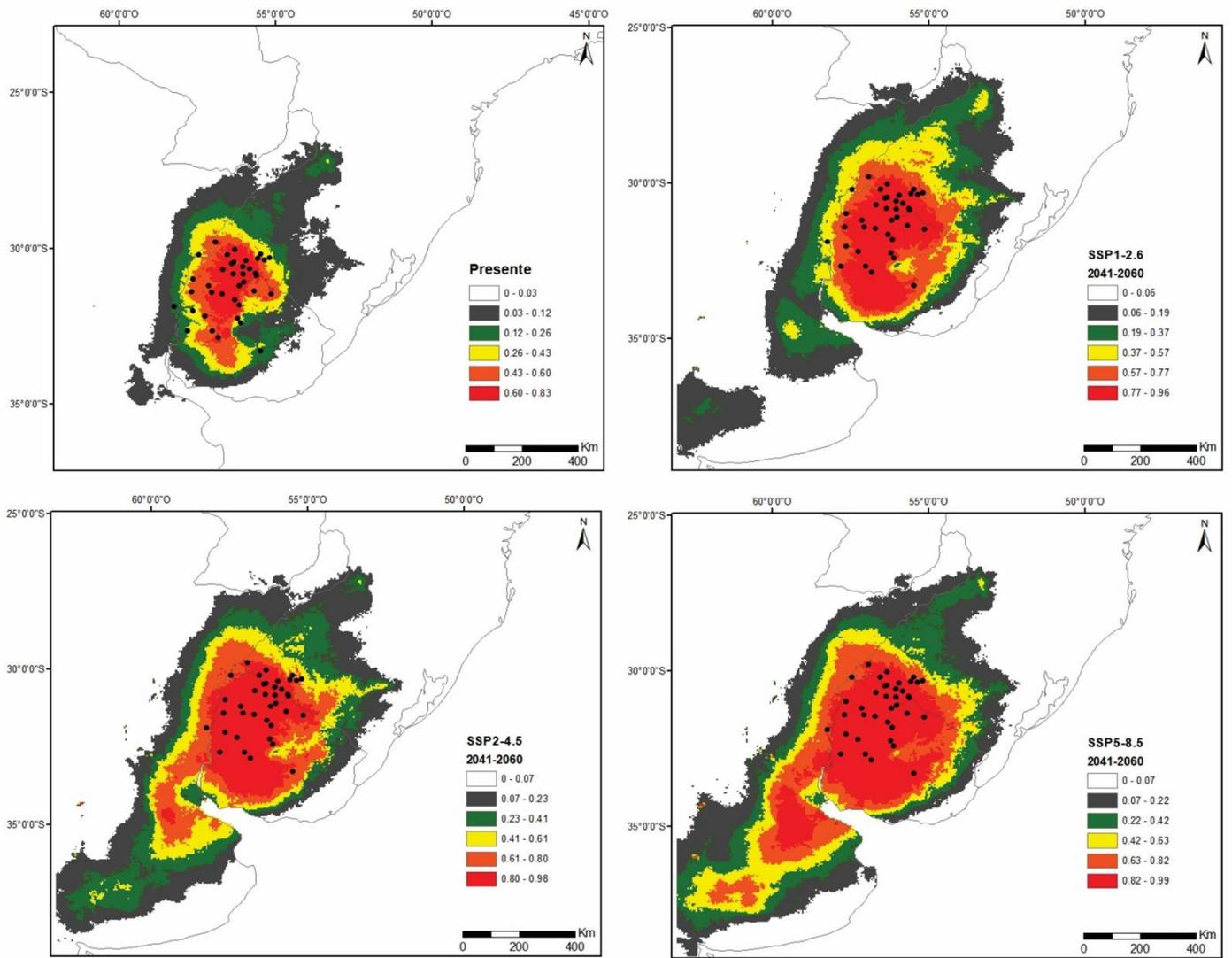


Fig. 10

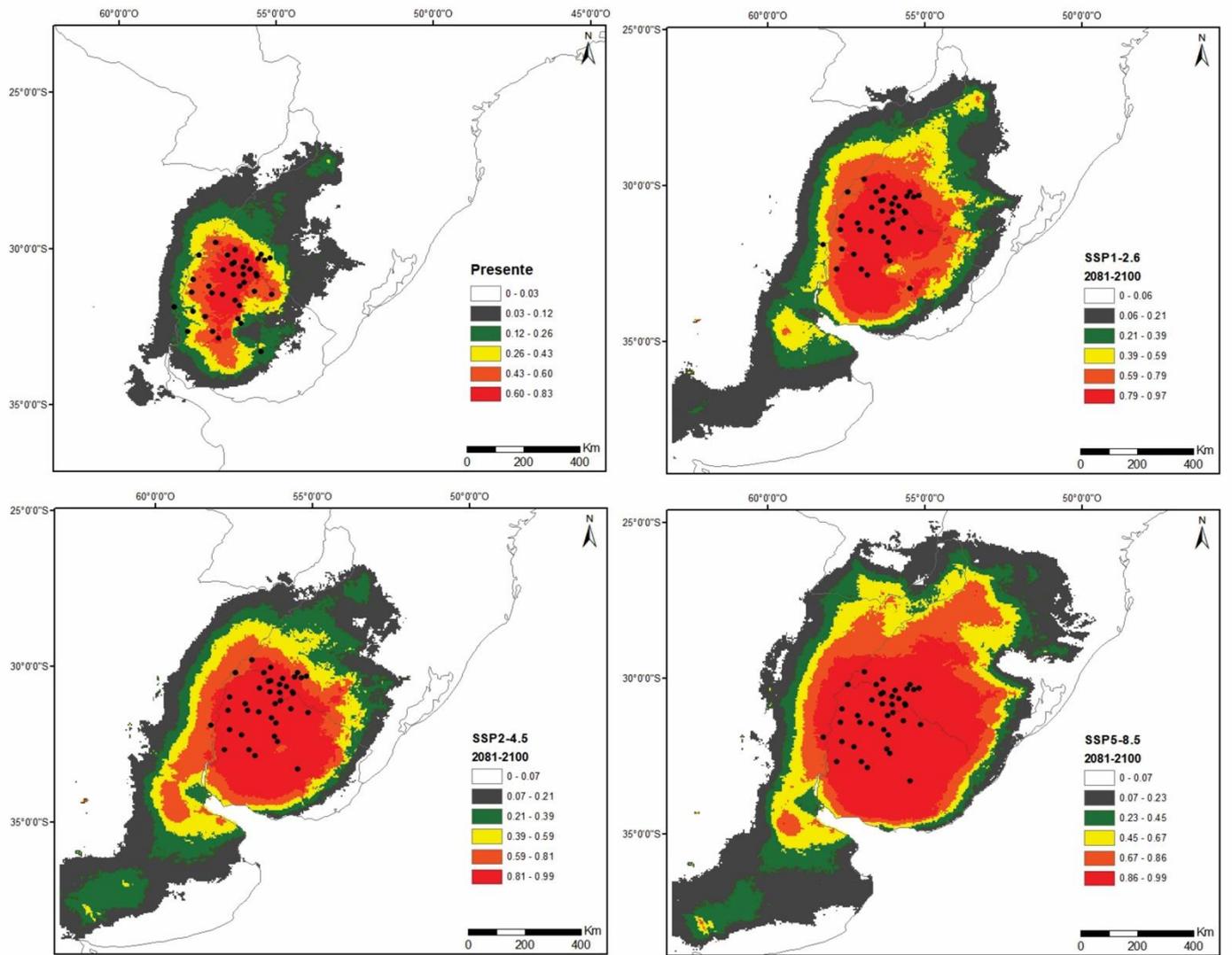


Fig. 11

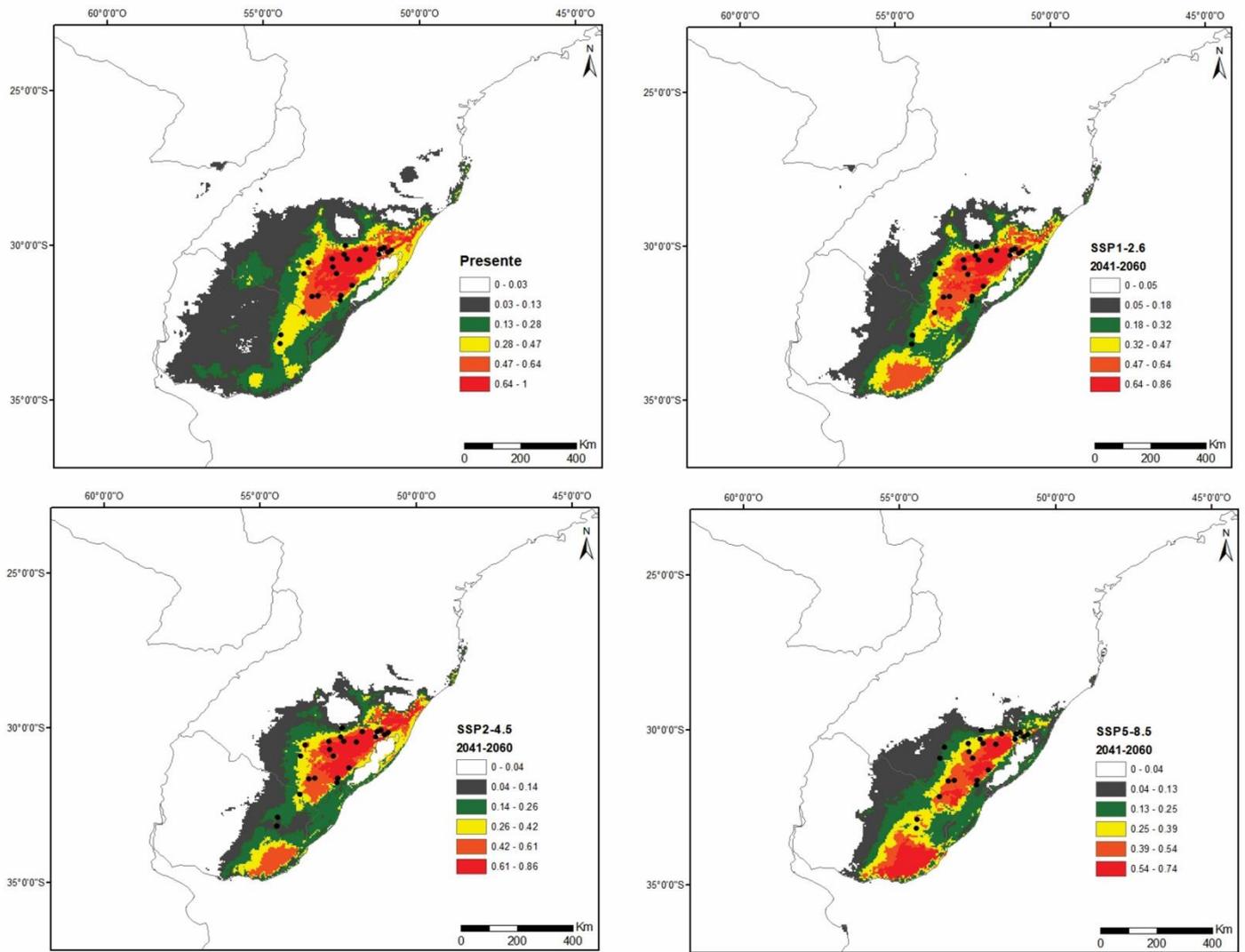


Fig. 12

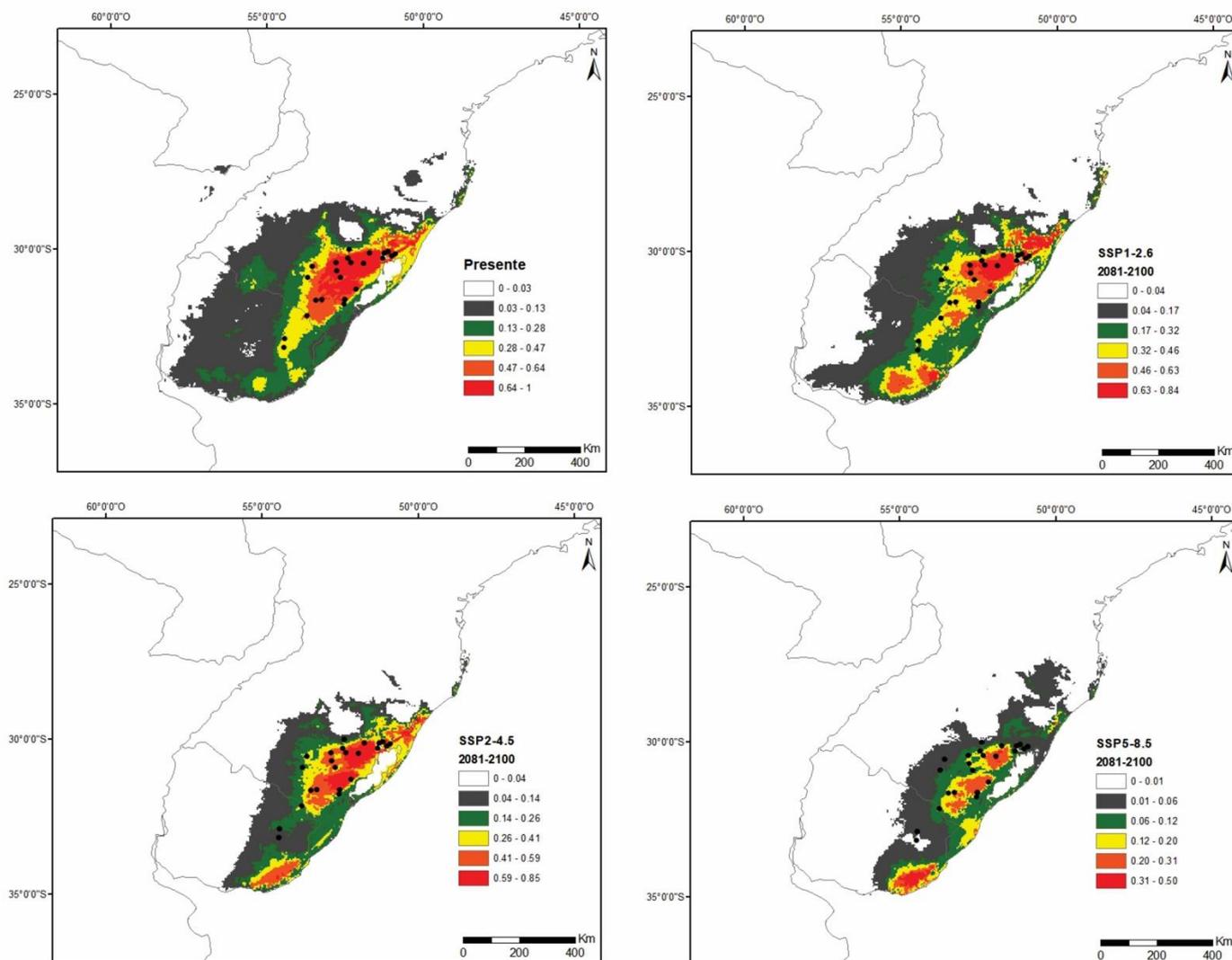


Fig. 13

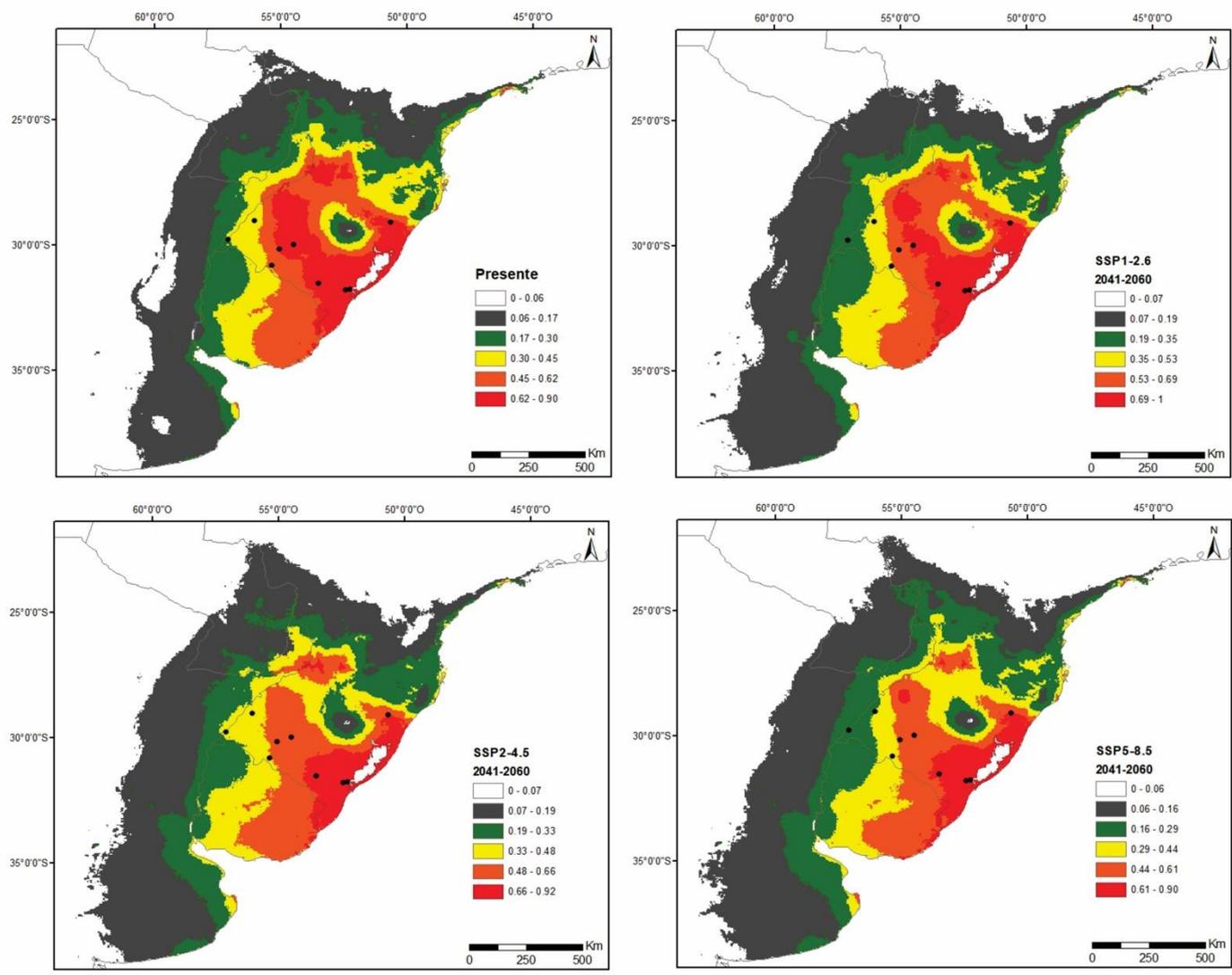


Fig. 14

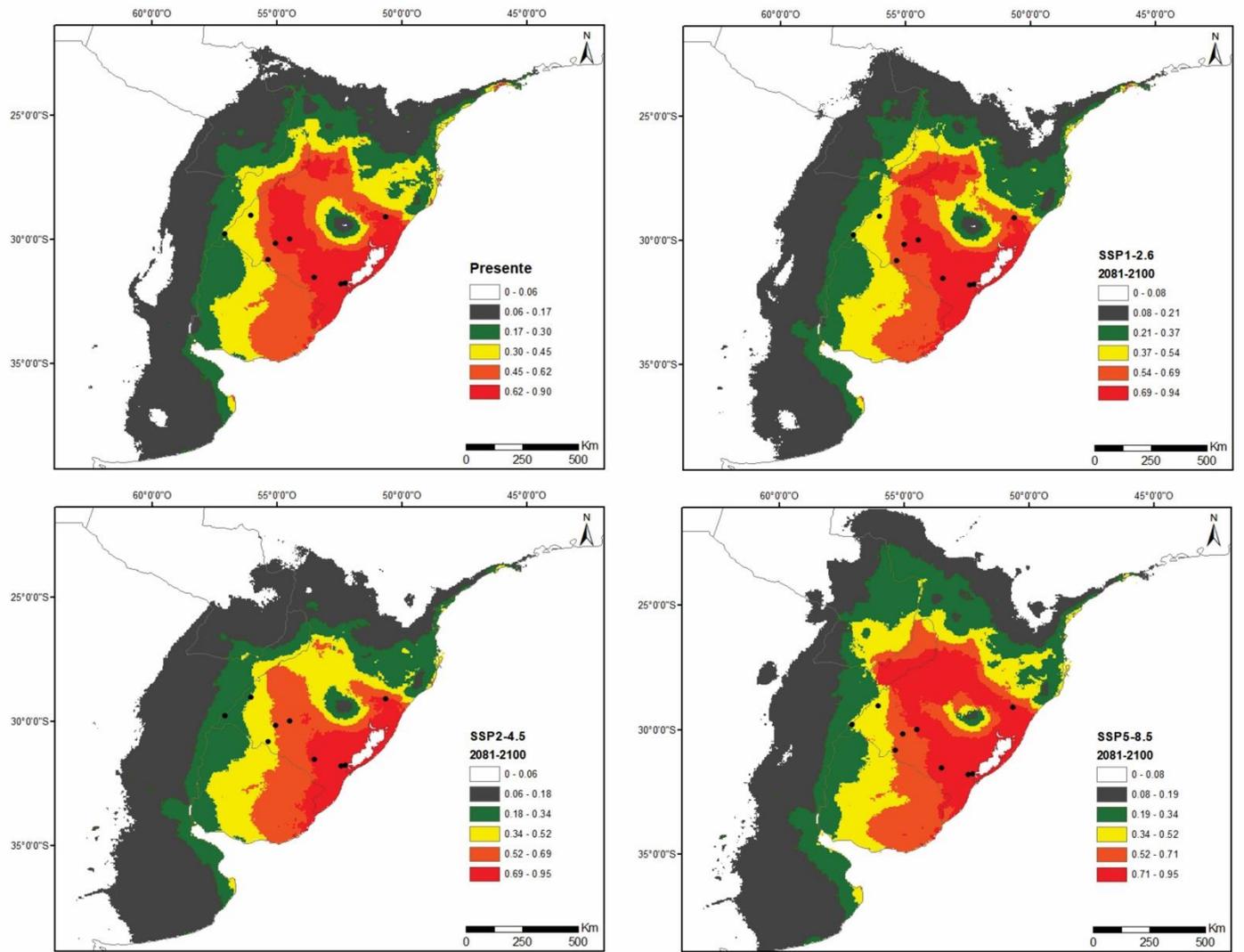


Fig. 15

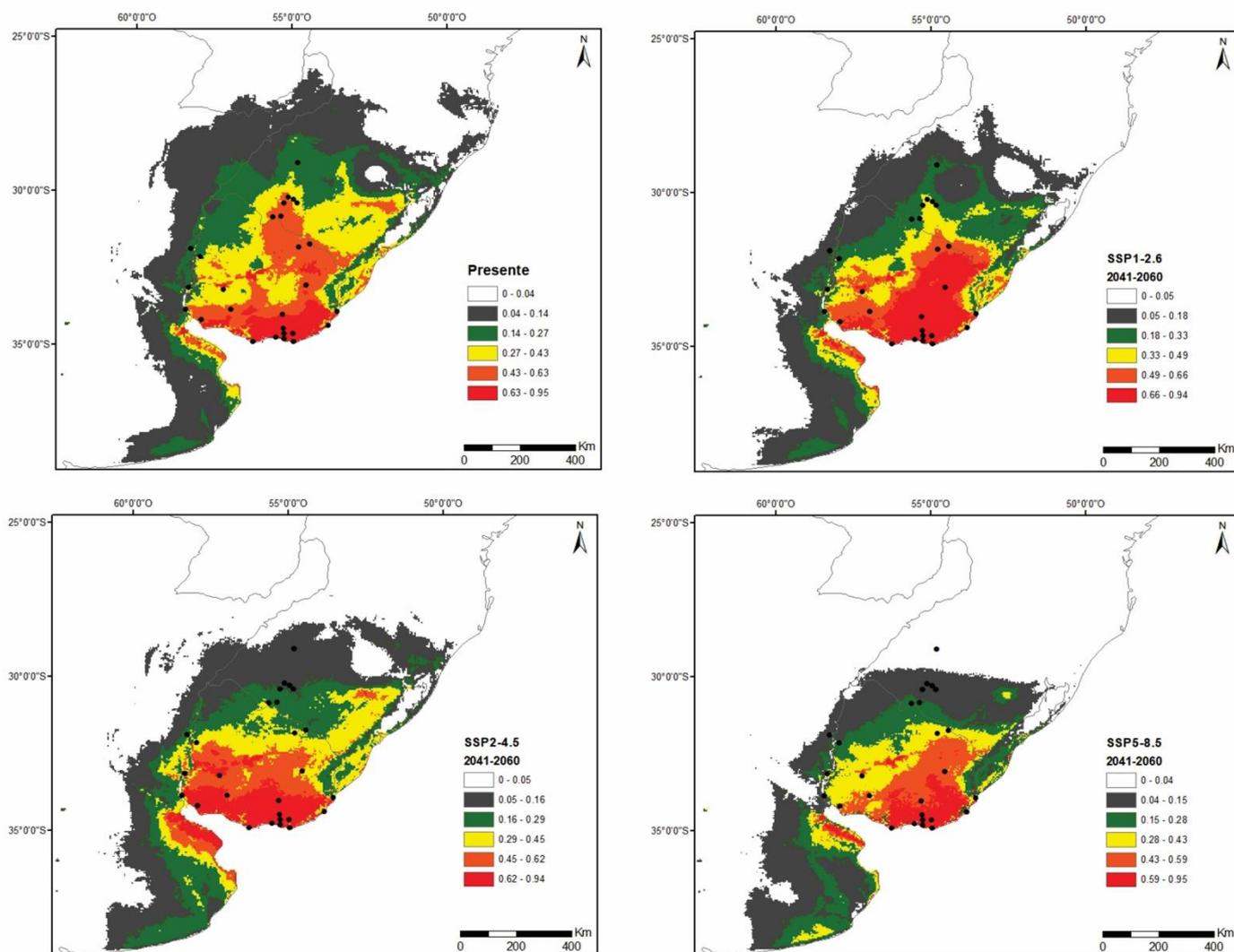


Fig. 16

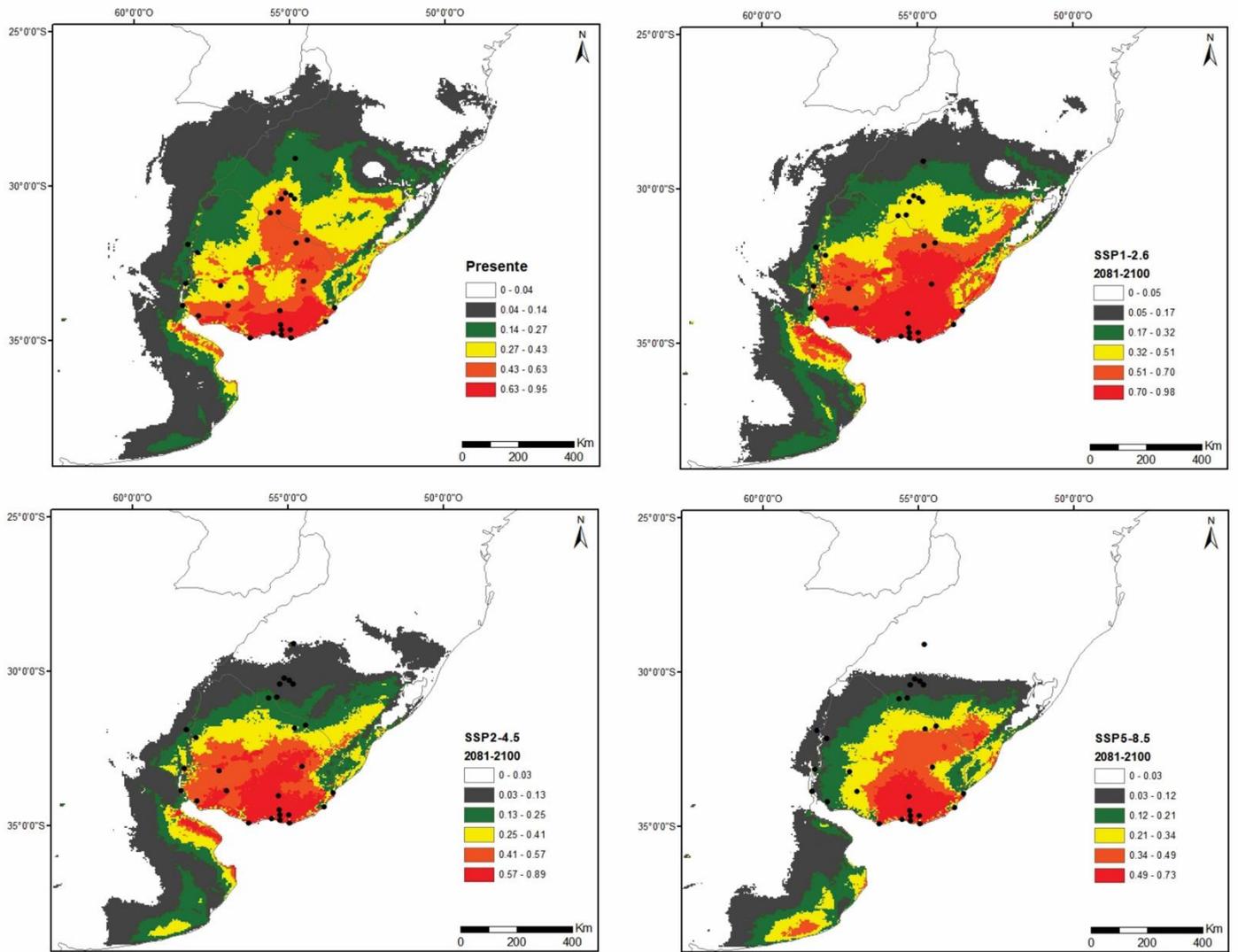


Fig. 17

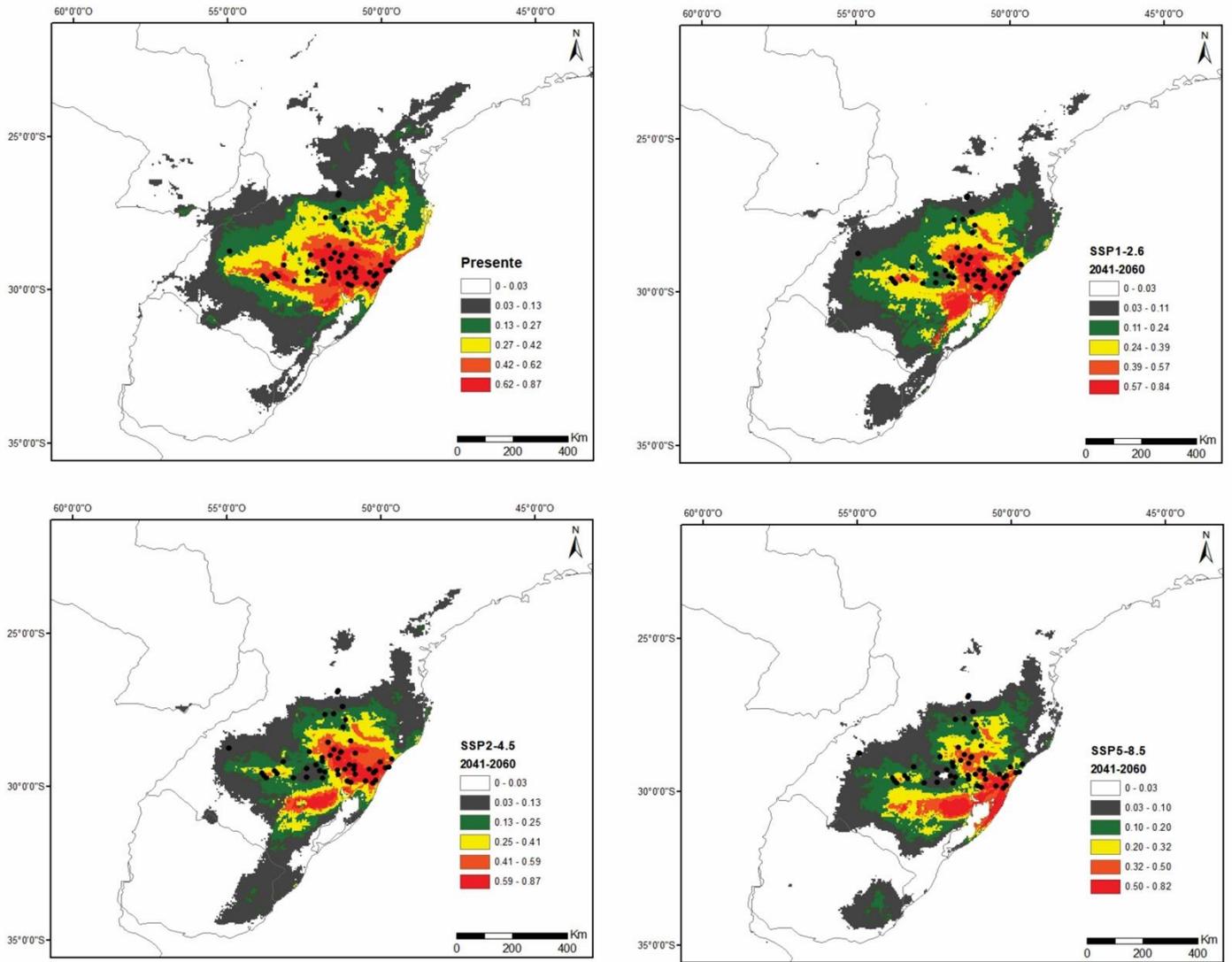


Fig. 18

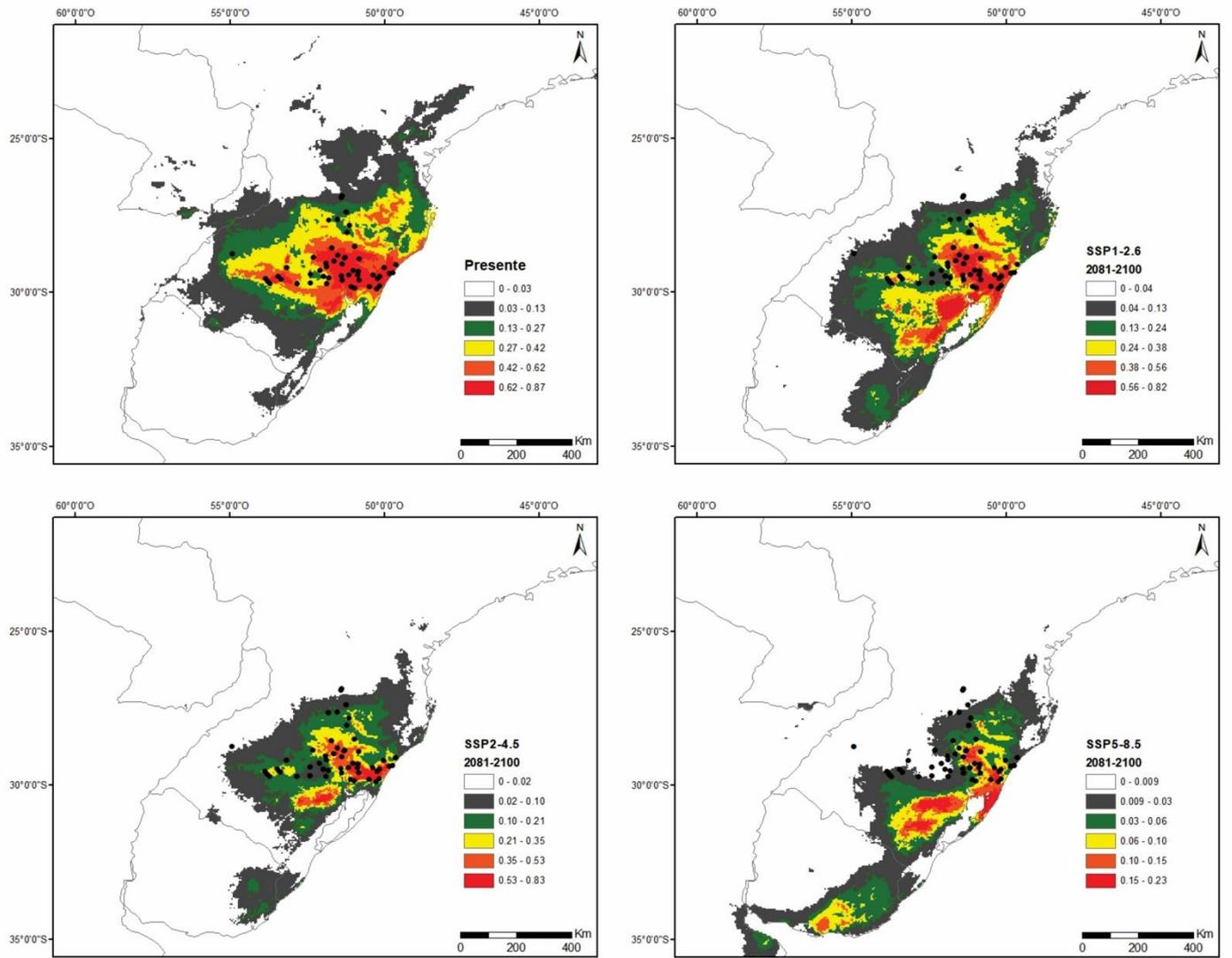


Fig. 19

Tabelas

