



Universidade de Brasília
Instituto de Biologia
Departamento de Ecologia

Expansão do pardal no Brasil: genética e parasitismo

Marcos Robalinho Lima

Orientadora: Regina H. F. Macedo

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito para a obtenção do grau de Doutor em Ecologia

Brasília –DF

2012



Tese de Doutorado

MARCOS ROBALINHO LIMA

Título:

“Expansão do pardal no Brasil: genética e parasitismo”.

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Presidente / Orientadora
ZOO/UnB

Profa. Dra. Rosana Tidon
Membro Titular
UnB/GEM

Profa. Dra. Lilian Gimenes Giugliano
Membro Titular
UnB/GEM

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Membro Titular
UnB/ZOO

Profa. Dra. Maria Alice dos Santos Alves
Membro Titular
UERJ

Prof. Dr. Felipe Malheiros Gawryszewski
Membro Suplente

Brasília, 24 de julho de 2012.

Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de agradecer a minha família pela força durante todo o período de graduação e pós-graduação, principalmente aos meus pais que também ajudaram a “paitrocinar” a tese. Um agradecimento especial a minha amada esposa Adriana (vulgo pequena) que me aguentou durante todo esse tempo de bom humor e com muito carinho, principalmente nos períodos mais sombrios da tese (que foram muitos), sem contar o ano de frio que ela passou na Suécia!

Agradeço aos meus colegas e amigos de laboratórios, muitos dos quais já formaram ou estão prestes a se tornarem mestres ou doutores. São eles Debora Goedert, Rafael Maia, Raphael Igor, Lilian Manica, Eduardo Santos, Paula Sicsu, Alexandre Dias, João Vitor e Daniel Paz. Agradeço também a galera da Lund University Asghar Aakash, Max, Elin Peterson, Maja Tarka, Jane Jönsson e Keith Larson pelos cafés e bons momentos científicos em Lund.

Agradeço Daniel Diniz (vulgo Ajax) que teve participação fundamental nesse trabalho, inclusive na hora de encarar armas alheias sendo apontadas para nós durante o trabalho de campo e mantendo o bom humor sempre, sem contar as discussões filosóficas. Agraço também ao Alan Fecchio pelas análises de lâminas de parasita e ao Matheus Andreozzi (vulgo Totinhas) que me ajudou na última expedição de campo. Agradeço também o Carlão e o lubatan e Alan Fecchio pelas conversas e projetos paralelos que fizemos durante o período do doutorado.

Agradeço a Tia Daisy pelas aulas de português quando pequeno e pelas correções gramaticais de minha tese. Agradeço a minha esposa pela revisão do texto.

Agradeço a todos os amigos que nos ajudam a pensar em outras coisas que não a tese nos momentos livres são eles: Daniel Madsen, Tiago Barros, André Coelho, Daniel Diniz, Alexandre Avelino, Marcos Patrício, Stefano Aires, Leandro Campos, Flávio Dourado, Rodrigo Almeida, Patrícia Loraine, Paulo Rená e muitos outros. Agradecimentos especiais a Sérgio Henrique Collaço que nos acolheu (eu e minha esposa) em sua casa após a nossa volta da Suécia e ao Hélio Marcos que está com a nossa mudança internacional até hoje em sua casa! Agradeço os Brasucas de Lund Juninho e Ricardo e o maluco do Juhan e as meninas do Komvux que tiveram esta função na Suécia. Agradeço também a Maria Antônia por organizar o caos da nossa casa e pelo o seu bom humor matinal.

Agradeço especialmente a professora Regina Macedo, que me orienta desde dos tempos mais primórdios de graduação, por todo o seu investimento e estímulo. Sua contribuição ao longo de todo o tempo fez uma grande diferença para o meu conhecimento e formação de pesquisador, espero agora conseguir passar este conhecimento a futuros graduandos e pós-graduados de biologia.

Agradeço o professor Staffan Bensch da Lund University por ter me recebido em seu grupo de pesquisa e por todo o seu investimento durante o meu tempo na Suécia. Também agradeço Thaís L. F. Martins pelo o seu

incentivo e ponta pé inicial para eu iniciar esse projeto de doutorado. Senão fosse ela com certeza não estaria trabalhando com pardais.

Também gostaria de agradecer dois professores que foram fundamentais para minha formação durante a graduação e durante o mestrado. São eles a professora Cynthia Kyaw da UnB onde estagiei por mais de 4 anos em seu laboratório e aprendi muito sobre métodos laboratoriais e de pesquisa e o professor Jeff Graves da University of St. Andrews que me ensinou muita coisa durante meu mestrado.

Agradeço ao PPG em Ecologia especialmente o professor John Hay e a professora Ivone Diniz. Agradeço também o CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) e a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelas bolsas concedidas no Brasil e no exterior (Proc N°: BEX 5066/10-7) e a British Ecological Society (BES).

Agradeço os professores e doutores Miguel Marini, Rosana Tidon, Lilian Giugliano, Maria Alice dos Santos Alves e Felipe Gawryszewski por terem aceitado o convite de participar de minha banca e por suas sugestões.

Sumário

| | |
|---------------|------|
| Resumo..... | xv |
| Abstract..... | xvii |

Capítulo 1: Homogeneização Biótica e o Processo de Introdução de Espécies

| | |
|---|-----------|
| Introdução..... | 2 |
| Homogeneização biótica..... | 4 |
| Como medir homogeneização biótica..... | 6 |
| Mecanismo ecológico da homogeneização biótica..... | 7 |
| Consequências ecológicas e evolutivas da homogeneização biótica..... | 7 |
| O processo de introdução de espécies exóticas..... | 10 |
| O que prevê uma invasão bem sucedida..... | 13 |
| O pardal, <i>Passer domesticus</i>, como modelo de estudo..... | 15 |
| Referências..... | 19 |

Capítulo 2: Divergência Genética e Morfométrica do Pardal (*Passer domesticus*) durante o seu Processo de Invasão no Brasil

| | |
|---|-----------|
| Abstract..... | 28 |
| Resumo..... | 29 |
| Introdução..... | 30 |
| Materiais e Métodos..... | 35 |
| <i>Populações amostradas.....</i> | <i>35</i> |
| <i>Procedimentos laboratoriais.....</i> | <i>36</i> |
| <i>Condições dos ciclos de PCR.....</i> | <i>37</i> |
| <i>Levantamento dos genótipos.....</i> | <i>38</i> |
| <i>Diversidade genética.....</i> | <i>40</i> |
| <i>Estrutura populacional.....</i> | <i>42</i> |
| <i>Análises fenotípicas.....</i> | <i>44</i> |

| | |
|--|----|
| Resultados | 46 |
| <i>Impacto da introdução na diversidade genética</i> | 46 |
| <i>Diferenciação genética populacional</i> | 50 |
| <i>Diferenciação morfométrica no Brasil</i> | 52 |
| Discussão | 57 |
| <i>Diversidade genética</i> | 59 |
| <i>Diferenciação genética populacional dos pardais no Brasil</i> | 61 |
| <i>Diferenciação morfométrica do pardal no Brasil</i> | 63 |
| <i>Conclusões</i> | 66 |
| Referências | 67 |

Capítulo 3: Baixa Prevalência de Malária Aviária nas Populações Introduzidas de Pardais (*Passer domesticus*) no Brasil: Evidência para o Escape de Inimigos

| | |
|--------------------------------------|----|
| Abstract | 77 |
| Resumo | 77 |
| Introdução | 78 |
| Materiais e Métodos | 81 |
| <i>Amostragem sanguínea</i> | 82 |
| <i>Microscopia</i> | 82 |
| <i>Análise molecular</i> | 83 |
| <i>Análises estatísticas</i> | 84 |
| Resultados | 87 |
| <i>Prevalência de parasita</i> | 87 |
| <i>Intensidade de infecção</i> | 87 |
| Discussão | 90 |
| Referências | 95 |

Capítulo 4: Evidência de Conservação de Nicho durante a Expansão de uma Espécie Invasora: Entendendo o que Limita a Distribuição de uma Espécie

| | |
|--|-----|
| Abstract | 102 |
| Resumo | 102 |
| Introdução | 103 |
| Materiais e Métodos | 109 |
| <i>Espécie de estudo</i> | 109 |
| <i>Dados de ocorrência de pardal</i> | 110 |
| <i>Variáveis ambientais</i> | 111 |
| <i>Abordagem de modelagem</i> | 111 |
| <i>MDE da região nativa projetado na região em que a espécie foi introduzida</i> | 112 |
| <i>Expansão do pardal</i> | 113 |
| <i>Comparação de nichos durante a expansão do pardal no Brasil</i> | 116 |
| <i>Comparações dos nichos da Europa e do Brasil</i> | 117 |
| <i>Análises morfométricas</i> | 118 |
| Resultados | 123 |
| <i>Projeção do MDE da região nativa na região introduzida</i> | 123 |
| <i>Expansão do pardal no Brasil</i> | 124 |
| <i>Divergência de nicho durante a expansão do pardal e entre as regiões nativa e introduzida</i> | 130 |
| <i>Diferenciação morfológica</i> | 134 |
| Discussão | 136 |
| <i>Expansão do pardal na região em que foi introduzida</i> | 138 |
| <i>Similaridade de nicho na região em que o pardal foi introduzido</i> | 140 |
| <i>Adaptação à novos ambientes</i> | 142 |
| <i>Conclusão</i> | 144 |
| Referências | 145 |

Capítulo 5: Considerações Finais

| | |
|--|------------|
| Comércio global e o motivo da introdução dos pardais no Brasil..... | 153 |
| O paradoxo da invasão com ênfase no pardal no Brasil..... | 155 |
| Estudos futuros..... | 161 |
| Referências..... | 163 |

Lista de Figuras

Figura 1.1: Representação de Homogeneização Biótica (HB; adaptada de Olden 2006) devido à introdução de espécies (cenário acima, espécies exóticas E1 e E2 são introduzidas) e extinção de espécies locais (cenário abaixo, espécies nativas N2 e N8 extintas). Os círculos azuis são os conjuntos de espécies nas comunidades (A, B e C), onde nativas são representadas pela letra N (em branco) e exóticas pela letra E (em vermelho). Os valores indicam o grau de similaridade calculado pelo índice de Jaccard, sendo o valor sublinhado, em negrito, a similaridade média entre as comunidades. Portanto, a homogeneização pode ocorrer de três maneiras: 1) apenas com introdução de espécies; 2) apenas com extinções de espécies locais; e 3) introdução e extinção. Quando a HB ocorre tanto com a introdução e extinção de espécies ela é maior (14% de homogeneização; de 0,31 a 0,45), e quando há apenas introdução ou extinção, a HB é menor (7% de homogeneização; de 0,31 a 0,38). Portanto, o processo de HB por introdução e extinção de espécies tem um efeito maior quando comparado ao processo de HB que ocorre por apenas uma das vias. Perceba que o processo de HB ocorre com o aumento da riqueza *alpha* mas podendo haver perda da riqueza *beta* (veja tabela), principalmente quando há tanto a introdução de espécies exóticas como extinção de espécies locais.....8

Figura 1.2: As diferentes etapas que as espécies introduzidas precisam passar antes de se tornarem invasoras, junto com perguntas que são relevantes ao estudo de ecologia de populações e evolução contemporânea. Figura adaptada de Sakai *et al.* (2001) e Colautti & MacIsaac (2004). Perguntas adaptadas de Sakai *et al.* (2001), Simberloff (2009) e Alexander & Edwards (2010).....11

Figura 2.1: Mapa do Brasil com as localidades amostradas e local onde o pardal (*Passer domesticus*) foi inicialmente solto em 1905-1906..... 36

Figura 2.2: Estimativas par-a-par de F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984) calculadas usando FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 1995) com relação à distância geográfica em km entre as populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (A); e média harmônica de D_{est} par-a-par calculada usando SMOGD (Crawford, 2010) com relação à distância geográfica em km entre as populações de pardais do Brasil (B).....52

Figura 2.3: Correlações significativas, testes de Mantel com 1000 randomizações, entre distância em km e divergência fenotípica (P_{ST}) de fêmeas de pardais (*Passer domesticus*) do Brasil para as seguintes características: (A) comprimento de bico, r de Mantel = 0,52, p = 0,039; (B) brilho do peito, r de Mantel = 0,40, p = 0,048; e (C) UV-chroma do peito, r de Mantel = 0,82, p = 0,003; e correlações significativas entre diferenciação genética medida pela média harmônica de Jost (D_{est}) e divergência fenotípica (P_{ST}) de fêmeas de pardais do Brasil para as seguintes características: (D) comprimento de asa, r de Mantel = 0,45, p = 0,027; (E) altura do bico, r de Mantel = 0,72, p = 0,008; e (F) comprimento da cauda, r de Mantel = 0,47, p = 0,050.....54

| | |
|---|-----|
| Figura 2.4: Média de divergência fenotípica (F_{ST}) par-a-par e intervalo de confiança de 95% para: fêmeas (A) e machos (B). Linha preta representa o valor global de F_{ST} para seis populações de pardal (<i>Passer domesticus</i>) do Brasil e linhas pontilhadas representam o intervalo de confiança de 95%. F_{ST} foi calculado usando FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995)..... | 56 |
| Figura 2.5: Distribuição das seis populações de pardal (<i>Passer domesticus</i>) amostradas no espaço multivariado morfológico das funções discriminantes para: fêmeas (A) e machos (B). Para localidades veja Figura 2.1..... | 58 |
| Figura 3.1: Gel de agarose mostrando os resultados de uma PCR <i>nested</i> para detecção de malária aviária em pardais e espécies de aves nativas do Brasil. Na esquerda encontra-se o marcador molecular (sistema de secreção do tipo III para <i>Escherichia coli</i> ; Kyaw <i>et al.</i> , 2003). A banda específica do <i>Plasmodium/Haemoproteus</i> é de aproximadamente 520 pb. A ave 1 é positiva para malária aviária. As aves 2, 3 e 4 são negativas para malária aviária. A ave 5 é o controle positivo, DNA de um indivíduo identificado como infectado por microscopia. Poço 6 é o controle negativo (água)..... | 85 |
| Figura 3.2: Proporção de indivíduos de pardal (<i>Passer domesticus</i>) infectados e não infectados com <i>Plasmodium/Haemoproteus</i> na sua região nativa (Espanha e Europa Ocidental) e no Brasil (região introduzida). Dados de infecção de pardais da Espanha (N = 44) e Europa Ocidental (N = 1132) oriundos de Navarro <i>et al.</i> (2003) e Peirce (1981), respectivamente..... | 90 |
| Figura 4.1: Mapa do Brasil mostrando a área ocupada pelo pardal (<i>Passer domesticus</i>) em intervalos de 10 anos, a direção de expansão dos pardais em intervalos de 10 anos e as localidades onde pardais foram amostrados em 2007..... | 114 |
| Figura 4.2: Distribuição potencial do pardal (<i>Passer domesticus</i>) na região nativa da Europa usando o MAXENT como ferramenta para modelar o nicho ambiental da espécie com dados de ocorrência para Europa e dados ambientais limitados ao continente Europeu. A probabilidade de ocorrência de pardais é mostrada de maneira gradual (0-1, ou 0-100%), onde a coloração mais escura significa maior probabilidade de ocorrência..... | 125 |
| Figura 4.3: Modelo de distribuição de espécie gerado com MAXENT usando dados de ocorrência do pardal (<i>Passer domesticus</i>) para Europa e dados ambientais limitados a região nativa (Europa) e projetado na região introduzida da América do Sul. As setas indicam ano e locais de soltura, enquanto que ano com e sem linhas pontilhada indicam o ano estimado da chegada do pardal nesses países. A probabilidade de ocorrência de pardais é mostrada de maneira gradual (0-1, ou 0-100%), onde a coloração mais escura significa maior probabilidade de ocorrência. Dados referentes à chegada e locais de soltura de pardais foram obtidos da literatura (Long, 1981; Ingels <i>et al.</i> , 2007)..... | 126 |

Figura 4.4: Raiz quadrada da área ocupada pelo pardal (*Passer domesticus*) na região introduzida do Brasil em intervalos de 10 anos desde de sua introdução no Rio de Janeiro entre 1905/1906. As linhas representam o modelo de regressão para a fase inicial de expansão durante os primeiros 20 anos e a fase seguinte de expansão dos últimos 80 anos.....127

Figura 4.5: Distância entre os centroides consecutivos (e.g., de 1915 a 1925, de 1925 a 1935 e assim por diante) dos polígonos mínimos convexos para cada 10 anos da expansão do pardal, *Passer domesticus*, (veja Figura 4.1) e direção da expansão entre um período e o próximo representado pelas linhas pretas que se encontram nas bússolas.....128

Figura 4.6: Primeiro e segundo eixo do espaço climático/ambiental do Brasil, a cruz representa o local de soltura do pardal (*Passer domesticus*) no Brasil (Rio de Janeiro) e as diferentes cores são os diferentes períodos de tempo obtidos usando polígonos mínimos convexos e estimativas de datas de chegada nos diferentes locais obtidas da literatura e divididos em intervalos de 10 anos (A; veja métodos e Figura 4.1). Elipses de inercia (comprimento de 1,5) e centroides das diferentes décadas são mostrados em B. O círculo de correlação indicando a importância de cada variável climática/ambiental nos dois primeiros eixos da PCA, que juntamente explicam 61,98% da variação (C). Dados climáticos/ambientais foram obtidos do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), densidade populacional do site: <http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>; enquanto que aridez anual e evapotranspiração anual – PET foram obtidas do site: <http://www.cgiar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>. Escala espacial foi de 2,5 arcmin. Para definições das variáveis veja a Tabela 4.1.....132

Figura 4.7: Comparação dos valores observados de sobreposição de nicho (linhas pontilhadas) de Hellinger (I) e Schoener (D) do pardal (*Passer domesticus*) do Brasil e Europa com a distribuição nula de : I de Hellinger de um ambiente de fundo da Europa (A); I de Hellinger de um ambiente de fundo do Brasil (B); D de Schoener de um ambiente de fundo da Europa (C); D de Schoener de um ambiente de fundo do Brasil (D). Testes de ambiente de fundo e sobreposição de nicho foram efetuados no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010).....134

Figura 4.8: Correlação da média do comprimento da asa do pardal, *Passer domesticus*, das localidades amostras no Brasil (N = 15 localidades; veja Figura 4.1 para localidades) com temperatura média do quarto de ano mais frio (Bio11 para pardais machos (A) e fêmeas (B)).....135

Figura 4.9: Diferenças significativas entre medidas morfométricas de bico (PC1) de pardal (*Passer domesticus*) machos depois de testes post-hoc de Tukey. De A até E diferenças significativas entre Palmas em cinza e em branco: Belém (A); Cáceres (B); Campo Grande (C); Canoas (D); e Londrina (E). De F até I diferenças significativas entre Recife em cinza e em branco: Belém (F); Cáceres (G); Campo Grande (H); e Londrina (I).....137

Lista de Tabelas

- Tabela 2.1: Localidades amostradas do Brasil (introduzida) e Europa (nativa) com o número de indivíduos com levantamento de genótipos (N) e capturados (em parêntese) dos quais há dados morfológicos, latitude e longitude em graus, ano em que o pardal (*Passer domesticus*) chegou na localidade amostrada, média do número de alelos (Na), riqueza alélica (Ar), riqueza alélica particular (Par), heterozigosidade observada (Ho), heterosigosidade não enviesada (UHe) e medida de desvio da proporção de Hardy-Weinberg (F_{IS}). Valores negritos são significativamente diferentes ($p < 0,05$).....48
- Tabela 2.2: Valores de F_{ST} par-a-par para populações de pardal (*Passer domesticus*) da Europa (diagonal abaixo), valores em negrito são significativamente diferentes de zero após correção de Bonferroni ($p \leq 0,0083$) e valores harmônicos de D_{est} (diagonal de cima).....50
- Tabela 2.3: Valores de F_{ST} par-a-par para populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (diagonal abaixo), valores em negrito são significativamente diferentes de zero após correção de Bonferroni ($p \leq 0,0033$) e valores harmônicos de D_{est} (diagonal de cima).....51
- Tabela 2.4: Correlações de Mantel (r) entre a divergência fenotípica (P_{ST}) de seis populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (Brasília, Cáceres, Belém, Recife, Niterói e Canoas) com a distância entre elas em km e diferenciação genética medida com F_{ST} no FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995) e D_{est} no SMOGD (Crawford, 2010). Valores em negritos são significativos ($p < 0,05$).....53
- Tabela 2.5: Coeficientes das funções discriminantes canônicas para as diferentes variáveis morfológicas e a proporção de variância explicada por cada função discriminante canônica. Foram utilizadas seis populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil Brasília, Cáceres, Belém, Recife, Niterói e Canoas) e as análises discriminantes foram feitas separadamente para machos e fêmeas.....57
- Tabela 3.1: Indivíduos infectados com *Plasmodium/Haemoproteus* (método de PCR *nested*) por espécie para três localidades urbanas do Centro-Oeste.....88
- Tabela 3.2: modelo misto generalizado linear ajustado pela aproximação de Laplace para prevalência de malária aviária.....88
- Tabela 3.3: Prevalência de malária aviária para o pardal (*Passer domesticus*) e aves nativas detectado pelo método de PCR *nested*, para três localidades urbanas do Centro Oeste. DF = Brasília, GO = Jataí e MG = Uberlândia.....89

Tabela 4.1: Contribuição de cada variável usada nos modelos de distribuição de espécie (MDE) desenvolvidos no MAXENT para o pardal (*Passer domesticus*) na sua região nativa (Europa) e durante a expansão dos pardais na região introduzida do Brasil (de 1905 a 2005). Os limites da expansão foram obtidos usando o método do Polígono Mínimo Convexo (PMC) para os dados de ocorrência que tinham a estimativa do ano de chegada (veja métodos). Variáveis em negrito são as que apresentaram um maior ganho (i.e., as variáveis com a informação mais útil quando usada sozinha) e em itálico as variáveis que reduziram mais o ganho quando omitidas do modelo (i.e., contém a maioria da informação que não está presente nas outras variáveis). A performance do modelo foi avaliada usando a área embaixo da curva (AUC), onde modelos que apresentam valores maiores que 0,7 são considerados modelos bem ajustados e NU significa que a variável não foi utilizada. 70% dos dados de ocorrência foram usados para treinar os modelos e 30% para testar os modelos e foram usadas as condições default do MAXENT.....119

Tabela 4.2: Média ± desvio padrão para as diferentes medidas morfológicas do pardal (*Passer domesticus*) para machos (a) e para fêmeas (b) de 15 diferentes localidades da região introduzida do Brasil, com as coordenadas das cidades e tamanho amostral (N).....121

Tabela 4.3: Estimativas médias dos modelos e precisão (erro padrão incondicional e intervalo de confiança incondicional de 95%) calculados usando como limiar um ΔAIC_c menor ou igual à quatro, baseado em um GLM de expansão (km²). Seleção de modelo e inferência múltipla de modelos foram feitas de acordo com Burnham & Anderson (2002).....130

Tabela 4.4: Análise de componentes principais do espaço climático/ambiental da região na qual o pardal (*Passer domesticus*) foi introduzido (Brasil). Valores em negrito mostram os “loadings” que são maiores ou iguais à 0,8 ou menores e iguais à -0,8. Dados climáticos/ambientais foram obtidos do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), densidade populacional do site: <http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>; enquanto que aridez anual e evapotranspiração anual – PET foram obtidas do site: <http://www.cgjar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>. Escala espacial foi de 2,5 arcmin. Para definições das variáveis veja a Tabela 4.1.....131

Tabela 4.5: Comparação dos valores observados de sobreposição de nicho de I de Hellinger e D de Schoener durante a expansão do pardal (*Passer domesticus*) na região introduzida do Brasil com uma distribuição nula do ambiente disponível. Valores da distribuição nula do ambiente de fundo são mostrados onde é comparado a 1^a década com a distribuição nula obtida da 2^a década consecutiva, assim como o inverso, 2^a década com a distribuição nula obtida da 1^a década. Valores em negrito mostram similaridade nicho significativa (i.e., valores observados são maiores que a distribuição nula). Sobreposição de nicho e testes de ambiente de fundo foram feitos no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010).....133

Tabela 4.6: “Loadings” da análise de componentes principais das diferentes medidas de bico para o pardal (*Passer domesticus*) do Brasil e a variância explicada.....136

Resumo: Espécies invasoras são responsáveis por grandes impactos ecológicos, econômicos e de saúde pública, sendo consideradas como uma das principais causas de perda de biodiversidade. Entretanto, espécies introduzidas são interessantes sistemas para o estudo de evolução contemporânea em novos ambientes devido à sua ampla escala espacial e temporal que não é alcançada por estudos de campo ou laboratoriais. No presente estudo, a expansão do pardal (*Passer domesticus*) no Brasil foi avaliada com intuito de testar várias perguntas em ecologia e biologia evolutiva com quatro objetivos principais: (i) avaliar como a diversidade genética é distribuída entre as populações do pardal introduzidas no Brasil e como que se compara com a das populações nativas europeias; (ii) investigar qual processo, seleção ou deriva genética, está influenciando a divergência fenotípica; (iii) testar a hipótese de escape de inimigos naturais como possível mecanismo para o sucesso desta espécie no Brasil; e (iv) avaliar se ocorreu conservação ou divergência de nicho durante o processo de expansão no Brasil. As populações do pardal da região introduzida do Brasil tiveram uma redução de diversidade genética quando comparadas com as populações nativas da Europa, mas não foi encontrada nenhuma estrutura genética espacial para o Brasil, com a maior parte da diversidade genética ocorrendo dentro das populações e não entre as populações. Portanto, o processo de expansão ocorreu com pouca influência de deriva genética. De acordo com este cenário, seleção direcional e não deriva genética aparenta ser o principal mecanismo responsável pela divergência fenotípica encontrada nas populações do pardal do Brasil. O pardal no Brasil apresentou uma baixa prevalência de malária quando comparado às espécies de aves nativas do Brasil e populações nativas de pardal da Europa, o que está de acordo com a hipótese de escape de inimigos. Portanto, é possível que o processo de introdução do pardal no Brasil tenha ocorrido com um escape de parasitismo, o

qual também pode estar relacionado a um escape demográfico (e.g., fuga dos efeitos negativos dos parasitas na dinâmica populacional do hospedeiro). Por causa deste escape de parasitas, divergência de nicho era esperada já que os pardais poderiam explorar uma maior parcela do seu nicho fundamental. Embora o modelo de distribuição de espécies desenvolvido com dados da região nativa da Europa claramente subestimou a ocorrência do pardal no Brasil e na América do Sul, não foi encontrada uma divergência de nicho, já que a similaridade do nicho foi maior do que a esperada pelo modelo nulo referente ao ambiente de fundo. É possível que ambientes urbanos consigam tamponar as condições climáticas e bióticas e, portanto, variáveis usadas em modelos de distribuição de espécies invasoras precisam contemplar esse tipo de informação. O pardal é um interessante modelo para testar questões relacionadas à biologia de populações e evolutivas e estudos futuros devem tentar elucidar os motivos das diferenças de adaptação local desta espécie.

Palavras-chave: espécies invasoras; deriva genética, ecologia de populações; diversidade genética; efeito fundador; hipótese de escape de inimigos; malária aviária; conservação de nicho; expansão de espécie, *Passer domesticus*

Abstract: Invasive species are responsible for great ecological, health and economic impacts, being considered one of the major causes in global loss of biodiversity. However, introduced species are interesting systems for the study of contemporary evolution in new environments because of their spatial and temporal scales that cannot be achieved under field or laboratory conditions. In this study, the expansion of the house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil was evaluated to test several questions in ecology and evolutionary biology with four main goals in mind to: (i) evaluate how genetic diversity is distributed among the introduced populations of house sparrows in Brazil and how it compares with native populations from Europe; (ii) determine which process, selection or genetic drift, are influencing phenotypic divergence; (iii) test the enemy release hypothesis as a possible mechanism for the success of this species in Brazil; and (iv) evaluate if niche stasis or niche divergence occurred during the expansion process in Brazil. Introduced populations from Brazil presented reduced genetic diversity when compared to native European populations, but no spatial genetic structure was found for Brazil, with genetic diversity encountered mainly within rather than between populations. Therefore, the expansion process happened with little influence of genetic drift. In accordance with this scenario, directional selection and not genetic drift seems to be the main force behind phenotypic divergence in the introduced house sparrows of Brazil. House sparrows in Brazil presented lower malaria prevalence when compared to native bird species in Brazil and house sparrow populations from the native range of Europe, in accordance with the enemy release hypothesis. Therefore, it is possible that house sparrows may have experienced a parasitic release during the process of introduction, which might also be related to a demographic release (e.g. release from the negative effects of parasites on host population dynamics). Because of the release from parasites, niche divergence was

expected since house sparrows in Brazil would be able to exploit more of its fundamental niche. Although species distribution modeled with data from the native range of Europe clearly under-predicted house sparrow occurrence in both Brazil and South America, niche divergence was not found, because niche similarity was higher than expected from environmental background tests (null model). It is possible that urban environments may buffer climatic and biotic conditions and, therefore, variables used in species distribution models for invasive species should include this type of information. House sparrows are an interesting model to test other questions related to population and evolutionary biology and ongoing work is being carried out to test for differences in local adaptation.