Tabela 1. Valores médios de AUC, desvio padrão (DP) e porcentagem de contribuição das variáveis bioclimáticas para os modelos de distribuição de cada espécie de *Grammostola*. Bio1 = Temperatura média anual; Bio2 = Oscilação térmica diária; Bio3 = Isotermalidade; Bio4 = Sazonalidade térmica; Bio5 = Temperatura máxima do mês mais quente; Bio6 = Temperatura mínima do mês mais frio; Bio7 = Amplitude térmica anual; Bio8 = Temperatura média do trimestre mais úmido; Bio9 = Temperatura média do trimestre mais seco; Bio10 = Temperatura média do trimestre mais quente; Bio12 = Precipitação anual; Bio13 = Precipitação do mês mais úmido; Bio14 = Precipitação do mês mais seco; Bio15 = Sazonalidade de precipitação; Bio17 = Precipitação do trimestre mais seco; Bio18 = Precipitação do trimestre mais quente; Bio19 = Precipitação do trimestre mais frio; Elev. = Elevação do terreno. “-“ = Variável não utilizada no modelo da espécie.

Espécie	AUC	DP	Bio1	Bio2	Bio3	Bio4	Bio5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio9	Bio10	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio17	Bio18	Bio19	Elev.
<i>G. actaeon</i>	0.98	0.008	0.9	53.2	-	-	0.2	-	0.1	-	-	-	-	-	-	10.8	-	31.6	-	3.2
<i>G. anthracina</i>	0.94	0.03	-	1.6	24	-	-	4.5	-	2	-	-	-	0.7	-	60.9	-	-	-	6.3
<i>G. iheringi</i>	0.97	0.02	-	38.5	11.4	-	3.1	-	-	-	2.1	-	-	3.4	-	36.7	-	-	-	4.7
<i>G. pulchra</i>	0.90	0.07	-	-	11.2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	39.4	-	-	45	1.4
<i>G. quirogai</i>	0.97	0.01	-	-	-	36.1	-	-	-	7.3	5.3	0.8	19.8	-	-	25.3	-	-	-	5.4
<i>Grammostola sp.</i>	0.97	0.01	-	33	-	-	-	-	3.5	-	-	3.4	-	-	39.3	-	5.7	14.5	-	0.5