Key words: invasive species; genetic drift; population ecology; genetic diversity; founder effect; enemy release hypothesis; avian malaria; niche conservatism; species expansion, *Passer domesticus*

Capítulo 1: Homogeneização Biótica e o Processo de
Introdução de Espécies

*“Death is one thing, and end to
birth is something else”* Michael
E. Soulé

“Instead of six continental realms of life, ... there will be only one world, with the remaining wild species dispersed up to the limits set by their genetic characteristics, not to the narrower limits set by mechanical barriers as well. If we were to build six great tanks, fill them with water and connect them all with each other by narrow tubing blocked by taps; then fill these tanks with different mixtures of a hundred thousand different chemical substances in solution; then turn on each tap for a minute each day; the substances would diffuse from one tank to another... It might take quite a long time before the whole system came into final equilibrium, and when this had happened a great many of the substances would have recombined and, as specific compounds, disappeared from the mixture, with new ones or substitutes from other tanks taking their place. The tanks are the continents, the tubes represent human transport along the lines of commerce; but it has not proved possible to turn off the taps completely... And although there is a Law of the Conservation of Matter, there is no Law of the Conservation of Species.” Charles Elton (1958).

Introdução

As diferentes regiões biogeográficas do mundo tiveram diferentes histórias evolutivas, que culminou na existência de biotas regionalmente distintas em todo o globo terrestre. Entretanto, essa distinção biogeográfica da fauna e flora encontra-se ameaçada por causa da dispersão de espécies exóticas¹ (ou não indígenas) assistida por seres humanos. Essa drástica mudança na distribuição das espécies, devido à ação do homem, tem como consequência a mistura taxonômica de biotas

¹Considera-se como uma espécie exótica, não-indígena e introduzida, quando esta se encontra fora da sua área de distribuição natural e potencial de dispersão. Veja Colautti & MacIsaac (2004) para definição de espécies invasoras.

regionalmente distintas (Elton, 1958; McKinney & Lockwood, 1999; Olden *et al.*, 2004; Olden & Rooney, 2006).

Registros paleontológicos demonstram que misturas bióticas ocorreram no passado quando houve o rompimento de uma barreira geográfica aumentando, portanto, a proximidade entre biotas distintas; ou simplesmente devido à resposta das espécies a mudanças e flutuações climáticas (Roy & Kauffman, 2001). Por exemplo, o surgimento do Istmo do Panamá há 3 milhões de anos permitiu a junção da biota da América do Norte com a da América do Sul. Essa ligação entre as Américas, conhecida como o “Grande intercâmbio Americano”, foi responsável pela invasão de vários taxa (Vermeij, 1991). No caso dos mamíferos, durante o Pleistoceno a invasão ocorreu no sentido norte-sul, com 11% dos gêneros de mamíferos da América do Norte invadindo a América do Sul. Em contrapartida apenas 2% dos gêneros da América do Sul invadiram a América do Norte (Marshall *et al.*, 1982; Vermeij, 1991). Esse resultado assimétrico do intercâmbio de espécies foi bastante frequente no passado e ocorreu em diferentes regiões biogeográficas (Vermeij, 1991).

A introdução de espécies exóticas nada mais é do que a quebra das fronteiras biogeográficas (Elton, 1958), fato descrito por (Rosenzweig, 2001) como a “Nova Pangea”, ou supercontinente. O resultado da “Nova Pangea” é que as espécies exóticas afetam a diversidade de duas maneiras. Primeiramente, podem reduzir a diversidade, caso extirpações (ocorrência de extinção local) ou extinções de espécies nativas ocorram. Segundo, as espécies exóticas podem aumentar a diversidade, uma vez que aumentam o número total de espécies que ocorrem na região. Portanto, o balanço entre a extinção e o estabelecimento de novas espécies (exóticas) é que vai determinar se haverá um impacto negativo ou positivo na diversidade. Na escala global, esse balanço é negativo com declínio da diversidade

de espécies, contrariamente, na escala regional e local esse balanço é frequentemente positivo (Sax & Gaines, 2003), pelo menos em um curto período de tempo. Portanto, o aumento na diversidade- α provem de uma perda concomitante de diversidade- β , ou seja, com um aumento da similaridade das comunidades entre regiões diferentes (Olden, 2006; Olden & Rooney, 2006).

Homogeneização biótica

A homogeneização biótica (HB), definida por (McKinney & Lockwood, 1999), é a troca de espécies “perdedoras” por espécies “vencedoras”. As espécies perdedoras seriam as espécies endêmicas (únicas da região) que estão contraindo a sua expansão geográfica (extirpadas localmente), enquanto que as espécies vencedoras são um pequeno número de espécies exóticas que estão aumentando em sua distribuição geográfica por proliferarem em ambientes modificados por seres humanos. HB nada mais é, portanto, do que o aumento na similaridade entre biotas (antes discrepantes), ao longo do tempo, devido à substituição de espécies nativas por espécies exóticas (Rahel, 2002). Esse processo está fortemente associado com homogeneização taxonômica que tem sido o foco de muitos estudos (Olden & Poff, 2003). Entretanto, HB é um processo multidimensional que engloba outras formas de HB, como homogeneização genética e funcional (Olden *et al.*, 2004).

Homogeneização genética ocorre quando há translocação de populações entre as diferentes regiões da distribuição de uma espécie (por exemplo, entre os extremos de sua distribuição) que acarreta em hibridização intraespecífica, ou translocação de espécies fora de sua área de ocorrência o que aumenta as chances de hibridização interespecífica. Ambos os mecanismos acima envolvem a redução na variabilidade genética da espécie ou entre as populações da mesma

espécie, ao longo do tempo e em escala espacial (Olden *et al.*, 2004). No caso de hibridização intraespecífica, as características intrínsecas de cada população são mescladas, o que pode comprometer as adaptações locais, capacidade de expansão e reposta a mudanças globais (Olden *et al.*, 2004). A hibridização interespecífica, no entanto, compromete a integração genética das espécies devido a introgressão (fluxo gênico entre espécies devido ao retrocruzamento de híbridos) o que pode causar extinção das espécies nativas (Rhymer & Simberloff, 1996).

A seleção das espécies vencedoras ou perdedoras no processo de HB, não é um processo aleatório (McKinney & Lockwood, 1999). Esta seleção está relacionada a características ligadas à história de vida das espécies, as quais não estão distribuídas filogeneticamente de maneira aleatória. Portanto, há uma aglomeração de espécies vencedoras pertencentes a alguns taxa, por exemplo, a família Poacea (gramíneas) contém mais de 180 espécies invasoras² (McKinney & Lockwood, 1999). Esta aglomeração leva ao estabelecimento de espécies com funções similares no ecossistema, ou seja, com alta redundância ecológica (espécies equivalentes funcionalmente). Ao mesmo tempo ocorre a perda de espécies com funções ecológicas únicas (espécies com pouca ou sem redundância funcional) o que leva a uma homogeneização funcional com sistemas ecológicos mais simples e muito similares entre si (McKinney & Lockwood, 1999). A diversidade de espécies, assim como a composição de espécies da comunidade, influencia a funcionalidade do ecossistema como produtividade e estabilidade (Tilman, 1996), devido a mecanismos como complementaridade de nicho (Tilman *et al.*, 2001). Homogeneização funcional, conseqüentemente, compromete o funcionamento do ecossistema, uma vez que a HB diminui a variabilidade de

² Para uma espécie exótica se tornar invasora esta precisa causar algum tipo de impacto, seja ele ecológico, econômico e/ou a saúde (Sakai *et al.*, 2001; Colautti & MacIsaac, 2004).

respostas biológicas da meta-comunidade, devido a similaridades ecológicas (composição de grupos funcionais) entre as diferentes comunidades, o que afeta a suscetibilidade da região a eventos ambientais de larga escala (Olden *et al.*, 2004).

Como medir homogeneização biótica

A forma mais usada para quantificar homogeneização taxonômica, é a comparação das similaridades das espécies de duas ou mais localidades durante dois períodos diferentes. A operacionalidade desta análise é a presença e ausência de espécies, mas alguns autores também incorporam abundância das espécies. O índice de similaridade mais utilizado é o de Jaccard, mas o índice Brax-Curtis também tem sido utilizado quando há dados referentes à abundância das espécies (Olden & Rooney, 2006). Estes índices medem a similaridade entre duas comunidades, sendo que zero indica nenhuma similaridade e 1 (quando na escala de zero a 1) indica que as comunidades são totalmente similares (McKinney & Lockwood, 2005).

A quantificação da homogeneização genética pode ser efetuada por várias características genéticas, como composição alélica, composição de haplotipos, possivelmente abundância (frequência alélica) de alelos, polimorfismo genético (por exemplo, polimorfismo de nucleotídeo único) ou simplesmente por medidas de similaridade genética entre populações como F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984). No entanto, seria importante acessar a informação em uma escala temporal e não apenas acessar similaridades genéticas entre as populações da região fonte (distribuição nativa) e região a qual foi invadida (distribuição não nativa), o que é bem mais difícil de ser feito (Olden & Poff, 2004; Olden *et al.*, 2004).

A homogeneização funcional pode ser quantificada por meio da ausência e presença de características funcionais das espécies, ou da frequência da distribuição destas características na comunidade (Olden, 2006). Uma maneira

prática de se abordar homogeneização funcional seria pela similaridade dos nichos ecológicos das espécies, e pelo menos para plantas não seria muito difícil a obtenção desses dados.

Mecanismo ecológico da homogeneização biótica

O processo de HB, apresentado por Olden & Poff (2003), ocorre por três vias gerais: 1) introdução de espécies exóticas; 2) extinção ou extirpações de espécies nativas e; 3) invasão seguido de extinção de espécies nativas. É importante ressaltar que a HB não implica, necessariamente, em uma diminuição da riqueza de espécies, uma vez que HB pode ocorrer com apenas a adição de espécies exóticas sem extinção de espécies locais (Olden, 2006). No entanto, a via pela qual o processo de HB ocorre vai influenciar o grau de similaridade entre as comunidades (Figura 1.1).

Processos de HB que envolvem tanto a introdução de espécies exóticas como a extinção de espécies nativas, apresentam um maior grau de similaridade, principalmente se a extinção for de espécies endêmicas (espécies N2 e N8 na Figura 1.1), quando comparado a processos onde ocorre apenas um desses mecanismos (introdução ou extinção de espécies).

Consequências ecológicas e evolutivas da homogeneização biótica

A homogeneização genética pode causar sérios problemas devido à hibridização intra e inter específica. No caso da hibridização intraespecífica, as populações de regiões diferentes ficam mais similares, devido à miscigenação genética entre as populações, o que significa perda de genótipos localmente adaptados e subsequente redução no sucesso reprodutivo (depressão exogâmica). Por

exemplo, a população de *Capra ibex ibex* que ocorria nas montanhas Tatra da Eslováquia foi eliminada pela adição de subespécies adaptadas a desertos da Turquia e do Sinai (Rhymer & Simberloff, 1996).

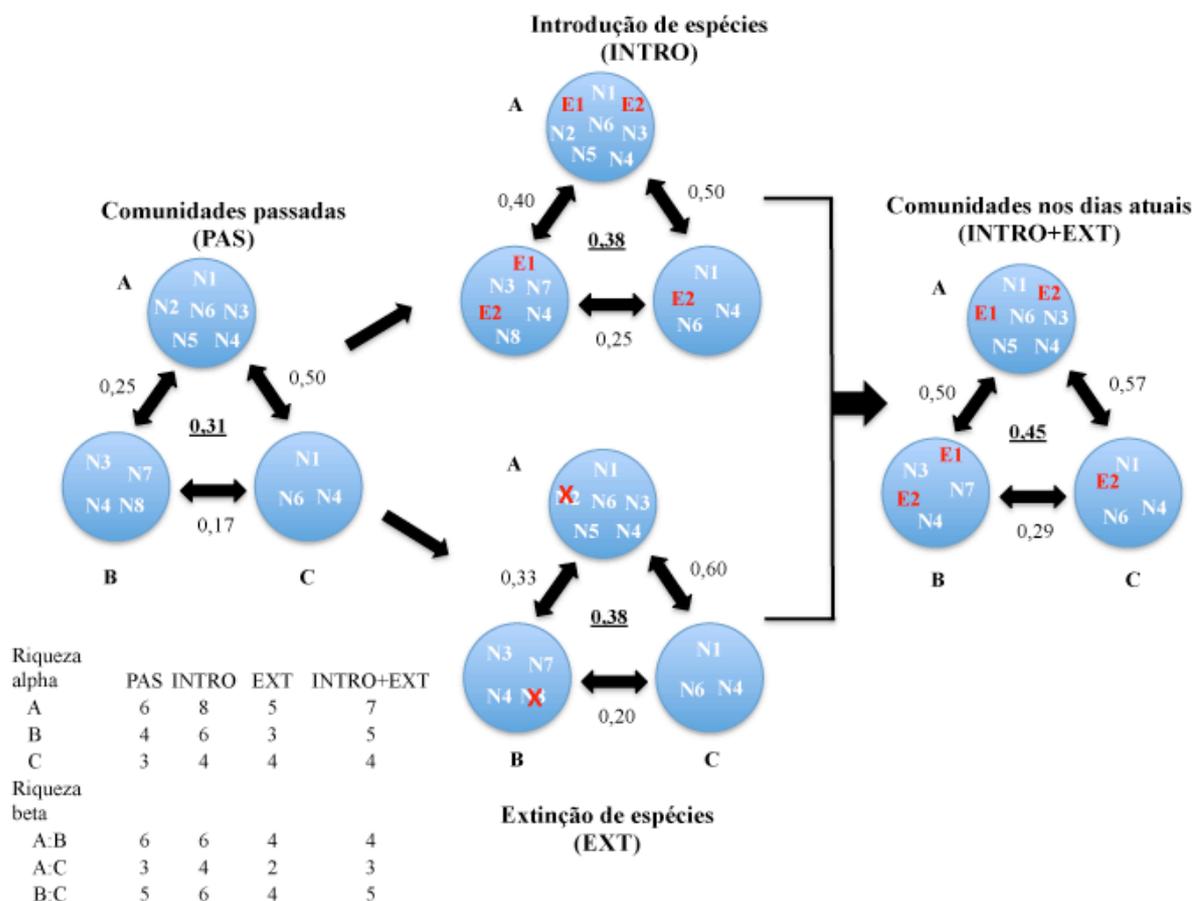


Figura 1.1: Representação de Homogeneização Biótica (HB; adaptada de Olden 2006) devido à introdução de espécies (cenário acima, espécies exóticas E1 e E2 são introduzidas) e extinção de espécies locais (cenário abaixo, espécies nativas N2 e N8 extintas). Os círculos azuis são os conjuntos de espécies nas comunidades (A, B e C), onde nativas são representadas pela letra N (em branco) e exóticas pela letra E (em vermelho). Os valores indicam o grau de similaridade calculado pelo índice de Jaccard, sendo o valor sublinhado, em negrito, a similaridade média entre as comunidades. Portanto, a homogeneização pode ocorrer de três maneiras: 1) apenas com introdução de espécies; 2) apenas com extinções de espécies locais; e 3) introdução e extinção. Quando a HB ocorre tanto com a introdução e extinção de espécies ela é maior (14% de homogeneização; de 0,31 a 0,45), e quando há apenas introdução ou extinção, a HB é menor (7% de homogeneização; de 0,31 a 0,38). Portanto, o processo de HB por introdução e extinção de espécies tem um efeito maior quando comparado ao processo de HB que ocorre por apenas uma das vias. Perceba que o processo de HB ocorre com o aumento da riqueza *alpha* mas podendo haver perda da riqueza *beta* (veja tabela), principalmente quando há tanto a introdução de espécies exóticas como extinção de espécies locais.

Hibridização interespecífica pode resultar na introgressão de genes da espécie não-indígena nas espécies nativas, por exemplo *Ana platyrhynchos* (uma espécie de pato) consegue reproduzir com vários de seus congêneres de distribuição restrita e endêmica, produzindo prole fértil. Essa prole híbrida reproduz com *A. platyrhynchos*, por ser a espécie mais abundante e também com a espécie endêmica de *Ana* que ocorre na região, o que aumenta ainda mais o número de genes de *A. platyrhynchos* nas espécies endêmicas tornando-as cada vez menos distintas geneticamente e morfologicamente (Rhymer & Simberloff, 1996; Lockwood *et al.*, 2007).

A homogeneização funcional implica numa maior similaridade entre as comunidades presentes na meta-comunidade. Portanto, mudanças ambientais em larga escala afetarão igualmente todas as comunidades da meta-comunidade, uma vez que essas comunidades terão a mesma resposta biológica. A HB pode levar a uma simplificação da teia trófica, como no caso da introdução da *Boiga irregularis* (espécie de serpente generalista) na ilha de Guam. Essa espécie levou várias espécies da ilha à extinção, que além de reduzir a complexidade da teia trófica, possibilitou a entrada de novas espécies exóticas por causa dos nichos desocupados (devido à extinção de espécies nativas) e aumentou a abundância de insetos devido à extinção de mamíferos e aves insetívoras (Fritts & Rodda, 1998). Os serviços de polinização e dispersão de sementes por mamíferos e aves também foram perdidos (Fritts & Rodda, 1998). Espécies invasoras também podem causar diferenciação funcional, quando estas mudam drasticamente o funcionamento ecossistêmico, por exemplo, a invasão da planta *Myrica faya* (fixadora de Nitrogênio) no Hawaii, alterou o processo de sucessão, pois é responsável por um aumento substantivo na quantidade de nitrogênio disponível (Vitousek & Walker, 1989). Por conseguinte, houve uma mudança da trajetória de sucessão com a

dominância de espécies não indígenas no processo de sucessão, aumentando a homogeneização taxonômica entre as ilhas (Vitousek & Walker, 1989; Lockwood *et al.*, 2007).

A HB também pode comprometer o potencial de especiação devido à baixa variabilidade espacial na composição de espécies com a possível redução de especiação alopátrica devido à falta de barreiras geográficas. Com a alta similaridade entre as comunidades, adaptações locais e a influência da deriva genética serão enfraquecidas o que diminui a taxa de especiação e também as respostas biológicas a futuras mudanças ambientais (Olden & Poff, 2004; Olden *et al.*, 2004; Olden, 2006).

O processo de introdução de espécies exóticas

As consequências do processo de HB são severas para conservação, mas antes deste processo ocorrer é necessário que haja a introdução de espécies a novas localidades. A introdução de espécies exóticas assistidas por seres humanos possui no geral quatro etapas que são: transporte, estabelecimento, expansão e impacto (Lockwood *et al.*, 2007). Várias questões estão relacionadas a cada uma destas etapas e cada etapa pode ser vista como um filtro seletor (Figura 1.2). Para uma espécie exótica ser considerada como invasora, ela precisa necessariamente passar por todos estes filtros. Portanto, um propágulo ou vários propágulos precisam primeiramente ser transportados e sobreviver ao transporte. Esta etapa pode ocorrer de maneira direta (com intenção de soltura) ou indireta (solturas acidentais). Após a soltura em uma nova região este(s) propágulo(s) pode(m) estabelecer ou não uma população viável, assim como pode ocorrer ou não uma expansão dentro da região introduzida (Lockwood *et al.*, 2007). O estudo do processo de invasão é importante por vários motivos. Primeiramente, tal estudo

permite a obtenção de dados e informações que visam o controle e manejo de espécies exóticas.

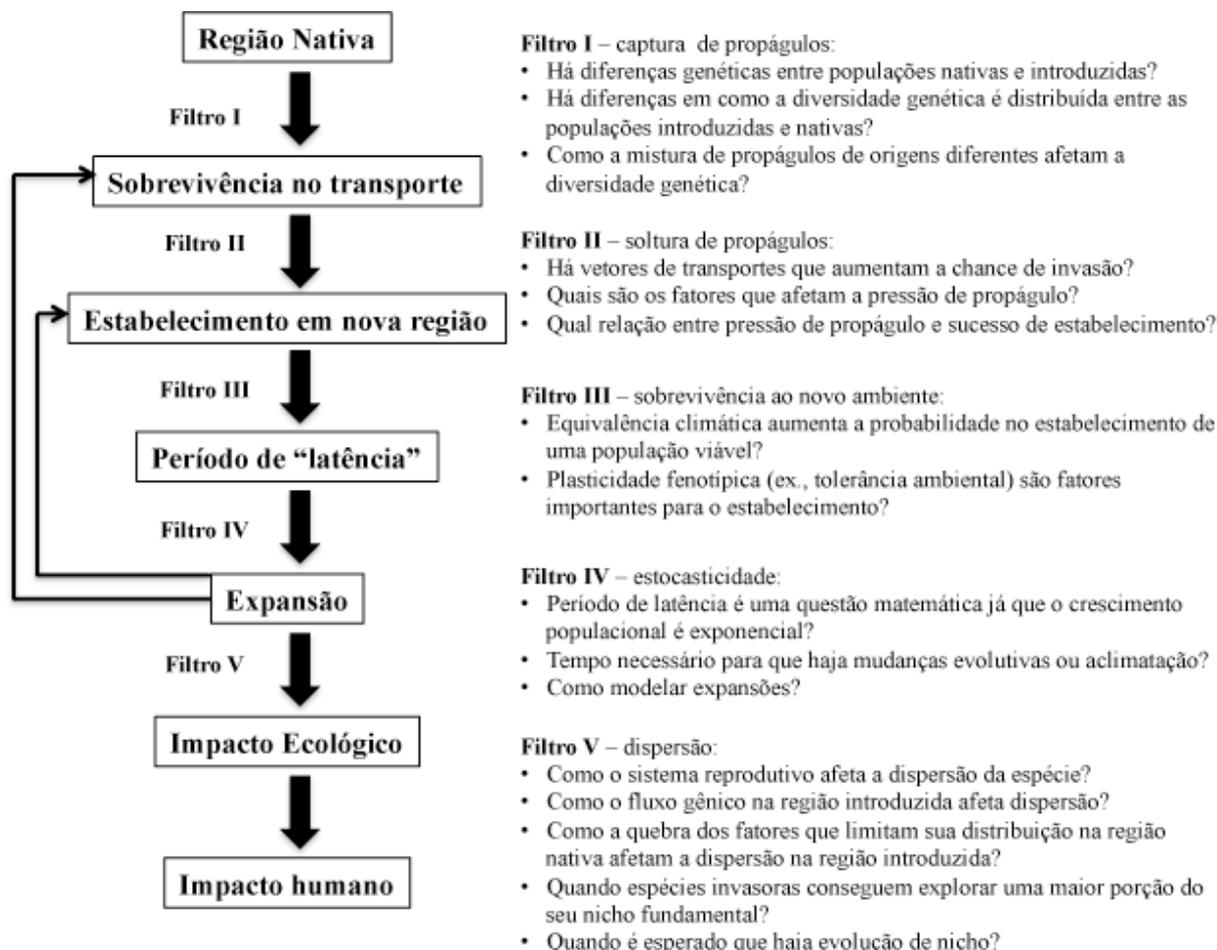


Figura 1.2: As diferentes etapas que as espécies introduzidas precisam passar antes de se tornarem invasoras, junto com perguntas que são relevantes ao estudo de ecologia de populações e evolução contemporânea. Figura adaptada de Sakai *et al.* (2001) e Colautti & MacIsaac (2004). Perguntas adaptadas de Sakai *et al.* (2001), Simberloff (2009) e Alexander & Edwards (2010).

Estudos genéticos como de filogeografia, diversidade genética e estrutura populacional podem ajudar a entender os ajustes rápidos a novos ambientes que estas espécies apresentam, assim como fornecer conhecimento a respeito da dinâmica de colonização e expansão de espécies invasoras (Sakai *et al.*, 2001). Esta informação pode ajudar na erradicação e controle populacional de espécies

invasoras, por exemplo, pela procura de patógenos e parasitas nas populações fundadoras (Slade & Moritz, 1998). Entendendo o processo evolutivo envolvido antes, durante e depois da introdução de espécies a novas regiões, torna possível o desenvolvimento de uma previsão do processo de invasão e, possivelmente, a melhor maneira de abordar o problema (Suarez & Tsutsui, 2008) e quais as melhores formas de se fazer o manejo das populações invasoras (Rollins *et al.*, 2009).

Um outro motivo importante para investigar o processo de invasão é que as espécies invasoras são excelentes modelos de estudos para ecologia, biologia evolutiva e biogeografia, porque podem ser vistos como experimentos não planejados de ampla escala temporal e espacial (Sax *et al.*, 2007). Por exemplo, espécies invasoras podem ser utilizadas para a compreensão da biologia de populações e evolução em um curto período de tempo (Allendorf & Lundquist, 2003). Perceba pela Figura 1.2 que se o fluxo entre a região nativa e a região introduzida for interrompido (o que é bastante provável), o processo de introdução de espécies é análogo ao efeito fundador. Portanto, podemos testar as predições associadas ao efeito fundador/gargalo populacional como endocruzamento e deriva genética, assim como as inferências obtidas de modelos matemáticos destes efeitos como proposto por Nei *et al.* (1975). Finalmente, é importante entender como a introdução e expansão de uma espécie invasora se associa à biologia intrínseca individual, e como a introdução e expansão afetam mecanismos como territorialidade (Tsutsui *et al.*, 2000), flexibilidade comportamental (Martin & Fitzgerald, 2005), flexibilidade fisiológica (Martin *et al.*, 2004), e seleção sexual (Sorci *et al.*, 1998), entre outros.

O que prevê uma invasão bem sucedida

Várias hipóteses já foram levantadas na tentativa de explicar o sucesso de uma invasão. Elas podem ser divididas entre características relacionadas a questões intrínsecas das espécies, características ecológicas da comunidade onde as espécies são introduzidas e como ocorreu o processo de invasão (Lockwood *et al.*, 2005; Lockwood *et al.*, 2007; Simberloff, 2009). Entretanto, aparentemente, características relacionadas a como (número de indivíduos e solturas) e onde (similaridade climáticas) ocorreu o processo de invasão são as que melhor preveem o sucesso de estabelecimento de uma espécie invasora (Hayes & Barry, 2008; Simberloff, 2009).

A pressão de propágulo (número de indivíduos introduzidos e número de eventos de soltura) tem sido levantada como a variável de maior poder explicativo frente ao sucesso ou não de um evento de introdução (Simberloff, 2009). O motivo é que a pressão de propágulo está associada ao tamanho populacional inicial na região onde a espécie é introduzida. Sabe-se também que tamanho populacional está fortemente ligado à estocasticidade ambiental, demográfica e genética (Allendorf & Lundquist, 2003). Ou seja, é esperado que introduções provenientes de grandes pressões de propágulo tenham uma menor influência dos efeitos negativos associados aos processos estocásticos, e portanto, tenham uma maior probabilidade de serem bem sucedidas (Simberloff, 2009). Outro fator importante é que quando existe mais de um evento de soltura, ou quando a pressão de propágulo é contínua, a chance dos propágulos serem de regiões diferentes aumenta. Caso a espécie sendo introduzida apresente uma estrutura populacional genética forte na sua região nativa, ou seja, que a maior parte da variação genética se encontre entre as populações, e não dentro das populações, há uma maior

chance de ocorrer novas combinações genéticas na região introduzida (Taylor & Keller, 2007). Inclusive, essa mistura populacional pode resultar em uma diversidade genética maior na região introduzida quando comparada a sua região nativa (Dlugosch & Parker, 2008). Portanto, haverá tanto uma alta diversidade genética (condição necessária para ação da seleção natural) como novas combinações genéticas (novas possibilidades evolutivas) que antes não haviam na região nativa (Alexander & Edwards, 2010).

A equivalência climática também é considerada como uma importante característica na previsão de invasão (Hayes & Barry, 2008). É esperado que haja uma maior probabilidade de estabelecimento de uma população viável, quando a nova região onde o propágulo está sendo introduzido é similar climaticamente à sua região de origem, pois as condições da nova região são propícias para que haja uma taxa de crescimento populacional positiva (Holt *et al.*, 2005). Devido à esta retenção de características ecológicas ancestrais das espécies, o uso de modelos de distribuição de espécies tem sido uma importante ferramenta para prever localidades propícias à invasão e expansão de espécies exóticas já estabelecidas (Peterson, 2003). Entretanto, nem sempre as espécies invasoras retêm características ecológicas ancestrais, havendo casos em que estas espécies conseguem expandir para regiões climáticas diferentes das de sua região de origem (Wiens & Graham, 2005). Por exemplo, sabe-se que durante o processo de introdução as espécies exóticas perdem muito dos seus competidores (Colautti *et al.*, 2004). Portanto, pode ser que as espécies exóticas possam explorar uma maior parte do seu nicho fundamental, uma vez que as interações bióticas limitadoras (e.g., predadores e patógenos) não estão presentes na região introduzida (Alexander & Edwards, 2010).

A perda de competidores, predadores e parasitas também é frequentemente levantada como um possível mecanismo para explicar o grande sucesso de espécies não indígenas nas áreas introduzidas (Torchin *et al.*, 2003; Torchin & Mitchell, 2004; Lafferty *et al.*, 2005). A ideia por trás deste mecanismo seria que as espécies invasoras teriam mais recursos disponíveis para poder investir em sobrevivência e reprodução. Por exemplo, uma planta invasora que perde seus herbívoros poderia alocar recursos, antes utilizados para defesas contra herbívoros, para características competitivas (crescimento e reprodução) (Keane & Crawley, 2002). Entretanto, este mecanismo de escape de parasitas não é tão simples como parece, uma vez que as espécies invasoras podem adquirir novos parasitas na região introduzida (Keane & Crawley, 2002; Lafferty *et al.*, 2005) e a dinâmica parasita-hospedeiro é de uma alta complexidade (Anderson & May, 1978; May & Anderson, 1978; Daszak *et al.*, 2000; Lafferty & Gerber, 2002; Lafferty *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2009).

O pardal, *Passer domesticus*, como modelo de estudo

O pardal apresenta uma distribuição nativa muito ampla, que contempla a Europa e norte e nordeste da Ásia, sendo que o sub grupo *P. d. domesticus* ocorre ao oeste das montanhas Urais e o sub grupo *P. d. indicus* ocorre na Ásia. Entretanto, *P. d. domesticus* conseguiu se expandir para o leste das montanhas Urais devido à construção da ferrovia transiberiana e da expansão de áreas rurais nessa região (Anderson, 2006). A subespécie de pardal *P. d. domesticus* é considerada como uma das espécies de aves invasoras mais bem sucedidas do planeta com uma distribuição invasora nas Américas, África, Austrália e Nova Zelândia (Long, 1981). O pardal é um interessante modelo de estudo sobre como o

tamanho de populações fundadoras afetam os parâmetros genéticos evolutivos, uma vez que há informação a respeito do número e origem dos indivíduos introduzidos nas diferentes regiões (Long, 1981).

A expansão do *P. d. domesticus* na América do Norte foi bem documentada (Selander & Johnston, 1967; Johnston & Selander, 1971; Johnston, 1973; Johnston & Selander, 1973). Estes estudos, usando variação morfométrica, mostraram que após 100 anos (aproximadamente 100 gerações) da introdução do pardal na América do Norte, houve uma diferenciação significativa de tamanho entre as localidades, com uma relação positiva entre tamanho e latitude. No entanto, não houve diferenças significativas com relação à variabilidade morfométrica intrapopulacional entre as populações europeias e norte americanas. Portanto, as populações norte americanas não estavam suscetíveis ao efeito fundador e, provavelmente, estão sujeitas aos mesmos fatores que determinam variabilidade nas populações da Europa. Recentemente, (Schrey *et al.*, 2011) demonstraram que o processo de invasão do pardal na América do Norte ocorreu sem perdas significativas na variabilidade genética, indicando que o processo de invasão na América do Norte ocorreu sem um forte efeito de gargalo populacional.

Análises genéticas das populações de *P. d. domesticus* introduzidas na Austrália e Nova Zelândia mostraram que houve uma redução no número de alelos, mas apenas as populações neozelandesas tiveram uma heterozigosidade reduzida como era esperado (Parkin & Cole, 1985). Curiosamente, nesse estudo as populações Australianas apresentaram uma divergência interpopulacional maior que as populações da Nova Zelândia e da Europa. Isto provavelmente ocorreu porque o pardal na Austrália têm uma distribuição mais disjunta que na Europa e Nova Zelândia, onde as populações são contíguas. Ambas populações divergiram

geneticamente de populações Britânicas, origem dos indivíduos introduzidos (Parkin & Cole, 1985).

Existem poucos estudos sobre o estabelecimento do pardal na América do Sul, mas Johnston & Selander (1973) mostraram que as populações de pardais sul americanos eram mais limitadas fenotipicamente do que as populações da Europa. O resultado é compatível com o número reduzido de pardais que foram soltos na América do Sul. Por exemplo, 20 indivíduos foram soltos em Buenos Aires em 1872 (Long, 1981). No Chile o pardal foi introduzido duas vezes, em 1904 e 1915, com essa população se expandindo até o Peru (Long, 1981), e no Suriname houve uma introdução recente em Nieuw-Nickerie em 2002 (Ingels *et al.*, 2007).

No Brasil, 100 pares de *P. d. domesticus* oriundos de Portugal foram soltos no Rio de Janeiro entre 1905 e 1906 (Sick, 1959). A espécie se expandiu com translocações subseqüentes e expansão natural das populações já estabelecidas, e hoje em dia o pardal se encontra difundido em todo o país (Smith, 1973, 1980; Silva & Oren, 1990; Borges *et al.*, 1996). A expansão dessa espécie cobriu grandes distâncias provavelmente “pulando” de cidade em cidade e seguindo as construções de estradas no interior (Smith, 1973, 1980). O pardal chegou a Belém em 1978 com sua população estimada em 1000 indivíduos em 1990 (Silva & Oren, 1990). O estabelecimento dessa população invasora é interessante, uma vez que houve uma tentativa (sem sucesso) de se introduzir essa espécie na mesma região em 1925. Na época, o clima úmido e quente foi considerado desfavorável a espécie (Sick, 1959; Silva & Oren, 1990). Entretanto, registros sobre introduções de espécies precisam ser avaliados com cuidados, uma vez que nem toda soltura é registrada e nem todo registro é confiável (Moulton *et al.*, 2010)

O objetivo da presente tese foi estudar a expansão do pardal no Brasil e avaliar os possíveis mecanismos explicativos do sucesso desta espécie invasora no Brasil, assim como usar o pardal como um modelo de estudos sobre evolução contemporânea e como a espécie conseguiu se adaptar aos novos ambientes encontrados. A tese possui, além dessa introdução e uma conclusão final, três capítulos em formato de manuscrito, abordando os seguintes temas:

- 1) Genética de populações e divergências morfométricas. Neste capítulo é avaliado se o processo de expansão do pardal no Brasil está de acordo com os pressupostos do evento fundador e se é possível identificar se as divergências morfométricas são frutos de seleção natural ou de deriva genética. Também é discutido se as diferenças morfométricas estão associadas à microevolução (mudança na frequência alélica) ou plasticidade fenotípica.
- 2) Hipótese de escape de inimigo. Neste capítulo testamos a hipótese intitulada de “Enemy Release Hypothesis” usando malária aviária como modelo de estudo, onde esperamos que as populações de pardais apresentem uma menor prevalência de malária no Brasil (região onde a espécie foi introduzida), quando comparado a Europa (região nativa da espécie). Também é testado se pardais no Brasil apresentam uma menor prevalência de malária do que as espécies nativas de aves brasileiras capturadas no mesmo local. Este capítulo foi publicado na *Acta Parasitologica* (55: 297-303), mas as coletas de dados também possibilitaram uma análise global dessa hipótese que resultou em uma publicação na *PLoS ONE* (6(7): e21905) em colaboração com vários pesquisadores.

3) Divergência ou similaridade de nicho. Neste capítulo o processo de expansão foi analisado na tentativa de descobrir quais variáveis explicam a expansão e distribuição do pardal no Brasil. Também foi testado se durante o processo de expansão ocorreu uma divergência de nicho ecológico ou se o processo ocorreu com uma similaridade de nicho. Também é avaliado se houve uma associação entre as diferenças morfométricas com as novas pressões abióticas e bióticas.

Referências

- Alexander, J. & Edwards, P. (2010) Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, **119**, 1377-1386.
- Allendorf, F. & Lundquist, L. (2003) Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, **17**, 24-30.
- Anderson, R. & May, R. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *The Journal of Animal Ecology*, **47**, 219-247.
- Anderson, T. (2006) *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: from Genes to Populations*. Oxford University Press, New York.
- Borges, S.H., Pacheco, J.F. & Whittaker, A. (1996) New records of the house sparrow (*Passer domesticus*) in the Brazilian Amazon. *Ararajuba*, **4**, 116-117.
- Colautti, R. & MacIsaac, H. (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, **10**, 135-141.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.

- Daszak, P., Cunningham, A.A. & Hyatt, A.D. (2000) Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. *Science*, **287**, 443-449.
- Dlugosch, K.M. & Parker, I.M. (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**, 431-449.
- Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fritts, T.H. & Rodda, G.H. (1998) The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 113-140.
- Hayes, K.R. & Barry, S.C. (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, **10**, 483-506.
- Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests. *Species Invasion: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and M.S. Gaines), pp. 259-290. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Ingels, J., Studer, P. & Tostain, O. (2007) Distribution and status of the house sparrow *Passer domesticus* in French Guiana. *Alauda*, **75**, 405-412.
- Johnston, R.F. (1973) Evolution in the House Sparrow. IV. Replicate Studies in Phenetic Covariation. *Systematic Zoology*, **22**, 219-226.
- Johnston, R.F. & Selander, R.K. (1971) Evolution in the House Sparrow. II. Adaptive Differentiation in North American Populations. *Evolution*, **25**, 1-28.
- Johnston, R.F. & Selander, R.K. (1973) Evolution in the House Sparrow. III. Variation in Size and Sexual Dimorphism in Europe and North and South America. *The American Naturalist*, **107**, 373-390.

- Keane, R. & Crawley, M. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 164-170.
- Lafferty, K., Smith, K.F., Torchin, M.E., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2005) The role of infectious diseases in natural communities: what introduced species tell us. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and D.D. Gaines), pp. 111-134. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Lafferty, K.D. & Gerber, L.R. (2002) Good medicine for conservation biology: The intersection of epidemiology and conservation theory. *Conservation Biology*, **16**, 593-604.
- Lockwood, J., Cassey, P. & Blackburn, T. (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 223-228.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2007) *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Long, J.L. (1981) *Introduced Birds of the World*. A. H. & A. W. Reed PTY Ltd, Hong Kong.
- Marshall, L., Webb, S., Sepkoski Jr, J. & Raup, D. (1982) Mammalian evolution and the great American interchange. *Science*, **215**, 1351.
- Martin, L. & Fitzgerald, L. (2005) A taste for novelty in invading house sparrows, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology*, **16**, 702-707.
- Martin, L., Pless, M., Svoboda, J. & Wikelski, M. (2004) Immune activity in temperate and tropical house sparrows: a common-garden experiment. *Ecology*, **85**, 2323-2331.
- May, R.M. & Anderson, R.M. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions. 2. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 249-267.

- McKinney, M. & Lockwood, J. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 450-453.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (2005) Community composition and homogenization: evenness and abundance of native and exotic plant species. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and S.D. Gaines), pp. 365-380. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Moulton, M.P., Cropper, W.P., Avery, M.L. & Moulton, L.E. (2010) The earliest house sparrow introductions to North America. *Biological Invasions*, **12**, 2955-2958.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, **29**, 1-10.
- Olden, J. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.
- Olden, J. & Poff, N. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442-460.
- Olden, J. & Poff, N. (2004) Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 282-282.
- Olden, J. & Rooney, T. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113-120.
- Olden, J., Poff, N., Douglas, M., Douglas, M. & Fausch, K. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 18-24.

- Parkin, D.T. & Cole, S.R. (1985) Genetic Differentiation and Rates of Evolution in Some Introduced Populations of the House Sparrow, *Passer-Domesticus* in Australia and New-Zealand. *Heredity*, **54**, 15-23.
- Peterson, A. (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 419-433.
- Rahel, F. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 291-315.
- Rhymer, J. & Simberloff, D. (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 83-109.
- Rollins, L.A., Woolnough, A.P., Wilton, A.N., Sinclair, R. & Sherwin, W.B. (2009) Invasive species can't cover their tracks: using microsatellites to assist management of starling (*Sturnus vulgaris*) populations in Western Australia. *Molecular Ecology*, **18**, 1560-1573.
- Rosenzweig, M. (2001) The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 361-367.
- Roy, K. & Kauffman, J.S. (2001) Biotic homogenization: lessons from the past. *Biotic homogenization* (ed. by J.L. Lockwood and M.L. Mckinney), pp. 19-32. KA/PP, Ney York.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Sax, D. & Gaines, S. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 561-566.

- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I. & Rice, W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 465-471.
- Schrey, A., Grispo, M., Awad, M., Cook, M., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., Albayrak, T., Bensch, S., Burke, T., Butler, L.K., Dor, R., Fokidis, H.B., Imboma, T., Kessler-Rios, M.M., Marzal, A., Stewart, I.R.K., Westerdahl, H., Westneat, D.F., Zehindjiev, P. & Martin, L.B. (2011) Broad-scale latitudinal patterns of genetic diversity among native European and introduced house sparrow (*Passer domesticus*) populations. *Molecular Ecology*, **20**, 1133-1143.
- Selander, R.K. & Johnston, R.F. (1967) Evolution in House Sparrow .I. Intrapopulation Variation in North America. *Condor*, **69**, 217- 258.
- Sick, H. (1959) Invasão da América Latina pelo pardal, *Passer domesticus* Linnaeus 1758, com referência especial ao Brasil *Boletim do Museu Nacional*, **207**, 1-31.
- Silva, J. & Oren, D. (1990) Introduced and invading birds in Belém, Brazil. *The Wilson Bulletin*, **102**, 309-313.
- Simberloff, D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 81-102.
- Slade, R. & Moritz, C. (1998) Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**, 769.
- Smith, K.F., Acevedo-Whitehouse, K. & Pedersen, A.B. (2009) The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation*, **12**, 1-12.
- Smith, N.J.H. (1973) House sparrows (*Passer domesticus*) in the Amazon. *Condor*, **75**, 242-243.

- Smith, N.J.H. (1980) Further advances of house sparrows into the Brazilian Amazon. *Condor*, **82**, 109-111.
- Sorci, G., Møller, A.P. & Clobert, J. (1998) Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 263-269.
- Suarez, A.V. & Tsutsui, N.D. (2008) The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, **17**, 351-360.
- Taylor, D.R. & Keller, S.R. (2007) Historical range expansion determines the phylogenetic diversity introduced during contemporary species invasions. *Evolution*, **61**, 334-345.
- Tilman, D. (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**, 350-363.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**, 843-845.
- Torchin, M. & Mitchell, C. (2004) Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 183-190.
- Torchin, M., Lafferty, K., Dobson, A., McKenzie, V. & Kuris, A. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature*, **421**, 628-630.
- Tsutsui, N., Suarez, A., Holway, D. & Case, T. (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 5948.
- Vermeij, G. (1991) When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science*, **253**, 1099.

- Vitousek, P.M. & Walker, L.R. (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs*, **59**, 247-265.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984) Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370.
- Wiens, J.J. & Graham, C.a.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519-539.

Capítulo 2: Divergência Genética e Morfométrica do Pardal (*Passer domesticus*) durante o seu Processo de Invasão no Brasil

“A ciência não pode prever o que vai acontecer. Só pode prever a probabilidade de algo acontecer” César Lattes

Abstract: Introduced species are interesting systems for the study of contemporary evolution in new environments because of their spatial and temporal scales. For this study we had three aims: (i) to determine how genetic diversity and genetic differentiation of introduced populations of the house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil varies with range expansion, (ii) to determine how genetic diversity and differentiation in Brazil compares to ancestral European populations; and (iii) to determine whether selection or genetic drift has been more influential on phenotypic divergence. We used six microsatellite markers to genotype six populations from Brazil and four populations from Europe. We found that genetic diversity was reduced in Brazilian compared to native European populations. However, among introduced populations of Brazil, we found no association between genetic diversity and time since introduction. Moreover, overall genetic differentiation among introduced populations was low indicating that the expansion took place from large populations in which genetic drift effects would likely have been weak. We found significant phenotypic divergence among sites in Brazil, and sexes differed in the extent of divergence with females being more divergent. Given the absence of a spatial genetic pattern, divergent selection and not genetic drift seems to be the main force behind the phenotypic divergence. Unravelling whether microevolution (e.g., allele frequency change), phenotypic plasticity, or both mediated phenotypic divergence is challenging and will require experimental work (e.g., common garden experiments or breeding programs).

Resumo: Espécies invasoras são interessantes modelos de estudos de evolução contemporânea em novos ambientes devido à sua ampla escala espacial e temporal do processo de introdução. Este estudo teve três objetivos: (i) determinar como a diversidade genética e diferenciação genética de populações do pardal (*Passer domesticus*), introduzidas no Brasil, variam com a expansão de sua extensão no país, (ii) comparar a diversidade genética e diferenciação genética no Brasil com populações europeias ancestrais; e (iii) determinar se seleção ou deriva genética teve uma maior influência na divergência fenotípica de populações do Brasil. Foram usados seis marcadores de microssatélites na determinação dos genótipos de seis populações do Brasil e quatro populações da Europa. A diversidade genética nas populações do Brasil foi significativamente menor quando comparada a populações nativas da Europa. Entretanto, dentre as populações introduzidas no Brasil, não foi encontrada nenhuma associação entre diversidade genética e data de colonização. A diferenciação genética entre as populações introduzidas no Brasil foi baixa, o que sugere que a expansão do pardal no Brasil foi oriunda de grandes populações e sob um fraco efeito de deriva genética. Foi encontrada uma divergência fenotípica significativa entre as localidades brasileiras e houve uma diferença de gênero quanto a magnitude dessa divergência, onde fêmeas apresentaram uma maior divergência. Devido à ausência de um padrão genético espacial, seleção divergente e não deriva genética aparenta ser o principal mecanismo responsável pela divergência fenotípica. No entanto, para distinguir se houve microevolução (mudança em frequência alélica), plasticidade fenotípica, ou se ambos mediaram a divergência fenotípica, é desafiador e necessitará de estudos experimentais (ex., “common garden experiments” ou programas de reprodução em laboratório).

Introdução

Espécies invasoras fornecem a oportunidade de estudar questões fundamentais em ecologia e biologia evolutiva, devido à ampla escala espacial e temporal desses “experimentos” não planejados (Sax *et al.*, 2007). No caso de introdução de aves, as oportunidades de estudo são excepcionais por causa da disponibilidade de excelentes registros históricos como data de introdução, número de indivíduos soltos, número de introduções e as localidades de soltura, assim como dados referentes à expansão das espécies em sua região introduzida (Long, 1981; Duncan *et al.*, 2003). Estas particularidades possibilitam o estudo sobre evolução de espécies em novos ambientes em uma escala temporal ecológica. Mais especificamente, estes casos geram dados que podem ser usados para elucidar como a diversidade genética está associada à expansão de espécies invasoras (Lee, 2002; Ramakrishnan *et al.*, 2010; Uller & Leimu, 2011) e os efeitos que seleção e deriva genética podem ter sob divergências populacionais (Baker, 1992; Bossdorf *et al.*, 2005; Keller & Taylor, 2008). Além disto, a maioria dos estudos sobre introdução de espécies tem focado mais nos aspectos *ecológicos* do processo de invasão, enquanto que aspectos *evolutivos* têm sido ignorados (Kolar & Lodge, 2001; Huey *et al.*, 2005). Portanto, a incorporação de mudanças nas propriedades genéticas e fenotípicas por causa de evolução nos ambientes introduzidos, pode ajudar a elucidar quais os fatores responsáveis pelo estabelecimento bem sucedido e impacto de uma espécie exótica (Sakai *et al.*, 2001). Por exemplo, muitas das espécies introduzidas só se tornam invasoras depois de um período de latência, o que pode estar relacionado com o tempo necessário para que haja ajustes evolutivos na região introduzida (Holt *et al.*, 2005; Suarez & Tsutsui, 2008).

No geral, o número de indivíduos e eventos de soltura (pressão de propágulo) estão associados ao sucesso de estabelecimento e expansão de espécies invasoras (Simberloff, 2009). Essa associação ocorre devido à forte ligação entre tamanho populacional e estocasticidade demográfica, ambiental e genética (Sakai *et al.*, 2001; Allendorf & Lundquist, 2003; Simberloff, 2009). Realmente, espécies invasoras tendem a apresentar perdas significativas de diversidade genética (ex., riqueza alélica e/ou heterozigiosidade), uma vez que o processo de introdução de espécies pode ser visto como um evento fundador (Uller & Leimu, 2011). Entretanto, muitas espécies invasoras apresentam apenas perdas modestas em diversidade genética (Wares *et al.*, 2005), fato que pode estar relacionado à pressão de propágulo, principalmente nos casos onde os propágulos são originários de diferentes localidades da região nativa (Allendorf & Lundquist, 2003; Dlugosch & Parker, 2008; Uller & Leimu, 2011). É possível que, para que haja uma perda significativa de diversidade genética após um evento de introdução, que durante o processo de expansão ocorram subsequentes eventos fundadores (colonização com gargalos populacionais) durante a colonização de novas localidades (Clegg *et al.*, 2002), ou no caso de introduções múltiplas, que o fluxo gênico na região introduzida seja limitado (Dlugosch & Parker, 2008). No caso de aves introduzidas, há evidência tanto de perda de diversidade genética (Baker & Moeed, 1987; St Louis & Barlow, 1988; Merilä *et al.*, 1996; Cabe, 1998; Hawley *et al.*, 2006; Schrey *et al.*, 2011) como de nenhuma ou pouca mudança na variabilidade genética (Parkin & Cole, 1985; Baker, 1992; Schrey *et al.*, 2011). No geral, a perda de variabilidade genética nas populações de aves introduzidas está associada com uma baixa pressão de propágulo e/ou com uma baixa taxa de crescimento populacional após a introdução (Merilä *et al.*, 1996).

Estudos sobre diversidade genética e estrutura de populações de uma espécie introduzida, quando esta possui uma distribuição de grande extensão na região introduzida, podem ajudar a revelar os mecanismos que geram diferenciação genética, assim como fornecer lampejos sobre a dinâmica de colonização (Sakai *et al.*, 2001; Lee, 2002). Por exemplo, a expansão de uma espécie invasora pode ocorrer de maneira contígua ou não-contígua podendo ser acompanhada de um grande aumento no número de indivíduos, que junto com o modo de dispersão da espécie afetará a estrutura genética das populações (Nei *et al.*, 1975; Excoffier *et al.*, 2009; Ramakrishnan *et al.*, 2010). Se a migração (fluxo gênico) entre populações próximas for mais frequente do que entre populações mais distantes (dispersão moderada), um padrão de isolamento por distância irá surgir. Contrariamente, espera-se que não haja um padrão geográfico de diferenciação genética na região introduzida, caso o fluxo gênico entre as populações da região introduzida seja forte com relação à deriva genética, principalmente se os propágulos de origem forem geneticamente homogêneos antes de sua introdução (e.g., baixa pressão de propágulo). Entretanto, se a expansão da espécie ocorrer com pouca influência de fluxo gênico entre as populações que estão expandindo, espera-se que haja uma maior diferenciação genética entre as populações devido à influência da deriva genética. Caso isso ocorra, este processo será relativamente independente da distância geográfica entre as populações. Com o passar do tempo, fluxo gênico entre populações adjacentes deve formar um padrão de isolamento por distância, mas tal equilíbrio entre deriva genética e fluxo gênico pode não se desenvolver por completo, devido ao tempo limitado (aproximadamente menos que 200 anos) da maioria das espécies invasoras (veja figura 1 em (Ramakrishnan *et al.*, 2010) e (Hutchison & Templeton, 1999)).

Para melhor entender evolução rápida e como as espécies invasoras se ajustam aos novos ambientes, estudos de diversidade e diferenciação genética precisam ser feitos em conjunto com análises de diferenciação fenotípica espacial (Keller & Taylor, 2008). Por exemplo, já foi demonstrado que espécies invasoras têm a capacidade de expandir ou “mudar” seus nichos ecológicos (Holt *et al.*, 2005; Broennimann *et al.*, 2007), o que provavelmente nada mais é que uma resposta às novas pressões seletivas. Se isto for o caso em geral, então espera-se que também haja uma resposta nas características quantitativas, desde que haja variabilidade genética e ou variabilidade quantitativa suficiente para que possa haver seleção (Wares *et al.*, 2005). De acordo com esse cenário, há exemplos de espécies introduzidas que apresentam padrões de cline em sua morfologia (Johnston & Selander, 1971; Huey *et al.*, 2000). Entretanto, saber qual o mecanismo, seleção ou deriva genética, está por trás de divergências fenotípicas é bem complexo, e o primeiro passo seria fazer uma comparação entre diferenciação genética espacial (F_{ST}) com diferenciação fenotípica espacial (P_{ST}). Caso P_{ST} seja significativamente maior ou menor que F_{ST} , então é mais provável que a variação morfométrica encontrada no espaço geográfico seja devido à seleção e não deriva genética (Merilä & Crnokrak, 2001; Leinonen *et al.*, 2008; Whitlock, 2008).

No presente estudo o pardal (*Passer domesticus*) foi utilizado como modelo com dois objetivos principais. Primeiro, comparou-se a diversidade genética e estrutura populacional entre populações da região introduzida do Brasil com as da região nativa da Europa, sendo esperado que populações do Brasil sejam menos diversas geneticamente que populações da Europa. Ademais, análises referentes à diferenciação genética ajudaram a elucidar como o processo de expansão ocorreu no Brasil. Por exemplo, se o processo de invasão do pardal no Brasil ocorreu com

uma subsequência de eventos fundadores, é esperado um padrão de isolamento por distância e que as populações à frente da expansão apresentem uma diversidade genética menor quando comparadas a população mais próximas ao foco da introdução, assumindo que houve apenas um foco de introdução. O segundo objetivo do trabalho foi comparar diferenciação fenotípica (P_{ST}) com diferenciação genética (F_{ST}). Este método comparativo possibilita avaliar se as diferenças fenotípicas entre as populações da região introduzida do Brasil são resultados de seleção ou deriva genética. Em princípio, se P_{ST} for igual a F_{ST} , a diferenciação das características morfológicas (a qual assume-se ser governada por variação genética aditiva) é provavelmente o resultado de deriva genética. Entretanto, se P_{ST} for maior que F_{ST} significa que as características quantitativas diversificaram mais do que o esperado por marcadores genéticos neutros, o que pode ser uma evidência de seleção direcional. Outra alternativa, quando P_{ST} for menor que F_{ST} , seria quando as características quantitativas diversificam menos do que os marcadores genéticos neutros, o que sugere a ação de seleção estabilizadora (Merilä & Crnokrak, 2001; Leinonen *et al.*, 2008; Whitlock, 2008).

O pardal foi escolhido como o sistema de estudo por causa de sua ampla distribuição, que foi majoritariamente determinada por introduções feitas pelo homem (Long, 1981; Anderson, 2006). Essa distribuição permite que hajam réplicas de estudos, uma vez que já existem dados genéticos disponíveis para as regiões introduzidas da América do Norte, Quênia, Austrália e Nova Zelândia (Parkin & Cole, 1985; Schrey *et al.*, 2011). Também há dados referentes à divergência fenotípica de populações da América do Norte (Johnston & Selander, 1971), América do Sul (Johnston & Selander, 1973) e Nova Zelândia (Baker, 1980). Contudo, esses estudos não compararam divergências morfológicas com variação genética neutra,

mas fornecem dados importantes para poder comparar diferentes eventos de introdução de uma mesma espécie em ambientes diferentes.

Materiais e Métodos

Populações amostradas

Duzentos indivíduos de pardais foram soltos em 1905-1906 no Rio de Janeiro, Brasil (Sick, 1997) e translocações subsequentes e expansões naturais de populações estabelecidas resultaram em uma ampla distribuição desta espécie no Brasil, que chegou à cidade de Belém em 1978 (Sick, 1959; Smith, 1973, 1980; Silva & Oren, 1990; Borges *et al.*, 1996; Sick, 1997). Seis populações do Brasil foram amostradas em 2007 e 15 indivíduos de cada população foram geneticamente amostrados (Tabela 2.1 e Figura 2.1). Os dados para as quatro populações da Europa foram obtidos a partir de um estudo anterior (Tabela 2.1; veja Figura 1 e Tabela 1 em (Schrey *et al.*, 2011); com permissão de A Marzal e P Zehindjiev). Os dados sobre o ano em que os pardais chegam nas diferentes localidades amostradas do Brasil foram obtidos da literatura (Sick, 1959; Smith, 1973, 1980; Silva & Oren, 1990; Borges *et al.*, 1996; Sick, 1997). Não foi possível amostrar pardais do Rio de Janeiro, local onde foram inicialmente soltos (Sick, 1959), mas pardais de Niterói, cidade que fica a 10 km do Rio de Janeiro, foram amostrados. Pardais no Brasil foram capturados com redes de neblina, e amostras de sangue foram obtidas da veia braquial com a utilização de agulhas descartáveis (calibre 0,30 mm) e capilares. As amostras foram conservadas em etanol 99% em tubos eppendorf de 1,5 ml a -20 °C até a extração de DNA (licenças do IBAMA: 179/2006-CGFAU, 123221 e 12322-2).

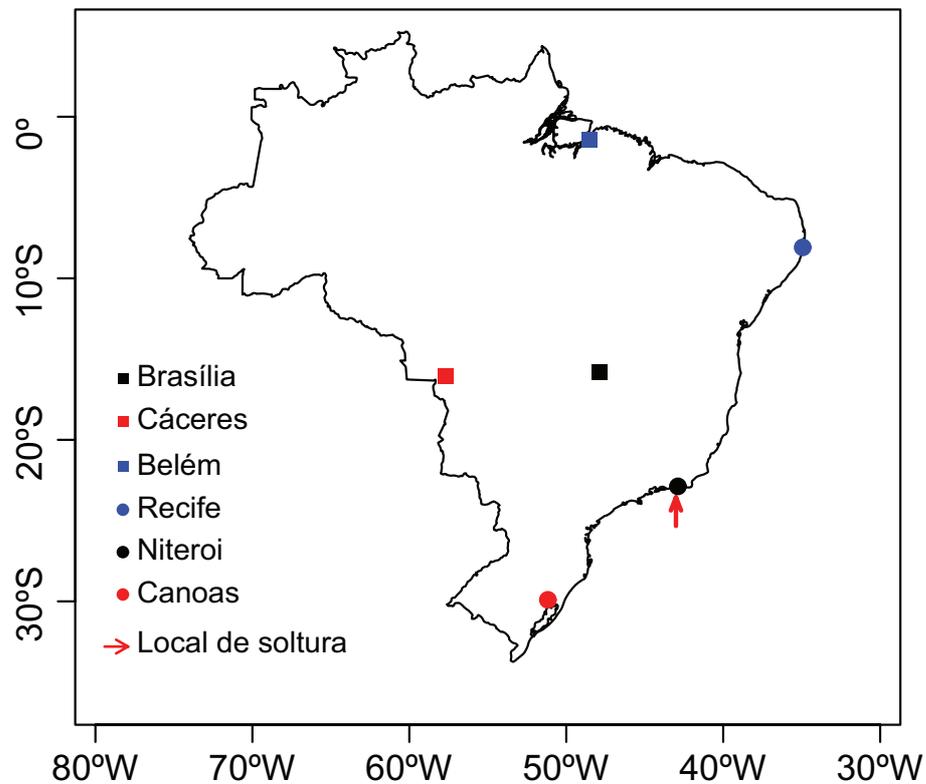


Figura 2.1: Mapa do Brasil com as localidades amostradas e local onde o pardal (*Passer domesticus*) foi inicialmente solto em 1905-1906.