Tabela 2: Mudanças de extensão das áreas habitáveis projetadas para as espécies de *Grammostola* expressas através das diferenças entre o presente e os intervalos temporais 2041-2060 e 2081-2100 em três possíveis cenários climáticos (SSP1-2.6, SSP2-4.5 e SSP5-8.5). “+” indica incremento e “-” indica decréscimo na extensão das áreas.

Espécie	Presente			Mudanças de extensão das áreas projetadas (Km ²)					
	Pontos de ocorrência	Valor de threshold mínimo	Área habitável (km ²)	SSP1-2.6		SSP2-4.5		SSP5-8.5	
				2041-2060	2081-2100	2041-2060	2081-2100	2041-2060	2081-2100
<i>G. actaeon</i>	21	0.22	81.007	+ 7.154	+ 10.551	- 760	+ 1.477	+ 36.442	+ 31.885
<i>G. anthracina</i>	27	0.19	315.081	- 24.857	+ 44.968	+ 949	- 94.492	- 101.076	- 131.821
<i>G. iheringi</i>	24	0.28	64.566	+ 9.136	+ 338	- 6.351	- 19.624	- 13.737	- 63.030
<i>G. pulchra</i>	9	0.32	466.882	+ 12.830	+ 54.378	- 2.575	- 32.328	- 71.155	+ 118.780
<i>G. quirogai</i>	38	0.19	164.085	+ 247.963	+ 284.870	+ 340.451	+ 355.622	+ 405.190	+ 598.628
<i>Grammostola sp.</i>	51	0.04	304.144	- 66.005	- 17.683	- 79.194	- 153.281	- 104.452	- 249.420

Tabela 3: Sumário das modificações de adequabilidade ambiental dos habitats de diferentes espécies de *Grammostola* sob distintos cenários de mudança climática global (*Shared Socioeconomic Pathways (SSP)*, da esquerda para a direita, do mais otimista ao mais pessimista, ver texto). As simulações cobrem desde as distribuições atuais até simulações de mudança para 2100. Traço (-) representa ausência de efeito notável para aquela espécie.