Procedimentos laboratoriais

Utilizou-se o método fenol-clorofórmio e precipitação com álcool para extração de DNA das amostras sanguíneas, sendo que, antes de submeter as amostras aos procedimentos de extração, estas foram digeridas com proteinase K durante a noite anterior (Sambrook & Russel, 2001). Foram utilizados seis marcadores microssatélites desenvolvidos para pardal (Pdo μ 1, Pdo μ 3, Pdo μ 4, Pdo μ 6, Pdo8 e Pdo9; (Neumann & Wetton, 1996; Griffith *et al.*, 1999; Dawson *et al.*, 2006), na obtenção dos genótipos. Reações de cadeia de polimerase (PCR) foram realizadas

em soluções de 10 µl que continham: 5 µl de “Qiagen multiplex master mix” (que contém concentrações pré-otimizadas de HotStarTaq DNA polimerase e MgCl₂ mais DNTPs e tampão de PCR desenvolvido especialmente para PCR multiplex), 1 pmol de cada “primer” (os “forward primers” foram marcados com 6-FAM ou HEX) completado com ddH₂O até 10 µl. Todos os procedimentos laboratoriais foram executadas na Lund University no laboratório “Molecular Ecology and Evolution Lab”. As PCRs foram feitas separadamente para cada loco.

Condições dos ciclos de PCR

Pdoµ1: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 28 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura específica de anelamento do “primer” de 64°C durante 1 minuto, alongação a 72°C durante 1 minuto, e uma última etapa de 5 minutos a 60°C para uma alongação final.

Pdoµ3: Foi utilizado o procedimento “Touch Down” (TD) seguido por uma PCR normal. Condições TD: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 12 ciclos de 95°C durante 1 minuto, temperatura específica de anelamento do “primer” de 69°C durante 1 minuto (menos 1°C nos subsequentes 12 ciclos) e 72°C durante 1 minuto para alongação; seguido por uma PCR normal com 20 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura de anelamento do “primer” de 57°C durante 1 minuto, alongação a 72°C por 1 minuto e uma última etapa de 60°C por 5 minutos para uma alongação final.

Pdoµ4: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 28 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura específica de anelamento do “primer” de 64°C durante 1 minuto, alongação a 72°C durante 1 minuto, e uma última etapa de 5 minutos a 60°C para uma alongação final.

Pdoμ6: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 28 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura específica de anelamento do “primer” de 64°C durante 1 minuto, alongação a 72°C durante 1 minuto, e uma última etapa de 5 minutos a 60°C para uma alongação final.

Pdo8: Condições TD: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 12 ciclos de 95°C durante 1 minuto, temperatura específica de anelamento do “primer” de 70°C durante 1 minuto (menos 1 °C nos subsequentes 12 ciclos) e 72°C durante 1 minuto para alongação; seguido por uma PCR normal com 20 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura de anelamento do “primer” de 59°C durante 1 minuto, alongação a 72°C por 1 minuto e uma última etapa de 5 minutos a 60°C para uma alongação final.

Pdo9: Condições TD: 95°C durante 15 minutos para desnaturação do DNA, seguido por 12 ciclos de 95°C durante 1 minuto, temperatura específica de anelamento do “primer” de 60°C durante 1 minuto (menos 1°C nos subsequentes 12 ciclos) e 72°C durante 1 minuto para alongação; seguido por uma PCR normal com 20 ciclos de 95°C durante 30 segundos, temperatura de anelamento do “primer” de 49°C durante 1 minuto, alongação a 72°C por 1 minuto e uma última etapa de 5 minutos a 60°C para uma alongação final.

Levantamento dos genótipos

Os produtos de PCR de *Pdoμ 1*, *Pdoμ 6* e *Pdo8* foram multiplexados e diluídos em 1:100, enquanto *Pdoμ 3*, *Pdoμ 4* e *Pdo9* foram multiplexados e diluídos em 1:50. Estas combinações de multiplex foram escolhidas de forma que os produtos de PCR tivessem corantes de marcação com cores diferentes e/ou intervalos com tamanho de fragmentos diferentes. Misturou-se MM1000 (tamanho padrão de

fragmentos) com os produtos de PCR multiplexados e a eletroforese foi realizada em um sequenciador de capilar ABI 3730XL (Applied Biosystems). Dados resultantes foram analisados com GeneMapper 3.0 (Applied Biosystems) para determinação do tamanho dos fragmentos.

O levantamento dos genótipos das populações de pardal da Europa foi feito com o ABI 377 (Applied Biosystems, veja (Schrey *et al.*, 2011) para detalhes), o qual não utiliza um sistema de capilar de eletroforese. Portanto, 10 indivíduos amostrados por (Schrey *et al.*, 2011) foram incluídos junto às análises de genótipos dos indivíduos do Brasil para verificar se a definição dos alelos era consistente entre os dois laboratórios. Para Pdo μ 1 e Pdo9, não houve nenhum problema quanto à definição dos alelos, enquanto que para os produtos do loco Pdo μ 3, houve uma diferença de 2 pares de base entre os 10 indivíduos. Assim, foram adicionados 2 pares de bases nos resultados dos pardais do Brasil, para que houvesse uma definição consistente entre populações do Brasil e da Europa para o loco Pdo μ 3. Não houve uma consistência na definição de alelos entre os laboratórios para os três loci restantes; no entanto, para Pdo μ 4 e Pdo μ 6, obteve-se uma consistência quanto à homoziguidade e heteroziguidade (indivíduos que eram homozigotos e heterozigotos em (Schrey *et al.*, 2011) também foram homozigotos e heterozigotos nesse estudo). Não foi obtida uma definição consistente para Pdo8; assim, para as análises abaixo, comparações genéticas foram feitas com e sem a presença de Pdo8. Como não houve uma mudança nos resultados quando Pdo8 foi excluído das análises, este loco foi mantido nas análises. Os resultados apresentados incluem a presença de Pdo8, a não ser que seja mencionado o contrário.

Diversidade genética

Para cada um dos seis loci de microssatélites, e para cada população, foi testado se houve um desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW) e de desequilíbrio de ligação (DL) com uso do FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 1995). Não foram observados desvios significativos de EHW e DL, exceto para Pdo μ 1 em Recife, Pdo μ 6 na Espanha e Pdo μ 4 em Brasília e na Itália, que apresentaram uma deficiência estatisticamente significativa de heterozigotos. Portanto, utilizou-se o MICRO-CHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004) para avaliar a ocorrência de alelos nulos, “drop out” grandes de alelo e “stuttering”. Pdo μ 1 em Recife teve uma elevada presença de alelos nulos (18%), assim como Pdo μ 6 na Espanha (11%) e Pdo μ 4 em Brasília (15%) e na Itália (7%). No entanto, ao agrupar as populações em uma única análise não foi encontrada nenhuma indicação de um verdadeiro desvio de EHW. Como nenhum dos loci foi sempre apontando em apresentar um desvio de EHW, ou de conter alelos nulos, é provável que, para os casos significativos acima, erros de amostragem ou casos raros de “allelic drop out” possam ter ocorridos. Além disso, excesso de homozigotos é esperado, pelo menos para as populações brasileiras de pardal, por causa do efeito fundador.

Para comparar a diversidade genética entre as populações das regiões nativa (Europa) e introduzida (Brasil), a riqueza alélica (A_r) e riqueza alélica privada (Par) foi calculada para cada população usando HP-RARE (Kalinowski, 2004). Para este procedimento, utilizou-se todos os seis loci, assim como apenas os três loci que tiveram 100% de correspondência para as definições de alelos entre os dois laboratórios. Foi utilizado o procedimento de rarefação com um número mínimo de 16 alelos (menor tamanho amostral = 8) para cada locus em cada população para calcular as estimativas Par e A_r . Utilizou-se GENAIEX versão 6.1 (Peakall &

Smouse, 2006) para calcular heterozigosidade observada (H_o) e heterozigosidade esperada imparcial (UHE) e o FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 1995) para calcular o número de alelos (N_a), F_{IS} e F_{ST} . Foram utilizados testes t (teste-t de Welch quando as variâncias eram desiguais) para testar se havia diferenças significativas entre as populações introduzidas e nativas, com relação aos diferentes estimadores de diversidade genética. Para testar se houve gargalos populacionais recentes nas populações brasileiras de pardal, que é o esperado, caso o processo de expansão tenha ocorrido com efeitos fundadores sequenciais ou por causa do pequeno tamanho populacional, quando os pardal foram soltos, foi utilizado o programa BOTTLENECK versão 1.2.09 (Cornuet & Luikart, 1996). Se as populações de pardal do Brasil passaram por um efeito de gargalo, espera-se que a redução do número de alelos ocorra mais rapidamente do que a heterozigosidade, portanto a heterozigosidade observada deve ser maior do que a heterozigosidade esperada sob equilíbrio de mutação-deriva. O programa BOTTLENECK gera para cada população amostrada, e para cada locus a heterozigosidade esperada, dado o número observado de alelos e tamanho amostral sob o pressuposto de equilíbrio de mutação-deriva. A heterozigosidade esperada foi calculada de acordo com o modelo de duas fases (Two Phase Model), com 95% de mutações de um único passo e 5% de mutações de múltiplos passos, sendo que para o último foi usado uma variância de 12% como recomendado por (Piry *et al.*, 1999). Utilizou-se o teste de Wilcoxon para testar se houve uma diferença significativa entre heterozigosidade observada e esperada (Cornuet & Luikart, 1996). Para poder inferir se ocorreram eventos fundadores sequenciais, foi subtraído o ano de chegada do pardal às localidades de 2012 (tempo desde a colonização) e foi testado se houve uma correlação positiva significativa (correlação de Pearson) entre a diversidade

genética e tempo de colonização, ou seja, se populações na borda da expansão (populações mais novas) apresentam uma redução genética quando comparadas a populações mais próximas do local de soltura (populações mais velhas).

Estrutura populacional

A diferenciação genética entre as populações introduzidas do Brasil foi determinada por valores de F_{ST} , os quais foram estimados de acordo com (Weir & Cockerham, 1984) e calculados no FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 1995). F_{ST} foi estimado tanto no nível “global” (usando todas as populações) e par-a-par entre as populações introduzidas do Brasil. Para avaliar se o F_{ST} “global” era significativamente diferente de zero, os genótipos foram permutados entre as amostras, e intervalos de 95% de confiança (I.C.) foram calculados usando “bootstrap” (1000 permutações foram usadas). Também foi testado se os F_{ST} par-a-par eram significativamente diferentes de zero por randomização dos genótipos, e uma correção de Bonferroni foi utilizada para controlar erros do Tipo-I. Por causa dos recentes debates relacionados aos problemas de se calcular F_{ST} a partir de marcadores altamente polimórficos como microssatélites, D_{est} , como definido por (Jost, 2008), também foi calculado. D_{est} varia de zero, quando não há diferenciação genética entre as populações, a 1 quando as populações são completamente diferenciadas, e foi calculado usando SMOGD (Crawford, 2010) com 1000 replicações de “bootstrap” e usou-se a média harmônica de D_{est} entre os locos. Isolamento por distância, que é a correlação entre a distância geográfica e o grau de diferenciação genética, também foi testada usando um teste de Mantel implementado no ARLEQUIN versão 3.5.1.2. (Excoffier *et al.*, 2005) utilizando F_{ST} como a estimativa de diferenciação genética. Para efetuar o mesmo teste mas usando D_{est} como estimador da diferença genética, foi utilizada a biblioteca “vegan” (Oksanen *et al.*, 2011) do R 2.14.0. D_{est} , F_{ST} “global” e

par-a-par também foram calculados para as populações europeias. Estas estimativas foram calculadas separadamente para as populações brasileiras e europeias porque apenas três loci tiveram a mesma definição de alelos entre os laboratórios.

O programa STRUCTURE versão 2.3.2 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003) também foi usado para inferir a estrutura de populações entre os pardais do Brasil. STRUCTURE usa uma abordagem Bayesiana para descobrir o número mais provável de clusters genéticos, onde cada cluster é caracterizado por um conjunto de frequências alélicas de cada locus de tal maneira a minimizar os desvios de EHW e DL. Os indivíduos são agrupados nos clusters com base na probabilidade do seu genótipo pertencer a um determinado cluster, portanto, os indivíduos dentro de um cluster são mais semelhantes geneticamente do que os indivíduos pertencentes a um outro cluster. Informações referentes ao local de amostragem (identidade da população) foram fornecidas ao programa STRUCTURE *a priori* porque esse método permite um melhor desempenho na definição dos clusters genéticos, quando a diferenciação populacional é fraca e/ou quando poucos indivíduos ou número de loci são amostrados (ver (Hubisz *et al.*, 2009) para mais detalhes). Foi escolhido o modelo de miscigenação usando frequências alélicas correlacionadas, e o número possível de clusters genéticos (K) foi variado de $K= 1$ a $K= 6$ e para cada valor de K foram feitas 10 repetições. Cada repetição consistia de um “burn-in” de 50 000 passos de MCMC (Markov chain Monte Carlo) seguidos por 1 000 000 de passos MCMC “post-burn-in”. Os resultados do STRUCTURE foram analisados usando o método ΔK (Evanno *et al.*, 2005) implementado pelo programa on-line STRUCTURE-HARVESTER (Earl & vonHoldt, 2012). No entanto, quando o número de clusters genéticos mais provável é $K = 1$, o método ΔK não

consegue inferir esse resultado (Evanno *et al.*, 2005), portanto, a média de LNP(D) para cada K foi analisada para determinar se uma maior média de LNP(D) ocorria para $K = 1$. Os gráficos de alpha e Q também foram examinados, uma vez que quando o número de K for igual 1, os gráficos de alpha não são estáveis (o modelo não convergiu) e os gráficos Q mostram que os indivíduos são igualmente miscigenados (Pritchard *et al.*, 2010).

Análises fenotípicas

Foram obtidas medidas do tarso esquerdo, altura, largura e comprimento de bico dos pardais brasileiros com um paquímetro digital (0,01 mm) e o comprimento do corpo, comprimento da asa esquerda e comprimento da cauda foram medidos com uma régua (0,1 cm). 770 penas também foram coletadas aleatoriamente do dorso e do peito (para tamanho das amostras veja Tabela 2.1). Cinco penas de cada uma das duas regiões do corpo de cada indivíduo foram sobrepostas e fixadas com fita crepe a um papel de camurça negro. As medidas de coloração das penas foram feitas utilizando o espectrômetro Ocean Optics USB4000 e uma fonte de luz de xenônio pulsante (Ocean Optics PX-2, faixa 220-800 nm). Todas as medições de reflectância foram tomadas em relação a um branco padrão WS-1SS (Ocean Optics, Dunedin, FL) e em relação ao substrato veludado de camurça negro. Utilizou-se uma fibra ótica bifurcada, a qual foi mantida perpendicular à superfície das penas, a uma distância fixa de 5 mm fixada a um bloco segurador de fibras de tal maneira a eliminar a luz ambiente externa.

As medidas espectrais foram feitas com o programa SpectraSuite (Ocean Optics, Dunedin, FL) e três medições, onde cada uma consistia de 50 leituras sequenciais de espectro, foram feitas para cada amostra de penas em três pontos.

Para a escolha dos pontos o bloco era levantado, esperava-se 30 segundos e depois fazia outra medida da pena. Uma média dos três espectros, dos quais foram interpolados entre 300 e 700 nm de 1nm em 1nm, foi utilizada para caracterizar a coloração do indivíduo. Brilho foi calculado como área sob a curva de espectro (valor de zero significa negro enquanto que um valor de 100 significa branco) e UV-Croma como a proporção de reflectância UV entre 300 e 400 nm.

Divergência fenotípica (P_{ST}) foi comparada com F_{ST} para as populações de pardal do Brasil para inferir o papel da deriva genética e seleção natural sobre as diferentes características morfométricas. P_{ST} é semelhante ao índice de Q_{ST} , que mede a diferenciação de características quantitativas, no entanto, P_{ST} é influenciado pelo ambiente e por genes não aditivos (ver (Merilä & Crnokrak, 2001)). Entretanto, o uso de P_{ST} pode ser justificado quando estimativas de Q_{ST} não estão disponíveis para as populações, que é o caso do presente estudo. Além disso, uma comparação entre P_{ST} - F_{ST} irá fornecer informações iniciais sobre o processo evolutivo que ocorreu durante a expansão do pardal no Brasil. P_{ST} foi estimado como:

$$P_{ST} = \frac{\sigma_{GB^2}}{\sigma_{GB^2} + 2(h^2 \sigma_{GW^2})}$$

onde σ_{GB^2} é a variância entre populações, σ_{GW^2} é a variância dentro das populações e h^2 o valor de herdabilidade (Leinonen *et al.*, 2006). Valores de herdabilidade foram obtidos de (Jensen *et al.*, 2003), e, porque estas estimativas eram diferentes com relação ao gênero, P_{ST} foi calculado separadamente para machos e fêmeas. Entretanto, não foram encontradas estimativas de herdabilidade na literatura para largura do bico, comprimento de cauda e coloração de plumagem.

Para esses casos foi usada uma herdabilidade de 0,5, que assume que o ambiente e genes não aditivos são responsáveis por metade da variação fenotípica.

Componentes de variância para as estimativas de P_{ST} foram obtidas usando análises de variância onde o comprimento do corpo foi considerado como uma co-variável.

Para testar se os valores de P_{ST} eram correlacionados com a distância entre as populações, F_{ST} e D_{est} , foram utilizados testes de Mantel implementados na biblioteca "vegan" no R 2.14.0 (Oksanen *et al.*, 2011). Foram calculados 95% de I.C para P_{ST} para testar se havia uma sobreposição ou não com o valor global de $F_{ST} \pm 95\%$ I.C, para avaliar se os valores de P_{ST} eram significativamente diferentes de F_{ST} . Foi efetuada uma análise multivariada de variância (MANOVA) para testar se os centroides das médias populacionais eram significativamente diferentes umas das outras. Pressupostos da MANOVA foram conferidos antes da análise, e três machos e duas fêmeas foram excluídos da análise por serem considerados "outliers" multivariados, que foi verificado com a biblioteca "mvoutlier" no R 2.14.0 (Filzmoser & Gschwandtner, 2011). MANOVAs foram feitas separadamente para cada sexo e acompanhadas de análises discriminantes. Erros de classificação incorreta das análises discriminantes foram calculados utilizando 1000 replicações de "bootstrap" usando a biblioteca "ipred" no R 2.14.0 (Peters & Hothorn, 2012).

Resultados

Impacto da introdução na diversidade genética

As populações brasileiras do pardal apresentaram riqueza alélica ($t = -3,27$, $gl = 8$, $p = 0,01$), riqueza privada alélica ($t = -5,63$, $gl = 8$, $p < 0,01$), e heterozigosidade

esperada (U_{He}) ($t = -3,80$, $gl = 8$, $p < 0,01$; veja Tabela 2.1 para média e desvios padrões (dp)) significativamente menores do que as populações europeias de pardal. As mesmas diferenças significativas também ocorreram quando apenas três loci foram usados para calcular a riqueza alélica e riqueza alélica privada (respectivamente: $t = -3,55$, $gl = 8$, $p < 0,01$; $t = -4,49$, $gl = 8$, $p < 0,01$; veja Tabela 2.1 para a média e dp). No entanto, não houve uma diferença significativa no número médio de alelos ($t = -1,47$, $gl = 3,09$, $p = 0,23$), heterozigosidade observada ($t = -1,31$, $gl = 8$, $p < 0,23$) e F_{IS} ($t = -0,81$, $gl = 8$, $p = 0,44$; veja Tabela 2.1 para média e dp) entre populações de pardal introduzidas (Brasil) e nativas (Europa). Aparentemente, nenhuma das populações de pardal do Brasil (região introduzida) parece ter sido sujeita a um drástico declínio no tamanho populacional após a introdução, uma vez que nenhuma delas apresentou um efeito de gargalo populacional (menor probabilidade de Wilcoxon unicaudal - excesso de heterozigosidade - de 0,22). Na região introduzida do Brasil, não houve correlação entre o tempo, desde a colonização do pardal nas novas localidades com qualquer um dos índices de diversidade genética (N_a : $r = -0,02$, $gl = 4$, $p = 0,97$; A_r : $r = -0,01$, $gl = 4$, $p = 0,99$; P_{ar} : $r = 0,24$, $gl = 4$, $p = 0,64$; H_o : $r = 0,15$, $gl = 4$, $p = 0,78$). Portanto, os resultados não suportam um cenário de gargalos populacionais sequenciais durante a expansão do pardal no Brasil.

Tabela 2.1: Localidades amostradas do Brasil (introduzida) e Europa (nativa) com o número de indivíduos com levantamento de genótipos (N) e capturados (em parêntese) dos quais há dados morfológicos, latitude e longitude em graus, ano em que o pardal (*Passer domesticus*) chegou na localidade amostrada, média do número de alelos (Na), riqueza alélica (Ar), riqueza alélica particular (Par), heterozigosidade observada (Ho), heterosigosidade não enviesada (UHe) e medida de desvio da proporção de Hardy-Weinberg (F_{IS}). Valores negritos são significativamente diferentes ($p < 0,05$).

| Localidade | N | Longitude | Latitude | Ano | Na | Ar | Ar6 ¹ | Ar3 ² | Par | Par6 ³ | Par3 ⁴ |
|----------------------|---------|-----------|-----------|------|--------------|--------------|--------------------|--------------------|-------------|--------------------|--------------------|
| Introduzida | | | | | | | | | | | |
| Brasília | 15 (20) | 47° 53' W | 15° 47' S | 1957 | 12,00 | 11,65 | 8,73 | 6,98 | 1,63 | 1,36 | 0,00 |
| Cáceres | 15 (31) | 57° 41' W | 16° 05' S | 1998 | 11,17 | 10,85 | 8,26 | 7,75 | 0,84 | 1,07 | 0,00 |
| Belém | 15 (32) | 48° 29' W | 01° 27' S | 1978 | 11,83 | 11,46 | 8,50 | 7,69 | 1,8 | 1,46 | 0,11 |
| Recife | 15 (27) | 34° 55' W | 08° 05' S | 1963 | 11,33 | 11,23 | 8,33 | 7,55 | 0,93 | 1,35 | 0,33 |
| Niterói ⁵ | 15 (22) | 43° 08' W | 22° 54' S | 1905 | 12,00 | 11,65 | 8,58 | 6,92 | 1,64 | 1,69 | 0,27 |
| Canoas | 15 (22) | 51° 11' W | 29° 55' S | 1925 | 10,50 | 10,16 | 7,53 | 5,94 | 0,98 | 0,89 | 0,00 |
| Média ± dp | - | - | - | - | 11,47 ± 0,59 | 11,17 ± 0,57 | 8,32 ± 0,42 | 7,13 ± 0,69 | 1,30 ± 0,43 | 1,30 ± 0,28 | 0,11 ± 0,28 |
| Nativa | | | | | | | | | | | |
| Suécia | 15 | 13° E | 55° N | NA | 11,50 | NA | 8,88 | 8,00 | NA | 2,66 | 0,77 |
| Bulgária | 11 | 26° E | 44° N | NA | 10,50 | NA | 8,92 | 8,77 | NA | 2,16 | 0,65 |
| Itália | 25 | 14° E | 41° N | NA | 17,67 | NA | 10,02 | 8,45 | NA | 3,34 | 1,30 |
| Espanha | 21 | 06° W | 39° N | NA | 18,00 | NA | 10,48 | 9,64 | NA | 3,51 | 1,83 |
| Média ± dp | - | - | - | - | 13,90 ± 3,97 | - | 9,57 ± 0,80 | 8,57 ± 0,69 | - | 2,92 ± 0,62 | 1,14 ± 0,54 |

Continuação da Tabela 2.1

| Localidade | N | Longitude | Latitude | Ho | UHe | F_{IS} |
|----------------------|---------|-----------|-----------|-------------|--------------------|-------------|
| Introduzida | | | | | | |
| Brasília | 15 (20) | 47° 53' W | 15° 47' S | 0,81 | 0,89 | 0,08 |
| Cáceres | 15 (31) | 57° 41' W | 16° 05' S | 0,77 | 0,79 | 0,03 |
| Belém | 15 (32) | 48° 29' W | 01° 27' S | 0,80 | 0,83 | 0,05 |
| Recife | 15 (27) | 34° 55' W | 08° 05' S | 0,71 | 0,84 | 0,16 |
| Niterói ⁵ | 15 (22) | 43° 08' W | 22° 54' S | 0,84 | 0,84 | -0,01 |
| Canoas | 15 (22) | 51° 11' W | 29° 55' S | 0,70 | 0,76 | 0,08 |
| Média ± dp | - | - | - | 0,77 ± 0,06 | 0,82 ± 0,04 | 0,07 ± 0,06 |
| Nativa | | | | | | |
| Suécia | 15 | 13° E | 55° N | 0,75 | 0,89 | 0,17 |
| Bulgária | 11 | 26° E | 44° N | 0,83 | 0,89 | 0,08 |
| Itália | 25 | 14° E | 41° N | 0,90 | 0,91 | 0,02 |
| Espanha | 21 | 06° W | 39° N | 0,81 | 0,93 | 0,13 |
| Média ± dp | - | - | - | 0,82 ± 0,06 | 0,91 ± 0,01 | 0,09 ± 0,06 |

1 – riqueza alélica usando 6 loci

2 – riqueza alélica usando 3 loci

3 – riqueza alélica particular usando 6 loci

4 – riqueza alélica particular usando 3 loci

5 – Cidade mais próxima ao local de soltura

Diferenciação genética populacional

A diferenciação genética entre as populações do pardal da Europa foi muito baixa, tanto globalmente (F_{ST} entre as populações europeias = 0,019, I.C. de 95%: 0,010-0,031), quanto comparadas par-a-par (de 0,0043 a 0,0328; Tabela 2.2). No entanto, todos os valores de F_{ST} par-a-par foram significativamente diferentes para todas as populações europeias, com exceção da Itália e Espanha. Valores de D_{est} para as diferentes populações europeias foram altos (Tabela 2.2), o que sugere que há uma diferenciação genética entre as populações de pardal da Europa.

Tabela 2.2: Valores de F_{ST} par-a-par para populações de pardal (*Passer domesticus*) da Europa (diagonal abaixo), valores em negrito são significativamente diferentes de zero após correção de Bonferroni ($p \leq 0,0083$) e valores harmônicos de D_{est} (diagonal de cima).

| | Suécia | Bulgária | Itália | Espanha |
|----------|---------------|---------------|--------|---------|
| Suécia | - | 0,2000 | 0,2002 | 0,1210 |
| Bulgária | 0,0258 | - | 0,2844 | 0,2491 |
| Itália | 0,0219 | 0,0328 | - | 0,0461 |
| Espanha | 0,0176 | 0,0262 | 0,0043 | - |

Para o Brasil, a diferenciação genética também foi muito baixa, tanto globalmente (F_{ST} entre as populações brasileiras = 0,028, I.C. de 95%: 0,016-0,046), quanto comparadas par-a-par (de 0,0050 a 0,0695; Tabela 2.3). No entanto, duas populações, Canoas e Niterói, foram significativamente diferentes de todas as outras populações, e o valor de F_{ST} entre elas foi o maior entre todos os valores par-a-par (0,0695). Canoas está no Sul do Brasil, enquanto que Niterói está a menos de 10 km do Rio de Janeiro (em linha reta cruzando a Bahia de Guanabará), onde os pardais foram inicialmente soltos (Figura 2.1). As populações de Belém e Recife também apresentaram uma diferenciação genética significativa. Os valores par-a-par de D_{est} mostraram um padrão semelhante aos valores de F_{ST} (Tabela 2.3), variando de 0,0161 a 0,2510 e foram altamente correlacionadas com F_{ST} (Mantel r

= 0,79, $p = 0,013$, 1000 randomizações), novamente, Niterói e Canoas tiveram o maior valor de D_{est} .

Tabela 2.3: Valores de F_{ST} par-a-par para populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (diagonal abaixo), valores em negrito são significativamente diferentes de zero após correção de Bonferroni ($p \leq 0,0033$) e valores harmônicos de D_{est} (diagonal de cima).

| | Brasília | Cáceres | Belém | Recife | Niterói ¹ | Canoas |
|----------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------------|--------|
| Brasília | - | 0,0580 | 0,1233 | 0,0558 | 0,1221 | 0,1646 |
| Cáceres | 0,0355 | - | 0,0161 | 0,0532 | 0,1888 | 0,0878 |
| Belém | 0,0235 | 0,0050 | - | 0,0803 | 0,1112 | 0,1382 |
| Recife | 0,0183 | 0,0098 | 0,0128 | - | 0,1130 | 0,1644 |
| Niterói ¹ | 0,0405 | 0,0313 | 0,0175 | 0,0278 | - | 0,2510 |
| Canoas | 0,0400 | 0,0316 | 0,0361 | 0,0268 | 0,0695 | - |

1 – Cidade mais próxima do local de soltura no Brasil

Os resultados da análise de F_{ST} e D_{est} sugerem a existência de uma diferenciação genética entre as populações do Brasil. No entanto, isso é improvável por duas razões. Primeiro, não ocorreu um isolamento por distância, como evidenciado pela correlação negativa não-significativa entre diferenciação genética e distância geográfica (F_{ST} : r de Mantel = -0,38, $p = 0,13$, 1000 randomizações (Figura 2.2A); D_{est} : r de Mantel = -0,05, $p = 0,57$, 1000 randomizações (Figura 2.2B)). Segundo, todas as populações brasileiras formaram um cluster genético na análise de agrupamento Bayesiano (média de $LNP(D) = -2796,52 \pm 0,32$ (dp) para $K = 1$, enquanto que para $K = 2$ média de $LNP(D) = -2945,38 \pm 89,25$ (dp)). Em suporte à inferência de $K = 1$, gráficos dos valores de alfa eram instáveis para os diferentes $K > 1$ e os gráficos Q mostraram indivíduos igualmente miscigenados, o que sugere que não existe uma estrutura populacional forte para o pardal no Brasil.

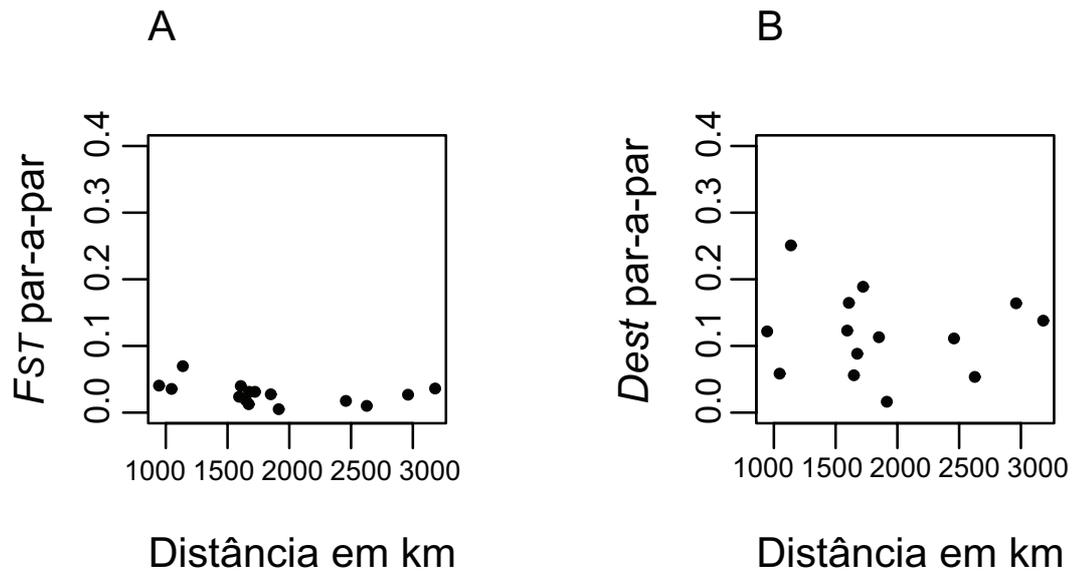


Figura 2.2: Estimativas par-a-par de F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984) calculadas usando FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 1995) com relação à distância geográfica em km entre as populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (A); e média harmônica de D_{est} par-a-par calculada usando SMOGD (Crawford, 2010) com relação à distância geográfica em km entre as populações de pardal do Brasil (B).

Diferenciação morfométrica no Brasil

Em geral, não houve uma relação entre divergência fenotípica (P_{ST}) com diferenciação genética (F_{ST} ; Tabela 2.4). Entretanto, no caso das fêmeas, algumas das características foram correlacionadas com a distância entre as populações (Figura 2.3A, 2.3B e 2.3C), e algumas com a média harmônica de D_{est} (Figura 2.3D, 2.3E e 2.3F). Quando P_{ST} foi comparado com valor global de F_{ST} , a maioria das características morfométricas tanto de machos quanto de fêmeas apresentou um valor médio de P_{ST} (I.C de 95% não sobrepôs com F_{ST} global) maior do que de variação genética neutra (Figura 2.4), o que sugere que a influência de deriva genética na divergência fenotípica foi mínima.

Tabela 2.4: Correlações de Mantel (r) entre a divergência fenotípica (P_{ST}) de seis populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (Brasília, Cáceres, Belém, Recife, Niterói e Canoas) com a distância entre elas em km e diferenciação genética medida com F_{ST} no FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995) e D_{est} no SMOGD (Crawford, 2010). Valores em negritos são significativos ($p < 0,05$).

| Característica (P_{ST}) | Distância (km) | | F_{ST} | | D_{est} | |
|-----------------------------|----------------|---------------|----------|--------|---------------|---------------|
| | r | p | r | p | r | p |
| Fêmeas | | | | | | |
| Comprimento do tarso | -0,3891 | 0,8748 | 0,1716 | 0,3737 | -0,1218 | 0,5088 |
| Comprimento da asa | 0,1202 | 0,3032 | 0,3277 | 0,0637 | 0,4489 | 0,0271 |
| Altura do bico | 0,2001 | 0,2474 | 0,5313 | 0,0700 | 0,7241 | 0,0085 |
| Largura do bico | 0,1170 | 0,3878 | -0,4456 | 0,8979 | -0,3988 | 0,8904 |
| Comprimento do bico | 0,5184 | 0,0391 | -0,3524 | 0,8112 | -0,1570 | 0,5820 |
| Comprimento da cauda | -0,1744 | 0,7476 | 0,3663 | 0,0894 | 0,4692 | 0,0499 |
| Brilho do peito | 0,4019 | 0,0483 | 0,0644 | 0,4038 | 0,2921 | 0,0985 |
| UV-chroma do peito | 0,8176 | 0,0033 | -0,4164 | 0,9480 | -0,1297 | 0,6875 |
| Brilho do dorso | -0,6061 | 0,9942 | 0,2069 | 0,3077 | -0,1458 | 0,6399 |
| UV-chroma do dorso | 0,1391 | 0,3597 | -0,1914 | 0,7162 | -0,2088 | 0,7152 |
| Machos | | | | | | |
| Comprimento do tarso | -0,3263 | 0,8371 | 0,1623 | 0,3724 | -0,1552 | 0,6018 |
| Comprimento da asa | -0,3398 | 0,9271 | 0,3931 | 0,0867 | 0,3846 | 0,0651 |
| Altura do bico | 0,3757 | 0,1044 | -0,2317 | 0,7218 | 0,0706 | 0,4027 |
| Largura do bico | 0,1162 | 0,3231 | -0,2612 | 0,8166 | -0,1976 | 0,7555 |
| Comprimento do bico | 0,0242 | 0,5376 | -0,4327 | 0,8717 | -0,6119 | 1,0000 |
| Comprimento da cauda | -0,6521 | 0,9921 | 0,2035 | 0,3576 | 0,0228 | 0,3899 |
| Brilho do peito | 0,0201 | 0,5224 | -0,2945 | 0,7443 | -0,0147 | 0,4444 |
| UV-chroma do peito | 0,1221 | 0,3268 | -0,0013 | 0,5347 | 0,1695 | 0,2882 |
| Brilho do dorso | -0,6479 | 1,0000 | 0,3219 | 0,1461 | 0,1254 | 0,3419 |
| UV-chroma do dorso | 0,1847 | 0,2535 | -0,5773 | 0,9811 | -0,7576 | 0,9983 |

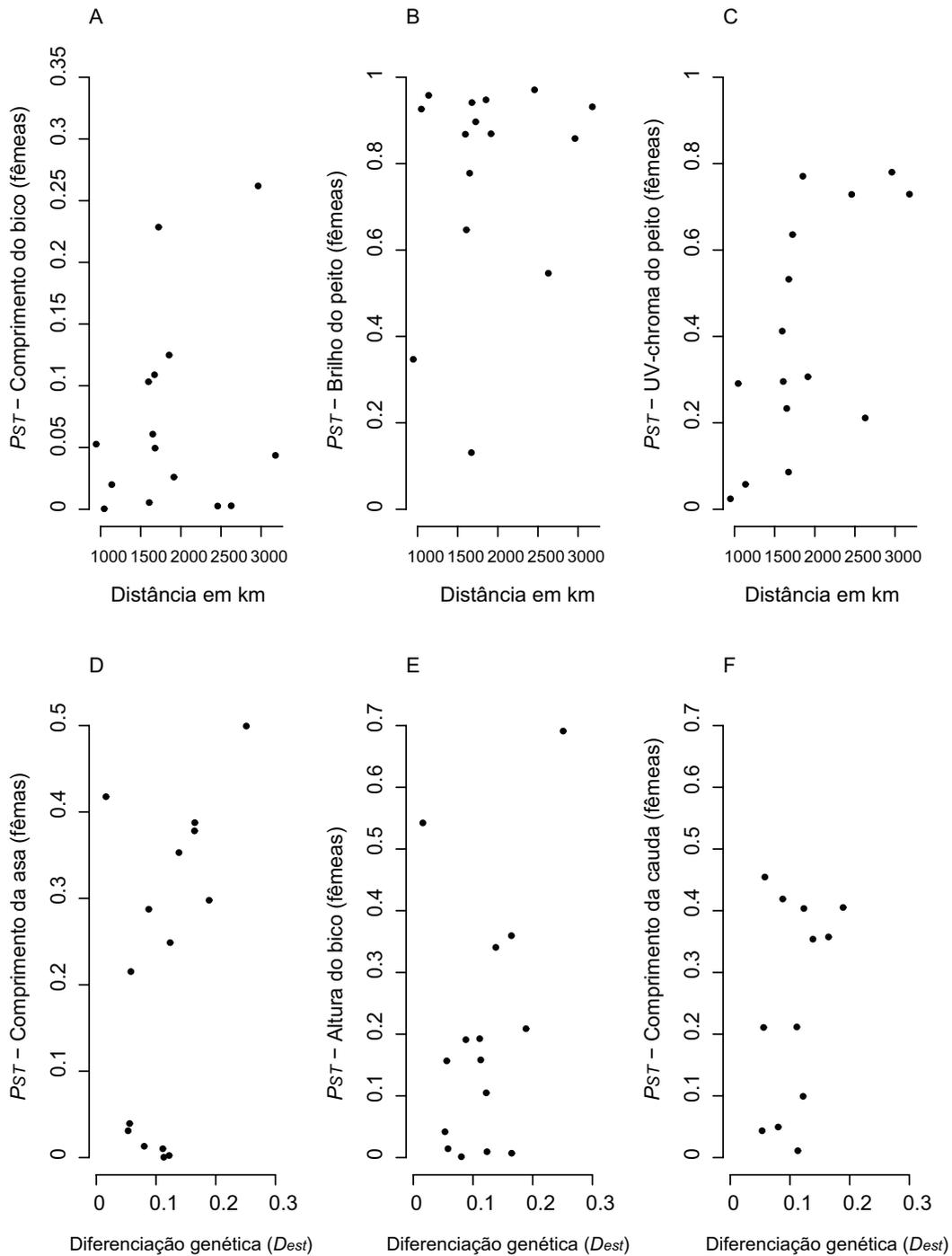


Figura 2.3: Correlações significativas, testes de Mantel com 1000 randomizações, entre distância em km e divergência fenotípica (P_{ST}) de fêmeas de pardais (*Passer domesticus*) do Brasil para as seguintes características: (A) comprimento de bico, r de Mantel = 0,52, p = 0,039; (B) brilho do peito, r de Mantel = 0,40, p = 0,048; e (C) UV-chroma do peito, r de Mantel = 0,82, p = 0,003; e correlações significativas entre diferenciação genética medida pela média harmônica de Jost (D_{est}) e divergência fenotípica (P_{ST}) de fêmeas de pardais do Brasil para as seguintes características: (D) comprimento de asa, r de Mantel = 0,45, p = 0,027; (E) altura do bico, r de Mantel = 0,72, p = 0,008; e (F) comprimento da cauda, r de Mantel = 0,47, p = 0,050.

Das três características das fêmeas que foram significativamente correlacionadas com D_{est} (Figura 2.3), P_{ST} do comprimento da asa se sobrepôs com F_{ST} , enquanto que altura de bico apresentou um valor de P_{ST} muito próximo do I.C de 95% de F_{ST} , o que indica que essas características possam ter tido uma maior influência de deriva genética (Figura 2.4A).

As populações do pardal do Brasil apresentaram uma morfometria significativamente diferente tanto para fêmeas quanto para machos, uma vez que foi encontrada uma diferença significativa entre os centroides das populações (Fêmeas: traço de *Pillai* = 2,246, $gl = 55, 245$, $F = 3,633$, $p < 0,001$; Machos: traço de *Pillai* = 1,897, $gl = 55, 370$, $F = 4,113$, $p < 0,001$). Análise discriminante sugere que as fêmeas agrupam da seguinte forma: (a) Norte/Nordeste (Belém e Recife, respectivamente) separados das outras populações pela variável canônica I (Figura 2.5A); (b) Centro/Sudeste (Brasília e Niterói, respectivamente) separados das populações restantes pela variável canônica III (Figura 2.5A); e (c) Centro-Oeste/Sul (Cáceres e Canoas, respectivamente; Figura 2.5A; veja Figura 2.1 para posição geográfica das populações). As variáveis mais importantes na separação das populações estão relacionadas à plumagem, onde populações do Norte/Nordeste do Brasil apresentaram maior UV-chroma para a plumagem do peito e do dorso (alta reflectância de UV), enquanto que fêmeas do Centro/Sudeste apresentaram baixo UV-chroma (variável canônica III) quando comparado a fêmeas do Centro-Oeste (veja Tabela 2.5 para os coeficientes das características morfométricas nas funções canônicas discriminantes). Entretanto, a eficiência de classificação dos indivíduos no grupo correto foi baixa com erro de classificação (1000 randomizações) de “bootstrap” de $49.170\% \pm 0.0001\%$.

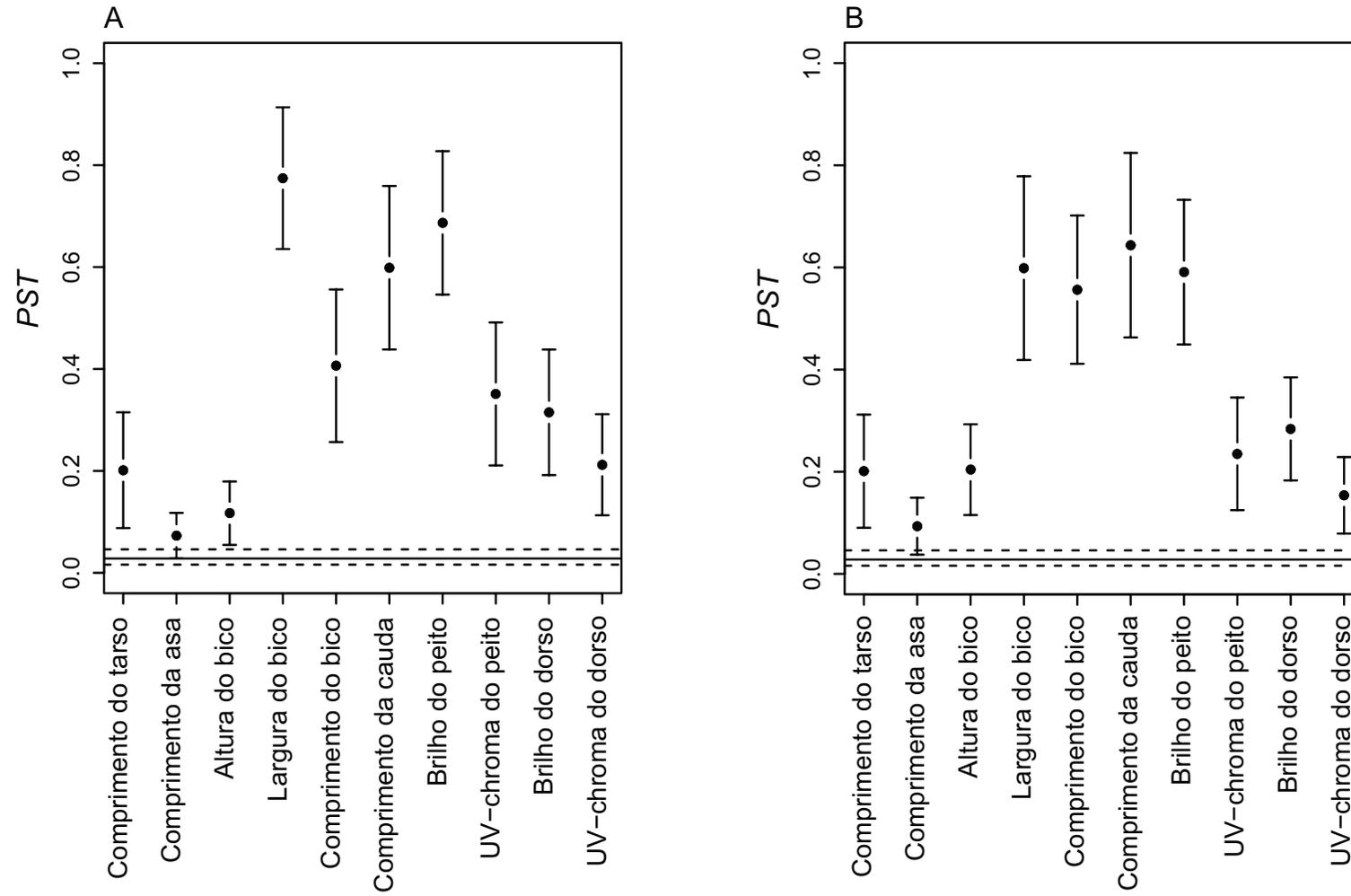


Figura 2.4: Média de divergência fenotípica (P_{ST}) par-a-par e intervalo de confiança de 95% para: fêmeas (A) e machos (B). Linha preta representa o valor global de F_{ST} para seis populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil e linhas pontilhadas representam o intervalo de confiança de 95%. F_{ST} foi calculado usando FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995).

Tabela 2.5: Coeficientes das funções discriminantes canônicas para as diferentes variáveis morfométricas e a proporção de variância explicada por cada função discriminante canônica. Foram utilizadas seis populações de pardal (*Passer domesticus*) do Brasil (Brasília, Cáceres, Belém, Recife, Niterói e Canoas) e as análises discriminantes foram feitas separadamente para machos e fêmeas.

| Variável morfométrica | Fêmeas | | | Machos | | |
|------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | LD1 | LD2 | LD3 | LD1 | LD2 | LD3 |
| Comprimento do tarso | -0,16 | 0,91 | -0,11 | -0,64 | 0,01 | -0,08 |
| Comprimento da asa | -0,22 | -0,30 | 0,10 | 0,16 | -0,10 | 0,00 |
| Altura do bico | 0,76 | -0,94 | -1,23 | -0,43 | -0,22 | 1,50 |
| Largura do bico | -0,13 | -0,56 | -0,09 | 1,11 | 2,03 | 0,25 |
| Comprimento do bico | -0,67 | -0,65 | 0,03 | 0,01 | -0,63 | 0,34 |
| Comprimento da cauda | -0,06 | 0,07 | 0,00 | -0,19 | -0,12 | -0,14 |
| Comprimento do corpo | 0,03 | 0,01 | -0,09 | -0,09 | 0,00 | 0,08 |
| Brilho do peito | 0,52 | 0,18 | -0,20 | -0,06 | 0,06 | 0,20 |
| UV-chroma do peito | 9,96 | 4,41 | -11,82 | -8,80 | -12,39 | -7,96 |
| Brilho do dorso | -0,15 | -0,78 | -0,27 | 0,19 | -0,40 | 0,36 |
| UV-chroma do dorso | 26,85 | 3,10 | 27,41 | 1,84 | 28,57 | -24,97 |
| Proporção de variância | 40,32% | 35,96% | 13,53% | 45,36% | 23,95% | 20,84% |

No caso dos machos, as populações não diferenciaram tanto como no caso das fêmeas, e a análise discriminante conseguiu separar apenas os machos pertencentes à Brasília (Figura. 2.5B). A análise discriminante não foi capaz de diferenciar as outras populações e no geral houve um alto erro de classificação por “bootstrap” (1000 randomizações) de $48,620\% \pm 0,002\%$. Plumagem, novamente, foi a principal característica responsável na diferenciação dos pardais machos de Brasília, os quais apresentaram alto valor de UV-chroma do peito (Tabela 2.5).

Discussão

As populações de pardal do Brasil apresentaram uma diversidade genética menor do que as populações europeias ancestrais. Entretanto, não foram encontradas evidências de ocorrência de gargalos populacionais recentes ou de ocorrência de eventos fundadores sequenciais durante o processo de expansão do pardal no

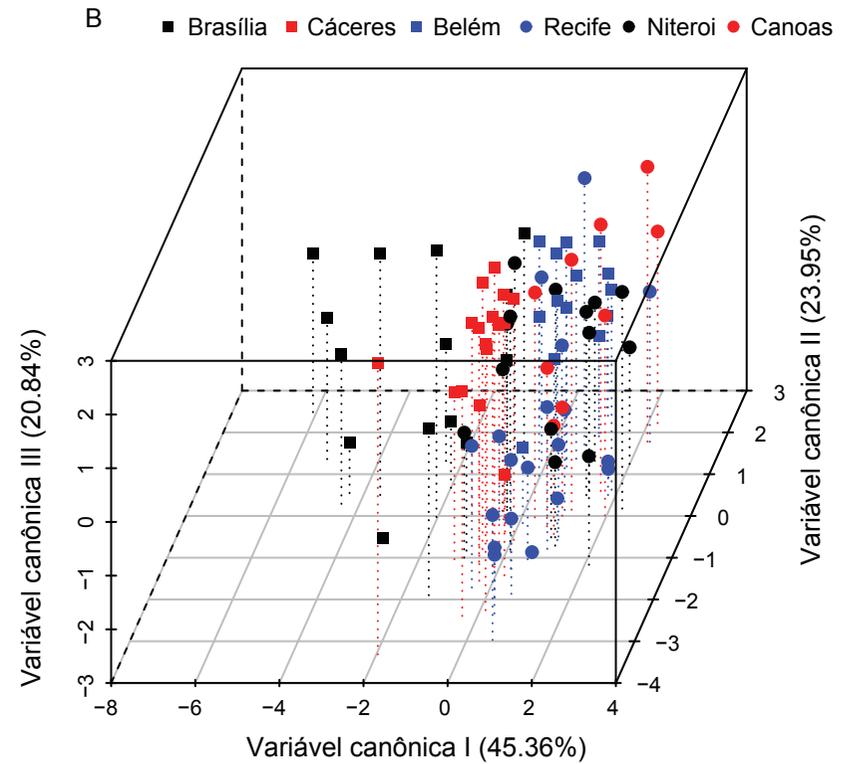
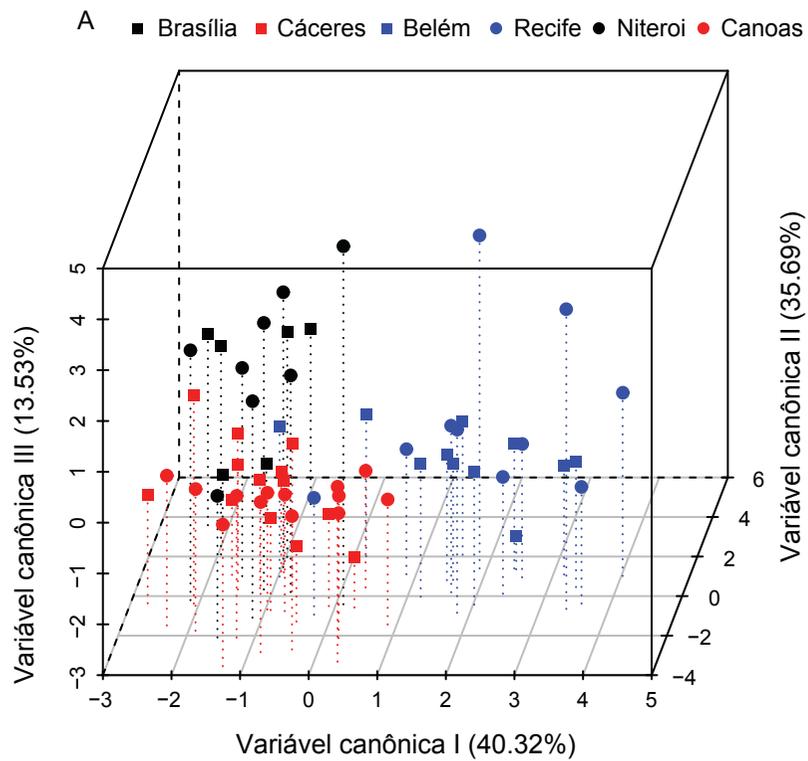


Figura 2.5: Distribuição das seis populações de pardal (*Passer domesticus*) amostradas no espaço multivariado morfológico das funções discriminantes para: fêmeas (A) e machos (B). Para localidades veja Figura 2.1.

Brasil. Também foi encontrada uma ausência de estruturação genética (ou no máximo, uma estruturação genética fraca) entre as populações brasileiras, o que indica que o processo de expansão ocorreu com pouca influência de deriva genética. Adicionalmente, as populações brasileiras de pardal foram diferentes morfometricamente uma das outras e a divergência fenotípica (P_{ST}), no geral, foi sempre mais alta que o esperado por marcadores genéticos neutros (F_{ST}).

Diversidade genética

Riqueza alélica (A_r), riqueza alélica particular (Par) e heterozigosidade imparcial esperada (U_{He}) foram menores para as populações de pardal introduzidas no Brasil que para as populações nativas da Europa. Estes resultados estão de acordo com outros eventos de introdução de aves e com os pressupostos do efeito fundador (Baker & Moeed, 1987; St Louis & Barlow, 1988; Merilä *et al.*, 1996; Cabe, 1998; Hawley *et al.*, 2006). Entretanto, heterozigosidade observada (H_o), número de alelos (N_a) e endogamia (F_{IS}) não diferiram das populações nativas europeias. Além disso, não foram encontradas evidências de que as populações brasileiras de pardal passaram por um gargalo populacional. Portanto, quando o pardal foi introduzido no Brasil, aparentemente não houve um gargalo populacional forte e/ou logo após sua introdução houve um aumento rápido do tamanho populacional, assim reduzindo os efeitos de deriva genética (Nei *et al.*, 1975; Wares *et al.*, 2005). Em suporte a esta ideia, não houve uma correlação positiva entre o tempo de colonização (idade das populações) com diversidade genética das populações brasileiras, o que sugere que eventos fundadores sequenciais não ocorreram durante a expansão do pardal no Brasil.

Estudos referentes ao processo de introdução de pardal em outras localidades apresentam resultados díspares quanto à quantidade de diversidade

genética perdida. Por exemplo, populações introduzidas de pardal na Austrália e Nova Zelândia apresentaram uma redução no número de alelos quando comparadas às populações nativas do Reino Unido, mas apenas as populações da Nova Zelândia tiveram uma menor heteroziguidade (Parkin & Cole, 1985). Na América do Norte, as populações de pardal tiveram uma diversidade genética similar às populações nativas da Europa, enquanto que populações introduzidas no Quênia apresentaram baixos níveis de diversidade genética (Schrey *et al.*, 2011). Uma possível explicação para as diferenças encontradas entre as distintas regiões introduzidas, é que estas podem ter tido diferentes pressões de propágulo durante a soltura do pardal. Se este for o caso, espera-se que as regiões introduzidas decorridas de baixas pressões de propágulos apresentem perdas genéticas significativas, já as regiões introduzidas provenientes de uma alta pressão de propágulo não devem apresentar uma redução de diversidade genética (Allendorf & Lundquist, 2003; Dlugosch & Parker, 2008). De fato este parece ser o caso, uma vez que as populações do pardal da América do Norte, que não apresentaram uma redução na diversidade genética, tiveram mais de 1000 indivíduos introduzidos e vários eventos de soltura (Long, 1981), enquanto que populações da Austrália e Nova Zelândia, ambas com mais de 300 indivíduos soltos durante vários eventos de soltura (Long, 1981), e do Brasil, com apenas um evento de soltura de 200 indivíduos de pardais (Sick, 1997), apresentaram perdas significativas de diversidade genética. Portanto, uma alta pressão de propágulo reduz os efeitos perniciosos associados com gargalos populacionais, o que permite uma retenção substancial de diversidade genética (Nei *et al.*, 1975), principalmente se não houver gargalos ou eventos fundadores sucessivos durante a expansão (Dlugosch & Parker, 2008; Excoffier *et al.*, 2009), o que aparenta ser o caso da expansão do

pardal da América do Norte (Schrey *et al.*, 2011) e também parece ser o caso para as populações de pardal do Brasil.

Diferenciação genética populacional do pardal no Brasil

Foi encontrada uma baixa diferenciação genética entre as populações brasileiras do pardal. Parece que das seis populações amostradas apenas duas, Canoas e Niterói, são geneticamente diferentes de todas as outras populações. Canoas, que se encontra no sul do Brasil (Figura 2.1), pode ter influências de outras expansões do pardal. Por exemplo, 20 pares de pardais foram introduzidos em Buenos Aires, Argentina, em 1872 (Long, 1981) e em 1888 o pardal já haviam chegado no Uruguai (Sick, 1959), ambos os países fazem fronteiras com o sul do Brasil. É possível que populações do pardal do sul do Brasil sejam uma miscigenação de duas frentes de expansão, uma frente norte de Buenos Aires e uma frente sul do Rio de Janeiro, o que explicaria o motivo dessa população ser geneticamente diferente das outras populações brasileiras. Entretanto, Canoas foi a população que apresentou uma maior perda de diversidade genética (Tabela 2.1), o que não está de acordo com o esperado, caso esta tenha tido um processo de miscigenação populacional. Portanto, pode ser que a população de pardal da cidade de Canoas seja de uma fonte diferente de pardais. Para testar se Canoas realmente teve uma influência genética de uma outra frente de expansão, populações tanto do Uruguai como da Argentina precisariam ser amostradas.