Cenário Efeito	SSP1-2.6			SSP2-4.5			SSP5-8.5		
	expansão	retração	perda pops.	expansão	retração	perda pops.	expansão	retração	perda pops.
<i>G. actaeon</i>	N; S	-	-	S; NO	O	-	S; O	N	1
<i>G. anthracina</i>	S; L	N	-	S; SO	N	5	S; SO	N; O	8
<i>G. iheringi</i>	S	-	-	S	SO; N; NE	3	S	SO; O; N; L	15
<i>G. pulchra</i>	SO; NO	-	-	S	N; NE	-	NO; SO	N	-
<i>G. quirogai</i>	SO; S; N; NE	-	-	SO; S; SE; N	-	-	SO; S; SE; L; N	-	-
<i>Grammostola sp.</i>	S	N; O	2	S	NO; N	3	S	NO; N	20

Considerações Finais

Este trabalho buscou acessar os possíveis efeitos da mudança climática global sobre a biota sul americana, particularmente sobre um grupo de importantes predadores invertebrados que habitam as zonas de clima subtropical do continente. Pela primeira vez foram apresentados mapas de potencial ocupação de aranhas caranguejeiras, animais que possuem vários aspectos de sua ecologia e biogeografia ainda desconhecidos. Além disso, este estudo colaborou com o conhecimento dos requerimentos de habitats das diferentes espécies, ao revelar os fatores abióticos que são responsáveis pela qualidade dos ambientes que os indivíduos podem ocupar. Entender como os processos de mudanças ambientais podem afetar a distribuição geográfica da adequabilidade habitacional das espécies pode revelar informações importantes sobre a vulnerabilidade dos organismos e seus impactos sobre as comunidades biológicas.

Reconhecemos que a mudança climática global é um processo dinâmico e que o caminho que suas consequências podem tomar depende de uma série de fatores. Além disso, os modelos que tentam prever os padrões climáticos futuros são atualizados constantemente por um número cada vez maior de grupos de pesquisas, fazendo com que os novos resultados possam gerar diferentes respostas para análises de distribuição geográfica das espécies. Ressalta-se ainda que a qualidade dos pontos de ocorrência a serem utilizados também possuem grande influência sobre as respostas encontradas. Apesar do avanço de capacidade das ferramentas de previsão, os resultados obtidos através de análises realizadas com amostras pequenas devem ser interpretados com cautela, como é o caso de *G. pulchra* tratado nesse trabalho. Dessa forma, recomendamos que futuros trabalhos que abordem essa temática procurem utilizar o maior número de modelos climáticos possíveis, bem como uma maior variedade de espécies e diferentes escalas geográficas, testando uma gama de respostas em busca de resultados mais abrangentes. Adicionalmente, sugere-se que os dados de ocorrência sejam obtidos de múltiplas fontes, visando reduzir o viés amostral e os *gaps* existentes na distribuição conhecida das espécies. Nesse cenário, plataformas de ciência cidadã vêm experienciando uma crescente expansão e podem ser uma importante ferramenta nesse processo. Isso pode ser especialmente interessante no caso de animais como essas aranhas, que muitas vezes são conhecidas somente para suas localidades tipo e são organismos difíceis de localizar em campo.

Por fim, encorajamos fortemente a retomada de estudos com esse grupo de aranhas, sobretudo no sul do Brasil. Essa porção do território ainda possui muitos remanescentes naturais e abriga um grande número de espécies. Entretanto, as caranguejeiras têm aparecido somente de forma pontual em trabalhos científicos realizados na região. Ainda resta muito a saber sobre diversos aspectos da história de vida desses

animais. Graças ao seu conjunto de características peculiares, essas aranhas podem ser organismos modelo interessantes para responder diversas perguntas biológicas.

Material complementar

Imagens de referência das espécies utilizadas nesse trabalho. Foto 1: Thales Freitas; Fotos 2-6: Renan Pittella. Escala: 1 cm.



Foto 1: *Grammostola actaeon*. A espécie pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho entre 16-18 cm, corpo recoberto por pilosidade de coloração preta conferindo-lhe aspecto aveludado e abdômen com longas cerdas de coloração avermelhada. Exceto pelo aspecto mais delgado dos machos e pelas estruturas reprodutivas, não há dimorfismo sexual entre ambos os sexos.



Foto 2: *Grammostola anthracina*. A espécie pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho de aproximadamente 14 cm, corpo recoberto por pilosidade de coloração marrom e cerdas alongadas na região ventral de coloração vermelho alaranjadas. Exceto pelo aspecto mais delgado dos machos e pelas estruturas reprodutivas, não há dimorfismo sexual entre ambos os sexos.



Foto 3: *Grammostola iheringi*. A espécie pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho de aproximadamente 18 cm, corpo recoberto por pilosidade de coloração preta, cefalotórax com cerdas de coloração prateada conferindo-lhe um aspecto de brilho, cerdas um pouco mais longas e claras (amareladas) distribuídas pelas pernas e abdômen, 2 linhas longitudinais bem marcadas nas patelas. Exceto pelo aspecto mais delgado dos machos e pelas estruturas reprodutivas, não há dimorfismo sexual entre ambos os sexos.



Foto 4: *Grammostola pulchra*. A espécie pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho entre 8-10 cm, corpo recoberto por pilosidade de coloração acinzentada, com longas cerdas de pontas claras recobrendo todo corpo e conferindo-lhe um aspecto “grisalho”. Exceto pelo aspecto mais delgado dos machos e pelas estruturas reprodutivas, não há dimorfismo sexual entre ambos os sexos.



Foto 5: *Grammostola quirogai*. A espécie pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho de aproximadamente 15 cm, corpo inteiramente recoberto por pilosidade de coloração preta, cerdas curtas acinzentadas recobrindo as pernas e o abdômen. Exceto pelo aspecto mais delgado dos machos e pelas estruturas reprodutivas, não há dimorfismo sexual entre ambos os sexos.



Foto 6: *Grammostola* sp. Esse táxon corresponde ao que foi originalmente descrito como *Grammostola longimana* (Mello-Leitão, 1921), posteriormente sinonimizado de forma duvidosa por Bucherl (1951) à *G. anthracina*, espécie da qual claramente difere (ver Foto 2). Entretanto, preferimos não atribuir nenhum epíteto específico nesse trabalho, até que uma revisão taxonômica do gênero *Grammostola* seja publicada. Pode ser reconhecida pelo seguinte conjunto de características macroscópicas: tamanho entre 23-25 cm, cefalotórax recoberto por cerdas de coloração prateada, pernas e abdômen recobertos por pilosidade cinza escura e densamente cobertos por longas cerdas esbranquiçadas, 2 linhas longitudinais bem marcadas nas patelas. Além do corpo mais delgado e dos caracteres sexuais, os machos apresentam o primeiro par de pernas mais longos que os demais, caractere não observado nas fêmeas.