Embora a cidade de Niterói seja próxima do Rio de Janeiro, estas cidades estão separadas uma da outra pela Bahia de Guanabara, um grande corpo d'água que o pardal precisariam atravessar, ou alternativamente, ir por um caminho mais longo por via terrestre. Sendo assim, é possível que a população do pardal de Niterói tenha tido uma maior influência de deriva genética quando comparada a

outras populações, caso a colonização de Niterói tenha ocorrido antes do pardal conseguir alcançá-la por uma via terrestre. Portanto, Niterói pode não ser uma boa representação da população do pardal que inicialmente colonizou (população fundadora do pardal do Brasil) o Rio de Janeiro. Entretanto, mesmo que Canoas e Niterói sejam consideradas geneticamente diferentes das outras populações do Brasil de acordo com a análise de F_{ST} , STRUCTURE identificou apenas um cluster genético para todas as populações brasileiras do pardal, o que indica uma ausência ou fraca diferenciação genética na região introduzida do Brasil. Em suporte à esta conjectura, não foi encontrado um isolamento por distância entre as populações, e a variação dos valores de F_{ST} foi baixa, o que sugere uma baixa influência de deriva genética (Hutchison & Templeton, 1999; Ramakrishnan *et al.*, 2010). Estes resultados indicam que: (1) a população originária era geneticamente homogênea antes da introdução (i.e., consistente com um evento de soltura); e (2) o processo de expansão provavelmente ocorreu com grande crescimento populacional e grandes tamanhos de propágulo originários da própria região introduzida, os quais reduziram os efeitos da deriva genética. Portanto, as populações de pardal do Brasil são quase que panmíticas e geneticamente homogêneas. Nas outras regiões introduzidas, as populações do pardal também apresentaram uma baixa diferenciação genética (Parkin & Cole, 1985; Schrey *et al.*, 2011), com exceção da Austrália onde as populações foram significativamente mais diferenciadas quando comparadas às populações do pardal da Nova Zelândia e Grã-Bretanha (região fonte mais provável). Logo, baixa influência de deriva genética aparenta ser uma característica comum do processo de expansão do pardal nas regiões introduzidas.

Uma possível explicação para a baixa influência de deriva genética nas populações do pardal das regiões introduzidas, é que talvez não tenha havido

tempo suficiente para ação completa da deriva genética, uma vez que a maioria das introduções ocorreram a partir de 1850 (Long, 1981). No entanto, pardais são aves sedentárias em sua região nativa com uma distância de dispersão média de 2 km de sua colônia natal (Anderson, 2006) onde as fêmeas são as que mais dispersam, e populações da região nativa também apresentam uma baixa diferenciação genética (Kekkonen *et al.*, 2010; Schrey *et al.*, 2011). Portanto, fluxo gênico pode ser relativamente alto nessa espécie, embora recentemente tenha havido um aumento na diferenciação genética por causa de fragmentação e declínio populacionais dos pardais na Europa (Kekkonen *et al.*, 2011). Dados referentes à distância de dispersão estão disponíveis para região introduzida da América do Norte, onde o pardal também apresentam uma pequena distância de dispersão similar à região nativa (Anderson, 2006). Se os pardais das outras regiões introduzidas também apresentarem distâncias de dispersão similares à de sua região nativa, o que pode ser o caso, e se a distância de colonização de novas localidades também for associada a essa pequena distância de dispersão, é possível que a expansão do pardal nas regiões introduzidas (Brasil, América do Norte e Nova Zelândia) tenha sido um processo contíguo com alto fluxo gênico entre as novas populações fundadoras.

Diferenciação morfométrica do pardal no Brasil

Com relação aos machos, não foi encontrada uma correlação entre diferenciação fenotípica (P_{ST}) com distância geográfica ou com diferenciação genética medida tanto com F_{ST} ou D_{est} . Além disso, para todas as características morfométricas, os machos tiveram uma média de diferenciação fenotípica (P_{ST}) maior que F_{ST} global, com exceção do comprimento da asa, o que indica um papel predominante de seleção ao invés de deriva genética na divergência fenotípica entre os pardais

machos do Brasil. Para as fêmeas, encontrou-se uma correlação positiva entre diferenciação genética, quando usou-se a métrica D_{est} ao invés de F_{ST} , com comprimento da asa, altura do bico e comprimento da cauda, o que sugere uma ação predominante da deriva genética na divergência fenotípica dessas variáveis morfométricas das fêmeas. Em apoio a essa ideia, a divergência de comprimento da asa e altura do bico não foi maior do que esperado por marcadores de genes neutros (F_{ST}). Entretanto, para todas as outras características morfométricas das fêmeas, P_{ST} foi maior do que F_{ST} o que indica um maior papel de seleção do que deriva genética. Estes resultados estão de acordo com o padrão de genética espacial encontrado para esse estudo que foi de baixa diferenciação genética.

Como esperado pelo cenário acima, foram encontradas diferenças morfométricas significativas entre as populações, e pelo menos no caso das fêmeas, existe uma subdivisão regional: Norte/Nordeste; Centro-Oeste/Sul; e Centro/Sudeste, enquanto que nos machos apenas uma população (Brasília) se destacou das outras. O fato das fêmeas apresentarem uma maior estruturação morfométrica é corroborado por algumas variáveis morfométricas das fêmeas (comprimento do bico, brilho do peito, UV-chroma do peito) estarem correlacionadas positivamente com distância geográfica. Uma possível explicação do porquê das fêmeas apresentarem uma maior divergência fenotípica, seria a possibilidade das fêmeas estarem sob uma pressão seletiva maior quando comparada aos machos, por exemplo serem mais suscetíveis a temperatura. A análise de $P_{ST}-F_{ST}$ revela que existem diferenças nas divergências morfométricas com relação ao gênero, por exemplo, o comprimento do bico é mais divergente nos machos, enquanto que a largura do bico é mais divergente nas fêmeas, porém isso não significa que a intensidade de seleção seja diferente, apenas que machos e

fêmeas possuem diferentes regimes de seleção. Alternativamente, caso as fêmeas tenham uma maior herdabilidade, como já foi mostrado para outras populações do pardal (Jensen *et al.*, 2003), espera-se que haja uma maior resposta à seleção, mesmo que as pressões seletivas sejam as mesmas para machos e fêmeas (Allendorf & Luikart, 2007), o que explicaria a maior divergência fenotípica encontrada para as fêmeas. Seria interessante testar se há um gradiente latitudinal quanto ao dimorfismo sexual, como já foi mostrado para populações do pardal introduzidas na América do Norte (Johnston & Selander, 1973). A existência de um gradiente de dimorfismo latitudinal poderia ocorrer caso as intensidades de pressão sexual sejam diferentes para os machos de diferentes populações, ou possivelmente por causa de diferenças locais de pressões seletivas que haja separadamente em cada sexo (Badyaev *et al.*, 2000) o que também ajudaria explicar o porquê das fêmeas apresentarem uma maior estruturação morfométrica. Por exemplo, pode ser que certas temperaturas exerçam uma maior pressão sob as fêmeas quando comparado aos machos.

Embora seleção divergente (favorecimento de diferentes fenótipos em diferentes populações) possa ser o mecanismo responsável no desenvolvimento das divergências morfométricas, é difícil discernir se isto é uma resposta genética (microevolução) ou simplesmente uma resposta plástica ao ambiente. No caso deste estudo é mais desafiador ainda fazer essa avaliação porque foi usado P_{ST} ao invés da métrica Q_{ST} que é mais apropriada (Pujol *et al.*, 2008). Portanto, as estimativas de P_{ST} não excluem os efeitos ambientais ou parentais (e.g., diferenças de cuidado parental) nas características morfométricas. No entanto, como não foram encontradas diferenças genéticas significativas entre as populações introduzidas, é mais plausível que as diferenciações morfométricas encontradas no

presente estudo sejam devido à plasticidade fenotípica. Entretanto, se seleção é responsável pela divergência fenotípica, é esperado que essa ocorra de uma maneira preditiva, como por exemplo, adaptações locais quanto ao ambiente abiótico (Whitlock, 2008). Já foi demonstrado que não existe uma correlação entre as características morfométricas do pardal com latitude na América do Sul (Johnston & Selander, 1973), o que poderia indicar uma falta de adaptação local. Entretanto, no estudo de Johnston & Selander (1973), latitude foi usada como uma medida indireta para as variáveis ambientais havendo a necessidade de novos trabalhos que utilizem medidas ambientais obtidas diretamente.

Conclusões

Como esperado, as populações introduzidas de pardal do Brasil apresentaram uma variação genética menor quando comparadas às populações de pardal da região nativa da Europa por causa do efeito fundador. Entretanto, é provável que o processo de expansão do pardal no Brasil ocorreu com uma alta taxa de crescimento populacional e possivelmente alto fluxo gênico, o que permitiu uma retenção substancial de diversidade genética e uma baixa diferenciação genética para as populações introduzidas do Brasil. Foi encontrada uma variação morfométrica significativa entre as populações, e no geral, divergência morfométrica foi maior que divergência genética neutra, o que sugere uma maior influência de seleção ao invés de deriva genética para a maioria das características morfométricas. O uso da análise $P_{ST}-F_{ST}$ sugere que pardais são capazes de responder rapidamente aos novos fatores seletivos que são encontrados nas novas regiões, e que investigações referentes à dimorfismo sexual podem ajudar na elucidação de como as pressões locais se associam à seleção sexual. Além disto, futuros estudos experimentais poderão determinar se a divergência morfométrica

observada no Brasil é devido à microevolução (mudanças nas frequências genotípicas) ou plasticidade fenotípica.

Referências

- Allendorf, F. & Luikart, L. (2003) Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, **17**, 24-30.
- Allendorf, F.W. & Luikart, G. (2007) *Conservation and the Genetics of Populations*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Anderson, T. (2006) *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: from Genes to Populations*. Oxford University Press, New York.
- Badyaev, A., Hill, G., Stoehr, A., Nolan, P. & McGraw, K. (2000) The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. II. Population divergence in relation to local selection. *Evolution*, **54**, 2134-2144.
- Baker, A. (1980) Morphometric differentiation in New Zealand populations of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution*, **34**, 638-653.
- Baker, A.J. (1992) Genetic and morphometric divergence in ancestral European and descendent New Zealand populations of chaffinches (*Fringilla coelebs*). *Evolution*, **46**, 1784-1800.
- Baker, A.J. & Moeed, A. (1987) Rapid genetic differentiation and founder effect in colonizing populations of common mynas (*Acridotheres tristis*). *Evolution*, **41**, 525-538.
- Borges, S.H., Pacheco, J.F. & Whittaker, A. (1996) New records of the house sparrow (*Passer domesticus*) in the Brazilian Amazon. *Ararajuba*, **4**, 116-117.

- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuna, L., Rogers, W.E., Siemann, E. & Prati, D. (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, **144**, 1-11.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Scharer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T. & Guisan, A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10**, 701-709.
- Cabe, P.R. (1998) The effects of founding bottlenecks on genetic variation in the European starling (*Sturnus vulgaris*) in North America. *Heredity*, **80**, 519-525.
- Clegg, S.M., Degnan, S.M., Kikkawa, J., Moritz, C., Estoup, A. & Owens, I.P.F. (2002) Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 8127-8132.
- Cornuet, J.M. & Luikart, G. (1996) Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, **144**, 2001-2014.
- Crawford, N. (2010) SMOGD: software for the measurement of genetic diversity. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 556-557.
- Dawson, D., Burke, T., Hansson, B., Pandhal, J., Hale, M.C., Hinten, G.N. & Slate, J. (2006) A predicted microsatellite map of the passerine genome based on chicken-passerine sequence similarity. *Molecular Ecology*, **15**, 1299-1320.
- Dlugosch, K.M. & Parker, I.M. (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**, 431-449.
- Duncan, R., Blackburn, T. & Sol, D. (2003) The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 71-98.

- Earl, D. & vonHoldt, B. (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, **4**, 359-361.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611-2620.
- Excoffier, L., Laval, G. & Schneider, S. (2005) Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*, **1**, 47-50.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R.J. (2009) Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 481-501.
- Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K. (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567-1587.
- Filzmoser, P. & Gschwandtner, M. (2011) mvoutlier: multivariate outlier detection based on robust methods. *R package version 1.9.4*,
- Goudet, J. (1995) FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, **86**, 485-486.
- Griffith, S.C., Stewart, I.R.K., Dawson, D.A., Owens, I.P.F. & Burke, T. (1999) Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an 'island effect'? *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 303-316.
- Hawley, D., Hanley, D., Dhondt, A. & Lovette, I.J. (2006) Molecular evidence for a founder effect in invasive house finch (*Carpodacus mexicanus*) populations experiencing an emergent disease epidemic. *Molecular Ecology*, **15**, 263-275.

- Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests. *Species Invasion: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and M.S. Gaines), pp. 259-290. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Hubisz, M., Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K. (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology*, **9**, 1322-1332.
- Huey, R.B., Gilchrist, G.W. & Hendry, A.P. (2005) Using invasive species to study evolution: cases studies with *Drosophila* and salmon *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and S.T. Gaines), pp. 139-164. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.
- Huey, R.B., Gilchrist, G.W., Carlson, M.L., Berrigan, D. & Serra, L. (2000) Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, **287**, 308-309.
- Hutchison, D.W. & Templeton, A.R. (1999) Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution*, **53**, 1898-1914.
- Jensen, H., Saether, B.-E., Ringsby, T.H., Tufto, J., Griffith, S.C. & Ellegren, H. (2003) Sexual variation in heritability and genetic correlations of morphological traits in house sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 1296-1307.
- Johnston, R.F. & Selander, R.K. (1971) Evolution in the house sparrow. II. Adaptive differentiation in North American populations. *Evolution*, **25**, 1-28.

- Johnston, R.F. & Selander, R.K. (1973) Evolution in the house sparrow. III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America. *American Naturalist*, **107**, 373-390.
- Jost, L. (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology*, **17**, 4015-4026.
- Kalinowski, S.T. (2004) Counting alleles with rarefaction: private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation Genetics*, **5**, 539-543.
- Kekkonen, J., Hanski, I.K., Jensen, H., Väisänen, R.A. & Brommer, J.E. (2011) Increased genetic differentiation in house sparrows after a strong population decline: From panmixia towards structure in a common bird. *Biological Conservation*, **144**, 2931-2940.
- Kekkonen, J., Seppä, P., Hanski, I.K., Jensen, H., Väisänen, R.A. & Brommer, J.E. (2010) Low genetic differentiation in a sedentary bird: house sparrow population genetics in a contiguous landscape. *Heredity*, **106**, 183-190.
- Keller, S.R. & Taylor, D.R. (2008) History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters*, **11**, 852-866.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 199-204.
- Lee, C.E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386-391.
- Leinonen, T., Cano, J.M., Mäkinen, H. & Merilä, J. (2006) Contrasting patterns of body shape and neutral genetic divergence in marine and lake populations of threespine sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1803-1812.

- Leinonen, T., O'Hara, R.B., Cano, J.M. & Merilä, J. (2008) Comparative studies of quantitative trait and neutral marker divergence: a meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1-17.
- Long, J.L. (1981) *Introduced Birds of the World*. A. H. & A. W. Reed PTY Ltd, Hong Kong.
- Merilä, J. & Crnokrak, P. (2001) Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 892-903.
- Merilä, J., Björklund, M. & Baker, A.J. (1996) The successful founder: genetics of introduced *Carduelis chloris* (greenfinch) populations in New Zealand. *Heredity*, **77**, 410-422.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, **29**, 1-10.
- Neumann, K. & Wetton, J.H. (1996) Highly polymorphic microsatellites in the house sparrow *Passer domesticus*. *Molecular Ecology*, **5**, 307-309.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Sölymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011) Vegan: community ecology package. *R package version 2.0-2*, 1-43.
- Parkin, D.T. & Cole, S.R. (1985) Genetic differentiation and rates of evolution in some introduced populations of the house sparrow, *Passer domesticus* in Australia and New Zealand. *Heredity*, **54**, 15-23.
- Peakall, R. & Smouse, P.E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 288-295.
- Peters, A. & Hothorn, T. (2012) ipred: Improved predictors. *R package version 0.8-12*, **2**, 33-36.

- Piry, S., Luikart, G. & Cornuet, J.M. (1999) BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, **90**, 502-503.
- Pritchard, J., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- Pritchard, J., Wen, X. & Falush, D. (2010) Documentation for structure software: Version 2.3. *Manual*, 1-39.
- Pujol, B., Wilson, A.J., Ross, R.I.C. & Pannell, J.R. (2008) Are QST-FST comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology*, **17**, 4782-4785.
- Ramakrishnan, A.P., Musial, T. & Cruzan, M.B. (2010) Shifting dispersal modes at an expanding species' range margin. *Molecular Ecology*, **19**, 1134-1146.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Sambrook, J. & Russel, D. (2001) *Molecular Cloning: a Laboratory Manual*, 3rd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I. & Rice, W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 465-471.
- Schrey, A., Grispo, M., Awad, M., Cook, M., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., Albayrak, T., Bensch, S., Burke, T., Butler, L.K., Dor, R., Fokidis, H.B., Imboma, T., Kessler-Rios, M.M., Marzal, A., Stewart, I.R.K., Westerdahl, H.,

- Westneat, D.F., Zehtindjiev, P. & Martin, L.B. (2011) Broad-scale latitudinal patterns of genetic diversity among native European and introduced house sparrow (*Passer domesticus*) populations. *Molecular Ecology*, **20**, 1133-1143.
- Sick, H. (1959) Invasão da América Latina pelo pardal, *Passer domesticus* Linnaeus 1758, com referência especial ao Brasil *Boletim do Museu Nacional*, **207**, 1-31.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia brasileira*, 2 edn. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Silva, J. & Oren, D. (1990) Introduced and invading birds in Belém, Brazil. *The Wilson Bulletin*, **102**, 309-313.
- Simberloff, D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 81-102.
- Smith, N.J.H. (1973) House sparrows (*Passer domesticus*) in the Amazon. *Condor*, **75**, 242-243.
- Smith, N.J.H. (1980) Further advances of house sparrows into the Brazilian Amazon. *Condor*, **82**, 109-111.
- St Louis, V.L. & Barlow, J.C. (1988) Genetic differentiation among ancestral and introduced populations of the Eurasian tree sparrow (*Passer montanus*). *Evolution*, **42**, 266-276.
- Suarez, A.V. & Tsutsui, N.D. (2008) The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, **17**, 351-360.
- Uller, T. & Leimu, R. (2011) Founder events predict changes in genetic diversity during human-mediated range expansions. *Global Change Biology*, **17**, 3478-3485.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W., Wills, D. & Shipley, P. (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535-538.

- Wares, J.P., Hughes, A.R. & Grosberg, R.K. (2005) Mechanisms that drive evolutionary change: insights from species introductions and invasions. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and M.S. Gaines), pp. 229-257. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. (1984) Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370.
- Whitlock, M.C. (2008) Evolutionary inference from QST. *Molecular Ecology*, **17**, 1885-1896.

Capítulo 3: Baixa Prevalência de Malária Aviária nas Populações Introduzidas de Pardais (*Passer domesticus*) no Brasil: Evidência para o Escape de Inimigos

“A história é a mais importante das ciências. Sei que sem história não há realidade objetiva” César Lattes.

Abstract: Species that are introduced to novel environments can lose their native pathogens and parasites during the process of introduction. The escape from the negative effects associated with these natural enemies is commonly employed as an explanation for the success and expansion of invasive species, which is termed the enemy release hypothesis (ERH). In this study, nested PCR techniques and microscopy were used to determine the prevalence and intensity (respectively) of *Plasmodium* spp. and *Haemoproteus* spp. in introduced house sparrows and native urban birds of central Brazil. Generalized linear mixed models were fitted by Laplace approximation considering a binomial error distribution and logit link function. Location and species were considered as random effects and species categorization (native or non-indigenous) as fixed effects. We found that native birds from Brazil presented significantly higher parasite prevalence in accordance with the ERH. We also compared our data with the literature, and found that house sparrows native to Europe exhibited significantly higher parasite prevalence than introduced house sparrows from Brazil, which also supports the ERH. Therefore, it is possible that house sparrows from Brazil might have experienced a parasitic release during the process of introduction, which might also be related to a demographic release (e.g. release from the negative effects of parasites on host population dynamics).

Resumo: Espécies invasoras podem perder seus patógenos e parasitas da região nativa durante o processo de introdução. O escape dos efeitos negativos associados a estes inimigos naturais é comumente apontado como uma explicação para o sucesso e expansão de espécies invasoras em seus novos ambientes. Este mecanismo é

conhecido como escape de inimigos naturais (“enemy release hypothesis”; EIN). Neste estudo, técnicas de PCR *nested* e microscopia foram utilizadas, respectivamente, para determinar a prevalência e intensidade de *Plasmodium* spp. e *Haemoproteus* spp. em populações introduzidas de pardais e espécies nativas de aves urbanas do Brasil central. Modelos mistos generalizados (GLMM) foram usados com um erro de distribuição binomial e função de ligação “logit” ajustados por aproximação de Laplace. Localidade de amostragem e uma hierarquia taxonômica (gênero/espécie) foram considerados como efeitos aleatórios e as espécies foram categorizadas em nativas ou não-indígenas e inseridas no GLMM como variável fixa para testar se havia uma diferença de prevalência entre espécies de aves nativas e pardais. As espécies de aves nativas do Brasil apresentaram uma prevalência de hemoparasita significativamente maior, o que está de acordo com a hipótese de EIN. Os dados deste estudo também foram comparados com a literatura, e populações do pardal da Europa (região nativa) exibiram uma prevalência significativamente maior do que as populações de pardais do Brasil central (região introduzida), o que também dá suporte a hipótese de EIN. Portanto, é possível que, durante o processo de introdução dos pardais no Brasil, tenha ocorrido um escape de parasitismo, o qual também pode estar relacionado a um escape demográfico (e.g., fuga dos efeitos negativos dos parasitas na dinâmica populacional do hospedeiro).

Introdução

Espécies invasoras são responsáveis por grandes impactos ecológicos e econômicos (Mack *et al.*, 2000) sendo consideradas como uma das maiores causas de perda de

biodiversidade (Wilcove *et al.*, 1998; Sala, 2000), juntamente com alteração do ambiente mediado pelo homem (e.g. aquecimento global e destruição do hábitat). Isso levou a extensas pesquisas em biologia da invasão, com o intuito de entender porque algumas espécies introduzidas conseguem se estabelecer e se difundir extensivamente, enquanto outras espécies, além de não se expandirem, causam poucos impactos ecológicos (Kolar & Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001; Duncan *et al.*, 2003; Hufbauer & Torchin, 2007; Sol, 2007).

A hipótese de ausência de inimigos naturais (“enemy release hypothesis”), que testa o conceito de “escape de limitações bióticas” é simples e, muitas vezes, levantada para explicar o sucesso de espécies invasoras nas novas regiões não nativas (Torchin *et al.*, 2001; Mitchell & Power, 2003; Torchin *et al.*, 2003; Torchin & Mitchell, 2004; Lafferty *et al.*, 2005). Esta hipótese postula que o escape de inimigos naturais, que coevoluíram com a espécie (como parasitas, patógenos, predadores e competidores) é responsável pelo grande sucesso das espécies invasoras na região na qual a espécie foi introduzida. Entretanto, Colautti *et al.* (2004) argumentam a necessidade de testes mais críticos para essa hipótese. Eles sugerem, por exemplo, que o escape de parasitas reguladores (que eliminam indivíduos da população) deve apresentar um efeito mais forte e substancial quando comparado ao escape de parasitas compensatórios (que não eliminam indivíduos da população, por exemplo, quando há uma baixa parasitemia). Isto ocorre porque para parasitas compensatórios existe um tempo de espera (“time lag”), necessário para seleção de hospedeiros capazes de realocarem seus recursos limitantes, antes usados para defesas custosas contra parasitas compensatórios, para outras funções biológicas mais importantes como reprodução e crescimento (Colautti *et al.*, 2004).

A malária aviária é um interessante modelo para se testar o escape de inimigos naturais (EIN), uma vez que este parasita pode ser considerado como regulador quando a parasitemia está alta o suficiente para eliminar os indivíduos da população, seja de maneira direta ou indireta (e.g., devido à uma maior chance de indivíduos infectados serem predados). Por exemplo, a malária aviária foi uma das grandes responsáveis pelo declínio de espécies nativas de aves no Havaí (Warner, 1968; van Riper *et al.*, 1986); portanto, as manifestações de malária aviária e outros hemoparasitas podem remover indivíduos fracos ou não imunizados da população (Valkiūnas, 2005). No entanto, hemoparasitas também podem ser considerados como parasitas compensatórios durante infecções crônicas (i.e., de baixa parasitemia) ao reduzir o sucesso reprodutivo do hospedeiro (Merino *et al.*, 2000; Marzal *et al.*, 2005), consequentemente afetando a aptidão do hospedeiro. Em aves, *Haemoproteus* spp. e *Plasmodium* spp. possuem uma grande distribuição geográfica com variação tanto de especificidade do hospedeiro (Bensch *et al.*, 2000; Ricklefs & Fallon, 2002) quanto de modos de transmissão (Valkiūnas, 2005) e, junto com os efeitos deletérios descritos previamente, são excelentes sistemas para o estudo de EIN (Ishtiaq *et al.*, 2006).

No presente estudo, técnicas de PCR *nested* (Hellgren *et al.*, 2004) e de microscopia foram utilizados para determinar a presença e intensidade de *Plasmodium* spp. e *Haemoproteus* spp. em populações de pardais (espécie introduzida no Brasil) e espécies nativas de aves urbanas do Centro-Oeste do Brasil. Aproximadamente 100 pares de pardais oriundos de Portugal foram introduzidos no Rio de Janeiro entre 1905 e 1906 (Sick, 1959; Long, 1981). Subsequentes translocações e expansões de populações já estabelecidas disseminaram esta espécie em todo o país e em torno de 1978 sua frente de expansão já se encontrava nas cidades da Amazônia brasileira

(Smith, 1973, 1980; Silva & Oren, 1990; Borges *et al.*, 1996).

No presente estudo foram comparadas as prevalências de hemoparasitas nos pardais e em espécies nativas de aves do Brasil, assim como as prevalências de hemoparasitas de pardais do Brasil com pardais da Europa para testar duas predições da EIN. A primeira predição prevê que os pardais apresentarão uma baixa prevalência de hemoparasitas quando comparados às espécies de aves nativas do Brasil. A segunda predição é que os pardais em sua distribuição nativa (ou seja, da Europa) devem apresentar uma prevalência de hemoparasitas maior quando comparados com as populações de pardais em sua distribuição introduzida, ou seja do Brasil.

Materiais e Métodos

Redes de neblina foram utilizadas para captura de pardais e espécies nativas de aves de três localidades urbanas do Centro-Oeste do Brasil: Brasília no Distrito Federal (15° 44' S, 47° 53' W), Jataí em Goiás (17° 53' S, 51° 43' W) e Uberlândia em Minas Gerais (18° 53' S, 48° 15' W). A região do Centro-Oeste do Brasil já foi dominada pelo bioma Cerrado, mas devido à agricultura intensiva a região é altamente fragmentada (Aquino & Miranda, 2008). Dentro das localidades urbanas do estudo, a vegetação se caracterizava como uma mistura da flora do Cerrado com espécies de plantas típicas de jardins de casas brasileiras, que basicamente consistiam de plantas de outros biomas brasileiros assim como de espécies exóticas. O clima das três localidades é similar, com duas estações distintas - invernos secos (maio a setembro) e verões quentes e úmidos (outubro a abril). As aves foram capturadas em jardins particulares, campus universitários, parques públicos e áreas residenciais, entre maio e julho de

2007. No total, 66 pardais (23 fêmeas e 43 machos) e 56 aves nativas (17 espécies de 11 famílias) foram amostrados. Todos os procedimentos do presente estudo foram aprovados pelo IBAMA (número das licenças: 179/2006 – CGFAU, 12322-1 e 12322-2).

Amostragem sanguínea

Para cada ave capturada, aproximadamente 20 µl de sangue foram obtidos da veia braquial com o uso de agulhas (calibre 0,30 mm) e capilares. Parte dessa amostra de sangue foi utilizada para fazer três esfregaços sanguíneos que foram preparados e secados ao ar livre, fixados por três minutos com metanol 100% e depois corados com Giemsa. O restante do sangue foi armazenado em etanol 95% em tubos de eppendorfs de 1,5 ml e mantidos a -20 °C até à extração de DNA. No caso dos pardais, uma alíquota de sangue foi armazenada em tampão de lise Queen (Seutin *et al.*, 1991). Não houve uma diferença estatística na prevalência de parasita detectado por PCR entre os dois meios de armazenamento (teste exato de Fisher, bi-caudal, $p = 0,70$).

Microscopia

A determinação da intensidade de infecção (parasitemia) por malária aviária foi feita por Alan Fecchio (Universidade de Brasília), que examinou 115 lâminas (59 de pardais e 56 de espécies nativas) etiquetadas com um número aleatório e com um aumento de 1000x. Aproximadamente 25.000 eritrócitos (100 campos visuais com uma média cada de 150 eritrócitos) foram examinados e as aves foram designadas como infectadas ou não infectadas. Para esta análise, apenas lâminas que apresentavam uma distribuição homogênea de eritrócitos, e que estavam em boas condições (condições ótimas de fixação e coloração), foram analisadas. Para análise de cada lâmina gastou-se uma média de 20 minutos. Para as aves infectadas, haematozoa foi identificado até gênero

(*Plasmodium* ou *Haemoproteus*) e a intensidade do parasita foi calculada como a porcentagem de parasitas para cada 15,000 eritrócitos como sugerido por (Godfrey, 1987).

Análise molecular

O DNA foi extraído usando uma extração de fenol-clorofórmio convencional, seguido por precipitação com etanol (Sambrook & Russel, 2001). A concentração de DNA foi medida com GeneQuant pro RNA/DNA Calculator (Amersham Pharmacia) e depois diluído para 10 ng/μl. A qualidade do DNA foi checada por eletroforese ao correr 5 μl de DNA diluído (50 ng) em gel de agarose de 2%. Todas as diluições de DNA foram similares com aproximadamente 50 ng e não foram observados “smears” de DNA, ou seja não houve evidência de DNA degradado. PCRs *nested* foram utilizadas para a detecção de *Plasmodium* e *Haemoproteus*, utilizando o método desenvolvido por Hellgren *et al.* (2004). Uma PCR *nested* utiliza o produto de uma PCR preliminar (PCR 1) em uma segunda PCR (PCR 2). Este método foi escolhido por ser mais eficaz na detecção de infecções de baixa intensidade (principalmente de *Plasmodium* spp.) do que o método convencional de PCR (Waldenström *et al.*, 2004). O primeiro par de “primers” usados (HaemNF1 e HaemNR3; veja Hellgren *et al.* (2004) para mais detalhes) é designado para amplificar regiões conservadas do gene mitocondrial do citocromo *b* de *Plasmodium*, *Haemoproteus* e *Leucocytozoon*. Na segunda PCR, os pares de “primers” utilizados (HaemF e HaemR2) amplificam apenas o DNA mitocondrial de *Plasmodium* e *Haemoproteus*. Todas as reações de PCR foram feitas em um termo-ciclador PTC-100 (MJ Research, Inc), no laboratório de Microbiologia da Universidade de Brasília. As reações da primeira PCR foram efetuadas em reações de

25 µl contendo aproximadamente 50 ng de DNA, 1x tampão Promega, 2mM MgCl₂, 0,4 mM de dNTP, 0,3 µM de cada primer e 1,5 unidades de *Taq* polimerase (Invitrogen). Para primeira PCR o DNA foi desnaturado por 3 minutos à 94°C, seguidos de 20 ciclos de 94°C por 30 segundos, 50°C (temperatura de anelamento) por 30 segundos, e 72°C por 35 segundos e uma etapa final de alongação de 72°C por 10 minutos. Para a segunda PCR foi utilizado 1 µl do produto da primeira PCR, enquanto se manteve as mesmas proporções dos reagentes da primeira PCR. As condições de reações da PCR 2 foram as mesmas da PCR 1, com a exceção de que o perfil térmico foi de 35 ciclos ao invés de 20 ciclos. Produtos amplificados da PCR 2 foram visualizados em gel de agarose de 2% usando brometo de etídio e luz UV, e o tamanho esperado do produto da PCR (contando com os “primers”) é de aproximadamente 520 pb (Figura 3.1).

Duas PCRs foram feitas para cada amostra de DNA para diminuir qualquer variação em potencial, relacionada a infecções de baixa intensidade. Para cada PCR havia um controle positivo, que consistia em indivíduos identificados como parasitados após às análises dos esfregaços sanguíneos por microscopia. Também foram incluídos dois controles negativos para cada 18 amostras de DNA. Um dos controles negativos consistia de 5 µl de água milliq (ddH₂O). No entanto, devido à sensibilidade elevada da PCR *nested*, o segundo controle negativo era DNA de um indivíduo identificado como não infectado por microscopia e no qual suas sucessivas PCRs eram consistentemente negativas.

Análises estatísticas

Todas as análises estatísticas foram efetuadas utilizando o programa R: Versão 2.7.2

(R Development Core Team, 2008). Todos os testes estatísticos foram bicaudais com $\alpha = 0,05$. Dados de prevalência da Europa foram obtidos da literatura onde microscopia foi o método de detecção utilizado (Peirce, 1981; Navarro *et al.*, 2003).

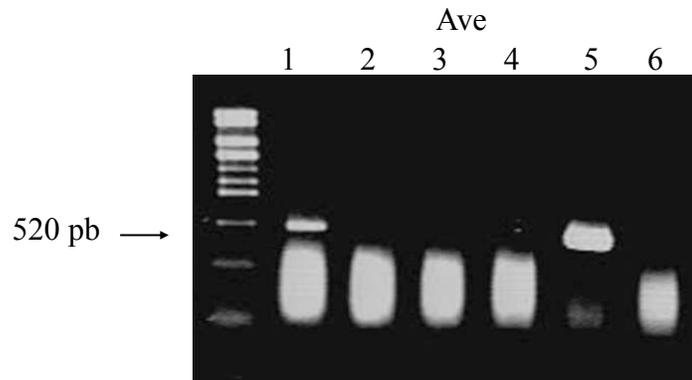


Figura 3.1: Gel de agarose mostrando os resultados de uma PCR *nested* para detecção de malária aviária em pardais e espécies de aves nativas do Brasil. Na esquerda encontra-se o marcador molecular (sistema de secreção do tipo III para *Escherichia coli*; (Kyaw *et al.*, 2003). A banda específica do *Plasmodium/Haemoproteus* é de aproximadamente 520 pb. A ave 1 é positiva para malária aviária. As aves 2, 3 e 4 são negativas para malária aviária. A ave 5 é o controle positivo, DNA de um indivíduo identificado como infectado por microscopia. Poço 6 é o controle negativo (água).

Para investigar se havia alguma diferença na prevalência de malária aviária entre pardais (espécie não-indígena do Brasil) e aves nativas, modelos mistos generalizados (GLMM, “lmer” no pacote do R “lme4”) foram ajustados por aproximação de Laplace (Bolker *et al.*, 2009), considerando um erro de distribuição binomial e uma função link logit. Para contornar o efeito de não independência do local de captura e de filogenia, espécies (gênero/espécie) e localidade foram consideradas como efeitos aleatórios no

modelo e a categorização das espécies (nativas ou não-indígena) como efeito fixo. GLMM foi usado porque possibilitou o agrupamento de todas as aves nativas em um grupo, ao usar o status de infecção (infectado ou não infectado) como a variável dependente, enquanto se controlava por diferenças de tamanho amostral. Portanto, nenhuma informação é perdida devido à restrição de tamanho amostral, uma vez que é atribuído um maior peso para os dados (nesse caso as espécies) com maior tamanho amostral (Paterson & Lello, 2003; Jovani & Tella, 2006). Além disso, GLMM é um excelente método para analisar dados parasitológicos porque este possibilita o uso de dados que não possuem uma distribuição normal, como no caso de dados de presença e ausência (infectado ou não infectado), enquanto se controla para correlações entre medidas que ocorrem devido ao agrupamento de observações (Paterson & Lello, 2003). De acordo com (Sodhi *et al.*, 2008), GLMM são mais apropriados do que análises de contrastes independentes quando variáveis categóricas estão presentes no modelo. Então, uma hierarquia taxonômica (no caso deste estudo gênero/espécie) pode ser usada como efeito aleatório para englobar a variação entre espécies e portanto controlar para efeitos de filogenia (Bolker *et al.*, 2009). Testes de Wald foram utilizados para o teste da hipótese nula referente ao efeito fixo (Bolker *et al.*, 2009). Os pressupostos do modelo foram verificados com gráficos diagnósticos da distribuição dos resíduos e dos modos condicionais dos efeitos aleatórios. Também foi verificado se a variância estimada do modelo estava sobre-dispersa. O modelo foi consistente com os pressupostos referentes a modelos mistos.

Resultados

Prevalência de parasita

No total, 66 pardais e 53 espécies de aves urbanas nativas do Brasil, foram averiguadas quanto à malária aviária usando o método de PCR *nested* (Tabela 3.1). Apenas quatro (6,1%) dos pardais foram positivos para infecção de *Plasmodium/Haemoproteus*. Em comparação, 18 indivíduos de várias espécies de aves nativas (33,3%) de sete espécies representando cinco famílias (Coerebidae, Columbidae, Furnariidae, Turdidae e Tyrannidae) foram positivos. As espécies nativas foram significativamente mais propícias à infecção com malária do que os pardais (Tabela 3.2). A prevalência de parasita variou entre as localidades de 4,4% no Distrito Federal para 9,5% em Minas Gerais (no caso dos pardais), e de 24% em Goiás a 46,2% no Distrito Federal (no caso das aves nativas; Tabela 3.3). A prevalência de malária aviária nos pardais do Brasil foi significativamente menor quando comparada a pardais de outros países da Europa ($\chi^2 = 20,82$, gl = 2, $p < 0,01$; Figura 3.2).

Intensidade da infecção

Esfregaços sanguíneos de 59 indivíduos do pardal e 56 indivíduos de várias espécies de aves nativas foram examinados via microscopia e houve uma grande variação de intensidade de infecção, variando de 1 a 196 parasitas por 15.000 eritrócitos. Entretanto, 100% dos parasitas identificados visualmente para os 115 indivíduos analisados, foram do gênero *Haemoproteus*; não foi encontrado nenhum *Plasmodium* entre os parasitas. Apenas um pardal foi identificado como infectado, com uma intensidade de 12 parasitas por 15.000 eritrócitos (< 0,001%). No caso das aves nativas, as intensidade de infecção para as três localidades foram: $\bar{x} < 0,001\%$ (N = 1;

Distrito Federal); $\bar{x} < 0,001\%$ (N = 3; Goiás); e $\bar{x} = 0,005\%$ (N = 5; Minas Gerais).

Como só foi possível determinar a intensidade de infecção para apenas um pardal, análises comparativas com espécies de aves nativas não foram conduzidas.

Tabela 3.1: Indivíduos infectados com *Plasmodium/Haemoproteus* (método de PCR *nested*) por espécie de ave para três localidades urbanas do Centro-Oeste.

| Família | Espécie | # de aves amostradas | # de aves infectadas |
|---------------|--------------------------------|----------------------|----------------------|
| Coerebidae | <i>Coereba flaveola</i> | 3 | 2 |
| Columbidae | <i>Columbina squamata</i> | 2 | 0 |
| | <i>Columbina talpacoti</i> | 9 | 4 |
| | <i>Zenaida auriculata</i> | 5 | 5 |
| Cuculidae | <i>Crotophaga ani</i> | 1 | 0 |
| Emberizidae | <i>Zonotrichia capensis</i> | 2 | 0 |
| Furnariidae | <i>Synallaxis frontalis</i> | 1 | 0 |
| | <i>Furnarius rufus</i> | 6 | 2 |
| Mimidae | <i>Mimus saturninus</i> | 1 | 0 |
| Passeridae | <i>Passer domesticus</i> | 66 | 4 |
| Psittacidae | <i>Brotogeris versicolurus</i> | 1 | 0 |
| Thraupidae | <i>Dacnis cayana</i> | 1 | 0 |
| Troglodytidae | <i>Troglodytes aedon</i> | 1 | 0 |
| Turdidae | <i>Turdus amaurochalinus</i> | 1 | 0 |
| | <i>Turdus leucomelas</i> | 5 | 1 |
| | <i>Turdus rufiventris</i> | 1 | 0 |
| Tyrannidae | <i>Myiarchus tyrannulus</i> | 1 | 1 |
| | <i>Pitangus sulphuratus</i> | 12 | 3 |

Tabela 3.2: Modelo misto generalizado linear ajustado pela aproximação de Laplace para prevalência de malária aviária.

| Modelo | Termos | Estimativa (EP) | Z | p |
|----------------------|---------|-----------------|------|--------|
| prevalência ~ nativo | Invasor | - 2,79 (0,68) | | |
| | Nativo* | 2,07 (0,76) | 2,73 | < 0,01 |

Variância dos efeitos aleatórios: gênero = 0.001 espécie:gênero = 0,184; localidade < 0,001.

*Estimativa relativa a Invasor

Tabela 3.3: Prevalência de malária aviária para o pardal (*Passer domesticus*) e aves nativas detectada pelo método de PCR *nested*, para três localidades urbanas do Centro Oeste. DF = Brasília, GO = Jataí e MG = Uberlândia.

| Localidade | Pardais | | | Aves nativas | | |
|------------|---------|-------------|---------------------------|--------------|-------------|---------------------------|
| | N | # infectado | Prevalência (% infectado) | N | # infectado | Prevalência (% infectado) |
| DF | 19 | 1 | 5.6 | 13 | 6 | 46.2 |
| GO | 24 | 1 | 4.4 | 25 | 6 | 24 |
| MG | 23 | 2 | 9.5 | 15 | 6 | 40 |
| Total | 66 | 4 | 6.5 | 53 | 18 | 33.3 |

A prevalência de malária aviária, utilizando o método de microscopia, foi menor para pardais (1,7%) do que para espécies nativas (16,1%), e no geral apenas 34,8% dos indivíduos positivos pelo método da PCR foram também positivos nas lâminas. Em dois casos, espécies nativas, que foram positivas em lâminas para parasitas, foram negativas no método de PCR (ou seja, falso negativo), mesmo depois de se checar a qualidade do DNA. Isto pode ocorrer se houver uma mutação na região de anelamento do “primer” e, portanto, não ocorrerá o anelamento do “primer” ao DNA e como consequência não haverá amplificação. Também é possível que o DNA extraído desses indivíduos seja de baixa qualidade, mesmo não havendo indícios de que o DNA estivesse fragmentado (i.e., não foram encontrados “smears” de DNA).

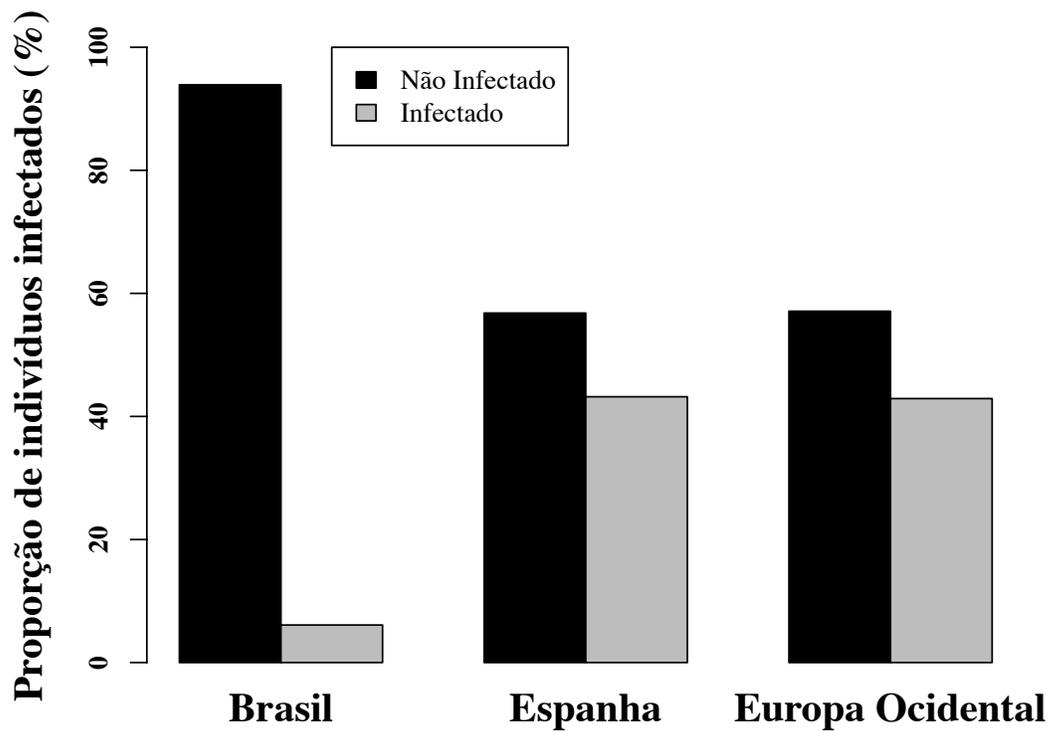


Figura 3.2: Proporção de indivíduos de pardal (*Passer domesticus*) infectados e não infectados com *Plasmodium/Haemoproteus* na sua região nativa (Espanha e Europa Ocidental) e no Brasil (região introduzida). Dados de infecção de pardais da Espanha (N = 44) e Europa Ocidental (N = 1132) oriundos de Navarro *et al.* (2003) e Peirce (1981), respectivamente.

Discussão

Uma das predições da hipótese do escape de inimigos naturais (EIN) é que espécies introduzidas devem ser menos afetadas por inimigos naturais do que seus competidores na região nativa (Torchin & Mitchell, 2004; Lafferty *et al.*, 2005; Hufbauer & Torchin, 2007). No presente estudo foi constatado que pardais introduzidos no Brasil

apresentam uma prevalência de hemoparasitas significativamente mais baixa que as espécies nativas de aves, de acordo com a predição prévia. Uma predição adicional do EIN é a de que as populações da região nativa devem apresentar uma prevalência de parasitismo maior que as populações na região introduzida (Torchin *et al.*, 2003; Lafferty *et al.*, 2005). Novamente os resultados deste estudo foram consistentes com o esperado pela predição da hipótese de EIN. Estudos referentes à malária aviária em populações da Europa apresentaram uma prevalência significativamente maior quando comparados à prevalência de hemoparasitas encontrada no presente estudo. Por exemplo, a prevalência de malária aviária na Europa Ocidental pode chegar a 41% (Peirce, 1981) e na Espanha a prevalência de *Haemoproteus* foi de 43,3% (Navarro *et al.*, 2003). Ambos os estudos utilizaram microscopia como seu método de detecção, que é bem menos sensível que métodos de PCR *nested* (Waldenström *et al.*, 2004). No presente estudo, a prevalência de parasitas foi bem mais baixa, não importando qual método de detecção utilizado (PCR - *Plasmodium*/*Haemoproteus* igual à 6,1%, N = 66; Microscopia - *Haemoproteus* igual 1,6%, N = 59). Portanto, pode-se concluir que populações de pardais no Brasil apresentam uma prevalência de hemoparasitas bem mais baixa quando comparadas às populações de pardais da Europa.

Poderia se pressupor, que um dos motivos para o pardal no Brasil apresentar uma baixa prevalência de hemoparasitas, seria a falta de vetores apropriados para completar o ciclo do parasita. Entretanto, como diferentes espécies de aves urbanas nativas foram infectadas com malária aviária, aparentemente existe a ocorrência de vetores apropriados nas três localidades estudadas (Valkiūnas *et al.*, 2006). Além disso, não só existe a presença de vetores apropriados, como a existência de requisitos ecológicos mínimos ou micro-habitats apropriados para os vetores, assim

como uma densidade em nível suficiente de vetores para que possa haver uma transmissão bem sucedida (Valkiūnas, 2005), uma vez que os resultados mostram que pardais, ocasionalmente, entram em contato com os vetores.

Outros estudos demonstraram que em regiões onde os pardais se expandiram naturalmente ou foram introduzidos, como Rússia e América do Norte, respectivamente, existe quase que uma total ausência de *Haemoproteus* (Valkiūnas *et al.*, 2006). Na Rússia, outros Passeriformes presentes na área de estudo foram altamente infectados, indicando portanto, a presença de vetores apropriados (Valkiūnas *et al.*, 2006). No Brasil, Woodworth-Lynas *et al.* (1989) não detectaram a presença de *Haemoproteus* em pardais (N = 108), enquanto que o presente estudo confirmou, por microscopia, pelo menos um indivíduo infectado. No entanto, pardais de várias regiões do mundo já foram documentados com infecção de *Plasmodium* (Valkiūnas *et al.*, 2006). É interessante notar que *Plasmodium* aparenta ter uma maior prevalência do que *Haemoproteus* em pardais nas regiões introduzidas, como América do Norte (*Plasmodium* = 9,4%, *Haemoproteus* = 0,1%; (Greiner *et al.*, 1975) e América Central e do Sul (*Plasmodium* = 12,6%, *Haemoproteus* está presente mais não há informação referente ao número de indivíduos amostrados, N = 119; (White *et al.*, 1978). Isso pode ser devido a inúmeras razões, por exemplo, vetores de *Plasmodium* podem ser mais comuns ou os parasitas de *Plasmodium* podem ser mais virulentos. Alternativamente, *Plasmodium* pode apresentar uma menor especificidade de hospedeiro e poderia então ser transmitido para várias espécies de aves (Valkiūnas, 2005). Entretanto, o mesmo também pode ser dito para *Haemoproteus* e mudanças de hospedeiros podem ser mais comuns do que o esperado para este sistema hemoparasita-hospedeiro (Bensch *et al.*, 2000; Ricklefs & Fallon, 2002).

Aparentemente a prevalência de *Plasmodium* é menor para populações do pardal no Brasil quando comparado a populações de outras regiões onde essa espécie foi introduzida. Por exemplo, foi encontrada uma prevalência de 3% (N = 108) para pardais em São Paulo (Woodworth-Lynas *et al.*, 1989). Embora no presente estudo não se tenha sequenciado os produtos de PCR positivo e não foi possível confirmar a infecção dos pardais por microscopia, portanto, não é possível distinguir as infecções entre *Plasmodium* e *Haemoproteus*. No entanto, ainda é possível certificar que os pardais no Brasil são menos suscetíveis a hemoparasitas, uma vez que mesmo somando as infecções de *Plasmodium*/*Haemoproteus* houve uma baixa prevalência de 6,1%. Portanto, a prevalência de hemoparasitas em pardais do Brasil aparenta ser a metade do que é encontrada em outras localidades onde essa espécie foi introduzida como nas Américas do Norte, do Sul e Central.

Logo o pardal no Brasil aparenta estar praticamente livre de parasitas, pelo menos no caso de hemoparasitas, o que pode ser um indicativo de que essa ave possa apresentar um “escape” demográfico, uma vez que parasitas são responsáveis em reduzir abundância populacional, densidade populacional e expansão demográfica (Anderson & May, 1978; Lafferty *et al.*, 2005). Sendo assim, se realmente está ocorrendo uma emancipação de parasita, é esperado que haja uma rápida expansão demográfica no Brasil, o que poderia então explicar o sucesso de expansão dessa espécie nas regiões introduzidas (Long, 1981). Por exemplo, *Haemoproteus* pode ter efeitos negativos severos na aptidão de seus hospedeiros com efeitos consideráveis no tamanho populacional de aves hospedeiras (Merino *et al.*, 2000; Marzal *et al.*, 2005). Consequentemente, o pardal livre de infecções de *Haemoproteus* nas regiões em que foi introduzido está livre dos efeitos negativos que essas infecções causam na aptidão

do hospedeiro.

O EIN tem como pressuposto que indivíduos menos parasitados são liberados dos efeitos regulatórios e compensatórios dos parasitas (Colautti *et al.*, 2004). Este estudo mostrou que a prevalência de malária aviária, em pardais introduzidos no Brasil, é significativamente menor do que para as espécies nativas urbanas de aves do Brasil. Os resultados também deram suporte a outra predição do EIN, a de que populações da região introduzida devem apresentar uma menor prevalência de parasita que para região nativa. Embora as linhagens de hemoparasitas encontradas não tenham sido sequenciadas e, portanto, não se pode deduzir se a causa da infecção era *Haemoproteus* spp. ou *Plasmodium* spp., ainda assim foi testado um dos pressupostos da EIN, a de que populações introduzidas devem apresentar baixa prevalência (Torchin *et al.*, 2003; Torchin & Mitchell, 2004; Lafferty *et al.*, 2005). Além disso, estudos referentes a hemoparasitas de pardais são geralmente sobre resistência às infecções de parasita, ou sobre o efeito da expansão do hospedeiro na expansão do parasita (Valkiūnas *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2007), ou sobre a distribuição de hemoparasitas em diferentes comunidades de aves que acabam também amostrando pardais (Greiner *et al.*, 1975; White *et al.*, 1978; Peirce, 1981). Estudos futuros devem averiguar quais as linhagens de *Haemoproteus/Plasmodium*, assim como de *Leucocytozoon* que são encontradas nas regiões introduzidas e nativas dos pardais para se poder testar outros pressupostos da EIN, por exemplo, se pardais da região introduzida são infectados com uma menor riqueza de linhagens de hemoparasitas quando comparado a pardais da região nativa. A obtenção das sequências também possibilitará testar se os pardais estão acumulando hemoparasitas da comunidade local ou se os hemoparasitas foram trazidos junto com eles durante o processo de

introdução dos pardais no Brasil.

Referências

- Anderson, R. & May, R. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *The Journal of Animal Ecology*, **47**, 219-247.
- Aquino, F.d.G. & Miranda, G.H.B. (2008) Consequências ambientais de fragmentação de habitats no Cerrado. *Cerrado Ecologia e Flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida and J.F. Ribeiro), pp. 384-398. Embrapa, Brasília.
- Bensch, S., Stjernman, M., Hasselquist, D., Orjan, O., Hansson, B., Westerdahl, H. & Pinheiro, R.T. (2000) Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 1583-1589.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 127-135.
- Borges, S.H., Pacheco, J.F. & Whittaker, A. (1996) New records of the house sparrow (*Passer domesticus*) in the Brazilian Amazon. *Ararajuba*, **4**, 116-117.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.
- Duncan, R.P., Blackburn, T.M. & Sol, D. (2003) The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 71-98.

- Godfrey, R. (1987) Quantification of hematozoa in blood smears. *Journal of Wildlife Diseases*, **23**, 558-565.
- Greiner, E.C., Bennett, G.F., White, E.M. & Coombs, R.F. (1975) Distribution of avian hematozoa of North America. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **53**, 1762-1787.
- Hellgren, O., Waldenström, J. & Bensch, S. (2004) A new PCR assay for simultaneous studies of *Leucocytozoon*, *Plasmodium*, and *Haemoproteus* from avian blood. *Journal of Parasitology*, **90**, 797-802.
- Hufbauer, R. & Torchin, M.E. (2007) Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions. *Biological Invasions* (ed. by W. Nentwig), pp. 79-96. Springer, Berlin.
- Ishtiaq, F., Beadell, J., Baker, A., Rahmani, A., Jhala, Y. & Fleischer, R. (2006) Prevalence and evolutionary relationships of haematozoan parasites in native versus introduced populations of common myna *Acridotheres tristis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 587.
- Jovani, R. & Tella, J. (2006) Parasite prevalence and sample size: misconceptions and solutions. *Trends in Parasitology*, **22**, 214-218.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 199-204.
- Kyaw, C., De Araujo, C., Lima, M., Gondim, E., Brigido, M. & Giugliano, L. (2003) Evidence for the presence of a type III secretion system in diffusely adhering *Escherichia coli* (DAEC). *Infection, Genetics and Evolution*, **3**, 111-117.
- Lafferty, K., Smith, K.F., Torchin, M.E., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2005) The role of infectious diseases in natural communities: what introduced species tell us.

- Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and D.D. Gaines), pp. 111-134. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Long, J.L. (1981) *Introduced Birds of the World*. A. H. & A. W. Reed PTY Ltd, Hong Kong.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710.
- Martin, L., Pless, M. & Wikelski, M. (2007) Greater seasonal variation in blood and ectoparasite infections in a temperate than a tropical population of house sparrows *Passer domesticus* in North America. *Ibis*, **149**, 419-423.
- Marzal, A., Lope, F.D., Navarro, C. & M Ller, A.P. (2005) Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia*, **142**, 541-545.
- Merino, S., Moreno, J., Jose Sanz, J. & Arriero, E. (2000) Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 2507-2510.
- Mitchell, C. & Power, A. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421**, 625-627.
- Navarro, C., Marzal, A., De Lope, F. & Møller, A. (2003) Dynamics of an immune response in house sparrows *Passer domesticus* in relation to time of day, body condition and blood parasite infection. *Oikos*, **101**, 291-298.
- Paterson, S. & Lello, J. (2003) Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends in Parasitology*, **19**, 370-375.

- Peirce, M.A. (1981) Distribution and host-parasite checklist of the hematozoa of birds in Western-Europe. *Journal of Natural History*, **15**, 419-458.
- Ricklefs, R.E. & Fallon, S.M. (2002) Diversification and host switching in avian malaria parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 885-892.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Sala, O.E. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Sambrook, J. & Russel, D. (2001) *Molecular Cloning: a Laboratory Manual*, 3rd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Seutin, G., White, B.N. & Boag, P.T. (1991) Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **69**, 82-90.
- Sick, H. (1959) Invasão da América Latina pelo pardal, *Passer domesticus* Linnaeus 1758, com referência especial ao Brasil. *Boletim do Museu Nacional*, **207**, 1-31.
- Silva, J. & Oren, D. (1990) Introduced and invading birds in Belém, Brazil. *The Wilson Bulletin*, **102**, 309-313.
- Smith, N.J.H. (1973) House sparrows (*Passer domesticus*) in the Amazon. *Condor*, **75**, 242-243.
- Smith, N.J.H. (1980) Further advances of house sparrows into the Brazilian Amazon. *Condor*, **82**, 109-111.

- Sodhi, N.S., Koh, L.P., Peh, K.S.-H., Tan, H.T.W., Chazdon, R.L., Corlett, R.T., Lee, T.M., Colwell, R.K., Brook, B.W., Sekercioglu, C.H. & Bradshaw, C.J.A. (2008) Correlates of extinction proneness in tropical angiosperms. *Diversity and Distributions*, **14**, 1-10.
- Sol, D. (2007) Do successful invaders exist? Pre-adaptations to novel environments in terrestrial vertebrates. *Biological Invasions* (ed. by W. Nentwig), pp. 127-141. Springer, Berlin.
- Torchin, M. & Mitchell, C. (2004) Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 183-190.
- Torchin, M., Lafferty, K. & Kuris, A. (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions*, **3**, 333-345.
- Torchin, M., Lafferty, K., Dobson, A., McKenzie, V. & Kuris, A. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature*, **421**, 628-630.
- Valkiūnas, G. (2005) *Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. CRC.
- Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., Bolshakov, C.V. & Kosarev, V. (2006) Blood parasites of the house sparrow *Passer domesticus* from northwestern Russia, with remarks on trends of global geographical distribution in this bird. *Journal of Natural History*, **40**, 1709-1718.
- van Riper, C., van Riper, S.G., Goff, M.L. & Laird, M. (1986) The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs*, **56**, 327-344.

- Waldenström, J., Bensch, S., Hasselquist, D. & Ostman, O. (2004) A new nested polymerase chain reaction method very efficient in detecting *Plasmodium* and *Haemoproteus* infections from avian blood. *Journal of Parasitology*, **90**, 191-194.
- Warner, R. (1968) The role of introduced diseases in the extinction of the endemic Hawaiian avifauna. *Condor*, **70**, 101-120.
- White, E.M., Greiner, E.C., Bennett, G.F. & Herman, C.M. (1978) Distribution of the hematozoa of neotropical birds. *Revista De Biologia Tropical*, **26**, 43-102.
- Wilcove, D., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. & Losos, E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**, 607-615.
- Woodworth-Lynas, C., Caines, J. & Bennett, G. (1989) Prevalence of avian haematozoa in São Paulo state, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **84**, 515-526.

Capítulo 4: Evidência de Conservação de Nicho
durante a Expansão de uma Espécie Invasora:
Entendendo o que Limita a Distribuição de uma
Espécie

*“Complex, statistically improbable things are by
their nature more difficult to explain than simple,
statistically probable things”* Richard Dawkins

Abstract: Species distribution models (SDM) are widely used as a predictive tool to assess the potential establishment and spread of an invasive species. However, invasive species usually adapt rapidly to the novel conditions of their introduced range, which may be interpreted as a paradox if a species niche is considered stable. In this study we use the house sparrow as a model system and focus on how this invasive species has expanded in the introduced range of Brazil. We show that during the invasive process niche stasis has occurred, although SDM from the native range of Europe clearly under-predicts house sparrow occurrence in both Brazil and South America. Morphological analysis show that house sparrows are capable of adapting to the novel climatic conditions they encounter in Brazil and that biotic interactions were not different enough to generate an adaptive response. We argue that human commensalism may be an important explanation of why house sparrows do not present a niche shift, and that urban environments may buffer adverse climatic and biotic conditions. Given the association between humans and many invasive species, variables that capture this type of information should be used in SDM of invasive species.

Resumo: Modelos de distribuição de espécies (MDE) são amplamente usados como uma ferramenta preditiva do potencial de estabelecimento e de expansão de uma espécie invasora. Entretanto, espécies invasoras geralmente conseguem se adaptar rapidamente às novas condições ambientais de sua região introduzida, o que, de uma certa maneira, pode ser visto como um paradoxo no caso do nicho de uma espécie ter que se manter o mesmo na região introduzida (conservação de nicho) para se poder usar MDE. No presente estudo, o pardal foi usado como modelo focando como se deu a expansão dessa espécie na região em que foi

introduzida do Brasil. No estudo é mostrado que durante o processo de invasão dessa espécie, ocorreu similaridade de nicho (conservação de nicho), embora o MDE desenvolvido para região nativa da Europa tenha apresentado uma sub-previsão da ocorrência de pardais tanto no Brasil como na América do Sul. Análises morfométricas mostram que o pardal é capaz de adaptar às novas condições climáticas encontradas no Brasil e que, aparentemente, as interações bióticas não foram diferentes o suficiente para que houvesse uma resposta adaptativa. É possível que a natureza comensal dessa espécie com seres humanos tenha sido responsável pela espécie não apresentar uma mudança de nicho porque ambientes urbanos podem tamponar as condições climáticas e bióticas. Como espécies invasoras são fortemente ligadas a ambientes modificados pelo homem é, portanto, importante que os MDEs para espécies invasoras tenham variáveis que contenham esse tipo de informação.

Introdução

A dispersão assistida de espécies por seres humanos é responsável por grandes mudanças na distribuição geográfica de espécies em todo o globo terrestre (Elton, 1958). Frequentemente essas espécies não só estabelecem populações viáveis (alto sustentáveis) na área introduzida, mas estas também conseguem expandir sua distribuição na região não indígena (Sakai *et al.*, 2001). Isso resulta em impactos consideráveis nas espécies nativas, comunidades, ecossistemas, assim como impactos econômicos e na saúde (Mack *et al.*, 2000; Pimentel *et al.*, 2000; Nentwig, 2007). O entendimento dos processos ecológicos e evolutivos associados às espécies invasoras é importante não só para que se possa prever e fazer o manejo de futuros invasores, mas também porquê espécies invasoras podem ser

vistas como “experimentos” em grande escala espacial e temporal. Embora o controle desses “experimentos” seja menos rígido, os pesquisadores podem usa-los para responder várias perguntas básicas de ecologia, biologia evolutiva e biogeografia (Sax *et al.*, 2007). Por exemplo, espécies invasoras podem ser usadas no teste de conservação de nicho ecológico, que é a tendência de que as espécies têm de manter requisitos ecológicos ancestrais, ou mais importante, qual o resultado esperado da conservação de nicho no limite da distribuição geográfica das espécies (Wiens & Graham, 2005). Se a distribuição de uma espécie é limitada por tolerâncias climáticas espera-se então que as condições climáticas da região nativa da espécie invasora sejam similares às condições climáticas da região introduzida. Em contrapartida, se o clima da região introduzida não for similar ao clima da região nativa, ou seja climas não correspondentes, então é mais provável que o limite da distribuição geográfica da espécie seja limitado por fatores bióticos (e.g., competição, predação, parasitismo) (Wiens & Graham, 2005).

O nicho de uma espécie é definido como o conjunto de condições ecológicas necessárias para que uma espécie apresente um crescimento populacional positivo (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). A distribuição de uma espécie é determinada por três fatores importantes: (i) capacidade de dispersão; (ii) condições ambientais favoráveis; e (iii) condições bióticas favoráveis (Soberón, 2007). Espécies invasoras são capazes de alcançar partes do mundo que eram inacessíveis a elas antes da intervenção do homem, portanto, se uma espécie é capaz de se expandir após a sua soltura em uma nova região, fica claro que sua distribuição geográfica era limitada por sua capacidade de dispersão (barreiras geográficas) (Alexander & Edwards, 2010). Entretanto, as condições ambientais da região introduzida também são importantes, uma vez que a correspondência climática entre a região nativa da

espécie invasora com a região onde esta é introduzida é um fator decisivo no seu sucesso de estabelecimento na região introduzida (Hayes & Barry, 2008). Em apoio a esta ideia, espécies introduzidas de répteis e anfíbios na América do Norte de fato apresentam uma forte correspondência climática entre a região nativa e a região introduzida (Wiens & Graham, 2005). O mesmo também já foi encontrado para várias espécies de plantas invasoras provenientes da África do Sul (Thuiller *et al.*, 2005). O uso de modelos de distribuição de espécies como uma ferramenta preditiva das localidades de provável estabelecimento e expansão de uma espécie invasora aparenta ser assim uma ferramenta apropriada (Peterson, 2003; Thuiller *et al.*, 2005).

No entanto, nem todas as espécies invasoras apresentam uma alta correspondência climática (Wiens & Graham, 2005), e a conservação de nicho pode nem sempre ocorrer, havendo casos onde as espécies invasoras apresentaram um deslocamento (mudança) de nicho (Broennimann *et al.*, 2007; Fitzpatrick *et al.*, 2007; Mata *et al.*, 2010; Medley, 2010). Além disso, há vários exemplos de populações introduzidas que conseguem adaptar-se rapidamente às novas condições encontradas na região introduzida (Cox, 2004), o que, de uma certa maneira, pode ser visto como um paradoxo, já que supõem-se que o nicho ecológico de uma espécie deva se manter o mesmo (Alexander & Edwards, 2010). É possível que a correspondência climática seja importante para o estabelecimento inicial de uma espécie invasora, mas para que haja uma expansão de sua extensão na região introduzida, ajustes evolutivos em resposta às novas pressões ambientais podem ser necessários (Holt *et al.*, 2005). Espécies invasoras geralmente apresentam um período de latência¹ antes de expandirem sua extensão geográfica

¹ veja capítulo 1 para o processo de introdução

na região introduzida, esse pode ser o tempo necessário para que ajustes evolutivos ocorram (Simberloff, 2009). Já foi demonstrado, em teoria, que se as novas condições ambientais não forem muito diferentes do nicho fundamental da espécie (e.g., há um crescimento populacional positivo), pode ocorrer um resgate evolutivo da população, caso haja variação genética suficiente para a ação de seleção, e que as adaptações emergentes consigam aumentar o tamanho populacional, possibilitando assim que a espécie consiga evoluir “para fora de seu nicho” de maneira gradual (Holt *et al.*, 2005).

Entretanto, se uma espécie introduzida irá ou não conseguir mudar (deslocar) o seu nicho na região introduzida vai depender de vários fatores, a maioria dos quais já interagem e limitam a extensão da espécie na sua região nativa (Alexander & Edwards, 2010). As interações bióticas, por exemplo, são um importante subconjunto envolvido na limitação da distribuição de uma espécie, mas na região introduzida as espécies invasoras podem não estar em contato com seus competidores de longo tempo e predadores e patógenos nativos (Colautti *et al.*, 2004). Logo, na ausência dessas interações bióticas, as espécies invasoras podem ser capazes de explorar uma maior parte do seu nicho fundamental (Alexander & Edwards, 2010). Por outro lado, o fluxo gênico do centro da distribuição da espécie (onde esta é abundante e otimamente adaptada às condições locais) até a periferia (onde a espécie está sob condições não ótimas e escarça) pode afundar as populações marginais com genótipos não adaptativos. Nesse caso, a ação da seleção será dificultada porque os genes imigrantes estão adaptados às condições ambientais do centro da distribuição da espécie e, conseqüentemente, limitando a extensão da distribuição dessa espécie (Kirkpatrick & Barton, 1997). Porém, durante o processo de introdução de uma espécie invasora, cessa-se o fluxo gênico

com a região nativa possibilitando a ocorrência de adaptações além da margem do nicho, caso haja variação genética suficiente disponível na região introduzida (Alexander & Edwards, 2010). Outra possibilidade seria de miscigenação de populações, que antes eram isoladas uma das outras na região nativa durante o processo de introdução (Dlugosch & Parker, 2008). Este processo pode promover evolução adaptativa na região introduzida porque novas combinações genéticas estarão disponíveis para a ação da seleção, o que poderia promover uma mudança no nicho fundamental da espécie (Alexander & Edwards, 2010).

A partir dos cenários acima, previsões acerca da ocorrência da conservação de nicho ou mudança de nicho na região introduzida de uma espécie invasora podem ser feitas (veja Figura 3 em Alexander & Edwards (2010)). É mais provável de ocorrer uma mudança de nicho quando: (a) a espécie invasora possui uma estrutura genética forte na região nativa; e (b) quando o processo de introdução ocorre com vários eventos de soltura, aumentando as chances de miscigenação populacional. Além do mais, se interações bióticas são importantes, será esperado uma mudança de nicho quando essas interações são perdidas (Wiens & Graham, 2005), ou, por exemplo, quando ocorrem novas interações, troca de hospedeiros (Cox, 2004), o que seria independente da estruturação genética da região nativa. Por outro lado, uma similaridade (conservação) de nicho é esperada quando: (a) correlações genéticas (e.g., presença de “tradeoff” de aptidão para diferentes características) são altas; (b) quando a estruturação genética na região nativa é fraca, portanto, o surgimento de novos complexos gênicos para ação de seleção é menos provável, assim respostas na região em que a espécie foi introduzida devem ser similares às da região nativa; e (c) quando o processo de introdução teve poucos eventos de solturas (Alexander & Edwards, 2010).

No presente estudo o pardal (*Passer domesticus*), uma ave invasora bem sucedida (Anderson, 2006), foi utilizada como sistema de estudo para analisar seu processo de introdução no Brasil e testar se houve uma mudança ou conservação de seu nicho ecológico. Com relação ao processo de introdução, supõe-se que o pardal foi inicialmente solto em áreas de condições ambientais favoráveis na América do Sul e que, inicialmente, se expandiu para regiões que também apresentavam condições ambientais favoráveis para sua ocorrência antes de se expandir para áreas “não-ótimas”. Também foram identificadas as variáveis climáticas que eram importantes na expansão do pardal no Brasil. Testou-se também se essas eram as mesmas variáveis que melhor prediziam a ocorrência do pardal na sua região nativa (i.e, as principais variáveis do modelo de distribuição dessa espécie na região nativa). Tanto a mudança de nicho como a conservação de nicho são cenários plausíveis, logo, testou-se a possibilidade da ocorrência de ambos. O pardal poderia apresentar uma mudança de nicho no Brasil porque deixou para trás seus inimigos naturais durante o processo de introdução. Pelo menos para malária aviária, existe um escape desses parasitas para populações de pardal do Brasil (Lima *et al.*, 2010; Marzal *et al.*, 2011) capítulo 3). Portanto, se interações bióticas forem um componente importante na limitação da distribuição de espécies, o pardal no Brasil teria a possibilidade de explorar uma maior parte do seu nicho fundamental (Alexander & Edwards, 2010). Mas a ocorrência de similaridade de nicho também é possível porque as populações do pardal na região nativa apresentam uma baixa diferenciação genética tanto em escala local (Kekkonen *et al.*, 2010), como em escala regional (Schrey *et al.*, 2011). Além do mais, houve apenas cinco eventos de soltura do pardal na América do Sul (um no Brasil, um na Argentina e dois no Chile (Long, 1981); e um no Suriname (Ingels *et al.*, 2007)), o que reduz a possibilidade de um processo de miscigenação populacional.

Finalmente, se o pardal se expandir para localidades com novas condições ambientais (i.e, presença de um gradiente ecológico), espera-se que apresente adaptações a essas novas condições. Portanto, o pardal no Brasil deve apresentar clines de tamanho de acordo com a regra de Allen e Bergman. No caso da regra de Bergman, que o pardal será maior em regiões frias e menor em regiões quentes, enquanto que para regra de Allen que as extremidades do pardal será mais curtas em locais frios e mais longas em locais quentes. Além do mais, se as interações bióticas na região introduzida são diferentes e/ou são importantes, espera-se que o pardal apresente diferenças significativas na morfologia de bico – característica que é altamente associada com a dieta nas aves (Gill, 2007).

Materiais e Métodos

Espécie de estudo

O pardal (*Passer domesticus*) é um passeriforme granívoro pequeno (ca 30g) que pode ser dividido em dois grupos: *P. domesticus*, o grupo Paleártico, e *P. indicus*, o grupo Oriental. Ambos os grupos são compostos por várias subespécies, entretanto, *P. d. domesticus* é considerado como oriundo historicamente da Europa tendo expandido e colonizado áreas ao Leste das montanhas Urais depois do século XIX (Anderson, 2006). Os pardais estão fortemente associados a assentamentos humanos, tanto urbanos como rurais, e nidificam geralmente debaixo de telhados de casas e dentro de fendas de edifícios. Essa ave é considerada gregária, isto é, os indivíduos se alimentam em bandos com nidificação colonial facultativa e “roosts” comunitários. O pardal também é filopátrico, com a maioria dos indivíduos dessa espécie dispersando pouco quilômetros de sua

colônia natal (Anderson, 2006). No Brasil, 100 pares de pardal foram introduzidos entre 1905/1906 e subsequentes expansões de populações estabelecidas, assim como translocações de indivíduos no Brasil, resultaram em uma ampla distribuição dessa espécie até a borda da Amazônia brasileira (Sick, 1959; Smith, 1980). O pardal também foi introduzido na Argentina (entre 1872 e 1873), Chile (uma introdução em 1904 e uma introdução em 1915) e Suriname (em 2002) e hoje em dia está amplamente distribuído na América do Sul (Long, 1981; Ingels *et al.*, 2007).

Dados de ocorrência de pardal

Dados de ocorrência do pardal no Brasil foram obtidos da literatura (Sick, 1959, 1971; Smith, 1973, 1980; Silva & Oren, 1990; Borges *et al.*, 1996; Sick, 1997; Guilherme, 2000), de espécimes de museus do Brasil (museu de zoologia da USP; museu Paraense Emílio Goeldi; museu de história natural Capão da Imbuia; coleção ornitológica da Universidade Federal de Pernambuco; museu Nacional do Rio de Janeiro), de trabalho de campo feito por MR Lima e de dois bancos de dados da internet de ocorrência de espécies, GBIF (Global Biodiversity Information Facility) e Instituto Horus (www.institutohorus.org.br), uma ONG que trabalha com espécies invasoras no Brasil. A maioria dos registros do pardal eram nomes de cidades, portanto, os centroides de cada cidade foram usados como registros positivos (longitude e latitude) dessa espécie no Brasil e os dados foram checados com Google Earth. Foram compilados um total de 1111 pontos, sendo que para 181 pontos foi possível obter uma estimativa do ano de chegada usando a literatura ou dados de museu. Dados de ocorrência para o pardal da região nativa (Europa) foram obtidos do GBIF, do banco de dados de espécies suecas (www.artportalen.se) e do museu de Estocolmo, sendo um total de 3906 pontos.

Dados referentes ao ano de chegada do pardal na América do Sul também foram obtidos da literatura (Long, 1981; Azpiroz *et al.*, 2006; Ingels *et al.*, 2007).

Variáveis ambientais

Dezenove variáveis climáticas (Bio1 a Bio19) e altitude foram obtidas do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005) em uma escala espacial de 2,5 arcmin. Também foram utilizadas as variáveis: densidade populacional humana (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>), aridez anual e evapotranspiração anual – PET (ambas disponíveis em <http://www.cgiar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>). Para as últimas duas variáveis foi preciso agregá-las para 2,5 arcmin usando ArcMap 10.0, uma vez que essas variáveis encontravam-se em uma escala de 30 arcseg. Para as definições das variáveis veja a tabela 4.1.

Abordagem de modelagem

Modelos de distribuição de espécies (MDE) foram feitos usando o programa MAXENT (Phillips *et al.*, 2006). Este programa maximiza a entropia da distribuição de probabilidade, que é uma técnica de aprendizagem de máquinas, para prever a distribuição de uma dada espécie usando um conjunto de dados de variáveis climáticas e ambientais junto com os dados de ocorrência de espécie. MAXENT usa apenas dados de presença (não usa dados de ausência da espécie) para prever a adequação ao habitat de uma dada espécie e tem demonstrado um bom desempenho em diferentes cenários de modelagem (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006). Antes de fazer os modelos, os dados de ocorrência foram plotados em um grid de 2,5 arcmin e quando mais de um registro ocorreria em uma mesma célula do grid apenas um era utilizado, ou seja duplicatas eram removidas. Para esse procedimento o ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010) foi utilizado, e pontos

remanescentes foram movidos para o centro da célula do grid. Após esse procedimento, haviam 1103 pontos de ocorrência do pardal para o Brasil e 3138 pontos de ocorrência para Europa.

MDE da região nativa projetado na região em que a espécie foi introduzida

Foi feito um MDE para a região nativa do pardal usando dados ambientais e de ocorrência desta espécie cortados para o continente Europeu porque o pardal era historicamente confinado à Europa (Anderson, 2006). Utilizou-se o ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010) para checar se havia uma alta correlação entre as variáveis, e quando essas eram altamente correlacionadas ($r \geq 0,90$) era escolhida apenas uma das variáveis baseada em sua relevância biológica, assim como na facilidade de interpretação. Por exemplo, Bio1 (temperatura média anual) foi altamente correlacionada com Bio10 (média de temperatura do quarto do ano mais quente), portanto, Bio1 foi mantida no modelo e Bio10 retirada do modelo devido à redundância de incluir ambas no modelo. Para o MDE da região nativa foram utilizadas as seguintes variáveis: aridez anual, altitude, Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio5, Bio8, Bio9, Bio12, Bio14, Bio15, Bio18, e densidade populacional humana. Foram usados 70% dos pontos de ocorrência (selecionados aleatoriamente) para o treinamento do modelo e 30% para testar o modelo. Foi utilizado o modo default do MAXENT para o modelo. Foi utilizado a área de baixo da curva (AUC) do gráfico receptor da característica operacional (ROC) para avaliar a performance do modelo (Phillips *et al.*, 2006), onde modelos com valores de AUC acima de 0,7 são considerados bem ajustados. O procedimento de “Jackknife” implementado no MAXENT foi usado para inferir a importância de cada variável, ao identificar qual dessas possuía um maior ganho quando usada sozinha (i.e., a variável que tem a informação mais útil quando usada sozinha), assim como qual variável diminuía

mais o ganho quando omitida do modelo (i.e., a variável que contém a maior quantidade de informação que não está presente nas outras variáveis). Depois disso, o MDE desenvolvido para região nativa da Europa foi projetado para América do Sul.

Expansão do pardal

A taxa de expansão do pardal foi calculada plotando a raiz quadrada da área ocupada a cada intervalo de 10 anos. Esta medida linear quantifica a mudança no raio da área de extensão como se fosse um círculo perfeito com a inclinação da reta sendo igual a uma taxa constante de expansão (Blackburn *et al.*, 2009). A área ocupada foi calculada desenhando um Polígono Mínimo Convexo (PMC) ao redor dos pontos de ocorrência que tinham uma estimativa do ano de chegada para cada período de 10 anos usando a biblioteca “wild1” do R 2.14.0 (Sargeant, 2011). Os PMCs foram cortados (“clipados”) para o limite geográfico do Brasil usando ArcView 3.3 e a área foi calculada, usando a extensão Xtools (versão 9.2). Um modelo de regressão linear foi ajustado para os primeiros 20 anos da expansão (fase inicial) e para os últimos 80 anos de expansão (fase de expansão) para se calcular a taxa de expansão para cada uma dessas fases. Também foram obtidos os centroides de cada PMC de cada intervalo de 10 anos após esses serem cortados para o limite do Brasil e foram calculados a direção e a distância (km) entre os centroides consecutivos (i.e., de 1915 a 1925, de 1925 a 1935 e assim por diante) usando a extensão Path, Distance and Bearings (versão 3.2b) (Figura 4.1).

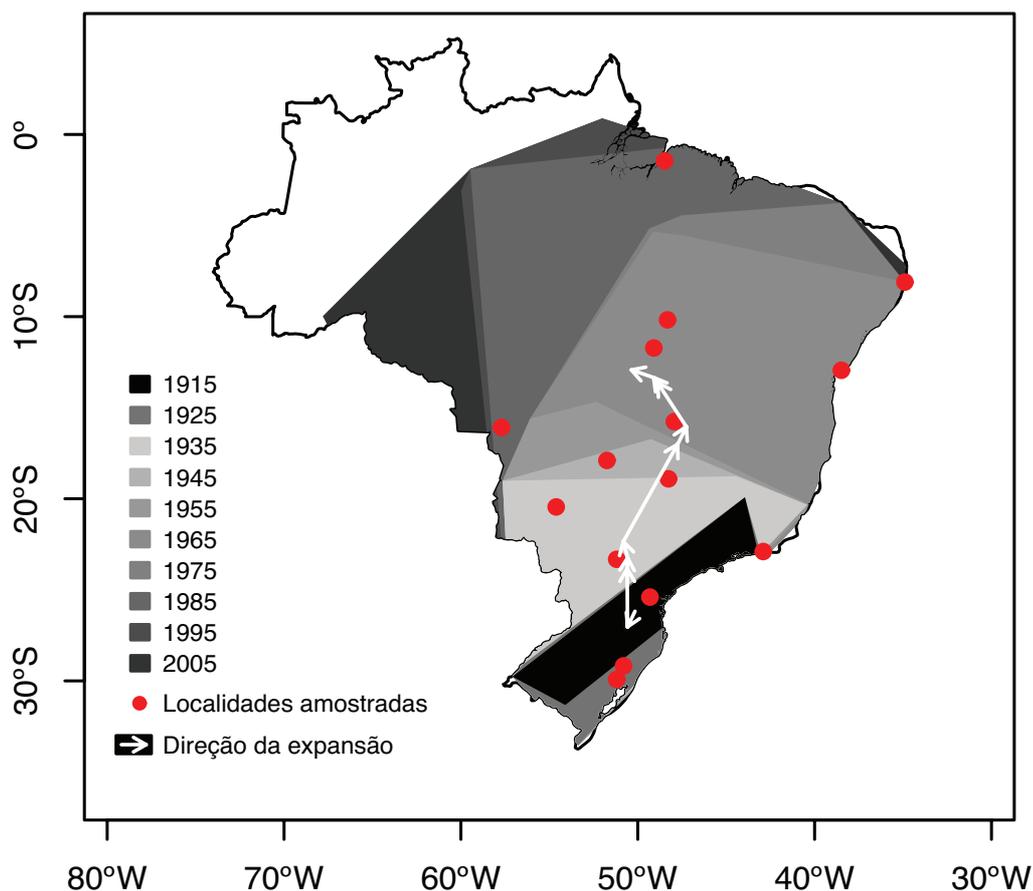


Figura 4.1: Mapa do Brasil mostrando a área ocupada pelo pardal (*Passer domesticus*) em intervalos de 10 anos, a direção de expansão dos pardais em intervalos de 10 anos e as localidades onde pardais foram amostrados em 2007.

Os registros de ocorrência do pardal foram plotados em conjunto com cada PMC, e para os registros que se encontravam dentro de um determinado PMC, mesmo que não se tenha referências para suas datas, foram-lhes atribuídas como data de chegada o ano referência do PMC no qual esse registro pertencia. Dados bioclimáticos, dados ambientais e densidade populacional humana (de 2005) foram obtidos para cada um desses pontos de ocorrência e a área do PMC onde se encontrava o pontos, foi usada como medida de expansão do pardal. Quando variáveis eram altamente correlacionadas ($r \geq 0,95$), apenas uma era mantida para modelagem da expansão do pardal. Antes de conduzir as análises, foi utilizado o

protocolo de exploração de dados de (Zuur *et al.*, 2010) e foi permitido um valor máximo de 3 para variação de inflação. Densidade populacional humana, Bio4, e Bio19 foram transformadas usando logaritmo, enquanto que Bio13 e altitude foram transformadas usando raiz quadrada para que essas tivessem uma distribuição normal. As variáveis usadas no Modelo Linear Geral (GLM) foram: 1) densidade populacional humana; 2) altitude; 3) Bio2; 4) Bio4; 5) Bio13; 6) Bio15; e 7) Bio19. Cinco registros foram eliminados das análises por serem considerados “outliers” gerando um tamanho amostral de 993 registros.

Os pressupostos do GLM foram checados no modelo global (porque AIC_c foi usado na seleção de modelos), que incluía todas as sete variáveis acima sem interação, checando a distribuição residual. A seleção de modelos foi feita usando o critério de informação de Akaike de segunda ordem (AIC_c), onde se mede quão bem ajustado é o modelo, levando em consideração o número de parâmetros usados nos modelos (Burnham & Anderson, 2002). Todas as associações possíveis entre as variáveis, mas sem nenhuma interação, foram incluídas no conjunto de modelos, assim como um modelo nulo (sem nenhuma variável), isso gerou um total de 128 modelos. Foram usadas as inferências múltiplas de modelo no conjunto de modelos que apresentaram um ΔAIC_c igual ou menor que quatro. Estimativas dos parâmetros, erros padrões e intervalos de confiança (C.I) incondicionais (“unconditional”) foram calculados de acordo com Burnham & Anderson (2002). A seleção de modelos e inferência múltipla de modelos foram feitas no pacote “MuMIn” do R 2.14.0 e as estimativas foram estandardizadas antes da inferência múltipla dos modelos (Bartón, 2012).

Comparação de nichos durante a expansão do pardal no Brasil

Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para visualizar como o espaço climático/ambiental se modificava com o avanço do pardal no Brasil. A PCA foi feita no pacote “ade4” do R.2.14.0 (Dufour & Dray, 2007) em cima da matriz de correlação. O processo de expansão foi dividido em intervalos de 10 anos e ao usar o método do PMC descrito acima, os pontos foram agrupados de acordo com esses intervalos de 10 anos. Foi conduzida uma análise de PCA entre classes que resulta em uma porcentagem de inercia entre classes (Dolédec & Chessel, 1987) e sua significância foi testada com 99 randomizações de Monte-Carlo. Portanto, se a inercia entre-classes for significativa isso corrobora a possibilidade de haver uma diferença entre os grupos. No caso deste estudo, se há uma diferença entre as nuvens de pontos para cada intervalo de 10 anos do espaço climático. Para essas análises todas as variáveis ambientais foram utilizadas.

Para testar se durante o processo de expansão do pardal no Brasil ocorreu uma mudança de nicho ou uma similaridade de nicho, foi calculado a sobreposição de nicho entre PMCs consecutivos (i.e, de 1915 a 1925, 1925 a 1935 e assim por diante) usando as métricas D de Schoener e I de Hellinger (Warren *et al.*, 2008), como implementado no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010). Esses índices são calculados usando MDEs gerados pelo MAXENT, onde estimativas da adequação para cada célula do grid da área de estudo é comparada entre os diferentes MDEs depois que os escores de adequação foram normalizados de tal maneira que esse valores de adequação somem até 1 no espaço geográfico (Warren *et al.*, 2010). D de Schoener e I de Hellinger vão de 0 (quando não há sobreposição da tolerância ambiental prevista) até 1 (quando todas as células do grid são igualmente adequadas). Um distribuição nula dessas duas métricas foi

gerada de tal maneira que o MDE de um PMC (e.g. 1915) é comparado com outro MDE obtido com pontos de ocorrências que foram colocados aleatoriamente no PMC consecutivo (e.g. 1925). A comparação reversa também foi feita (e.g., MDE do PMC de 1925 é comparado com pontos colocados aleatoriamente no PMC de 1915). Esse procedimento foi feito 100 vezes para obter uma distribuição nula do ambiente de fundo, ou seja, uma medida de quão diferentes são os ambientes. Se o valor observado for maior (ou menor) do que o esperado dessa distribuição nula então a hipótese de similaridade de nicho (ou mudança) é confirmada (Warren *et al.*, 2008). Por outro lado, se o valor observado não for maior ou menor do que o esperado pela distribuição nula, pode se assumir que o MDE de cada PMC não é mais diferente do que o esperado baseado na disponibilidade de habitats disponíveis (i.e., o ambiente de fundo) (Warren *et al.*, 2010). Novamente variáveis altamente correlacionadas ($r \geq 0,90$) no Brasil foram eliminadas e as seguintes variáveis foram utilizadas no MDE para a expansão do pardal no Brasil: altitude, Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio5, Bio7, Bio8, Bio12, Bio13, Bio14, Bio15, Bio18, Bio19, densidade populacional humana e PET. Para os dados referentes aos MDE gerados pelo MAXENT para calcular a sobreposição de nicho (valor observado) veja tabela 4.1, 70% dos registros foram usados para treinar o modelo e 30% para testar o modelo, o “random seed” do MAXENT foi usado para garantir que os pontos eram escolhidos aleatoriamente e o procedimento de Jackknife também foi usado.

Comparações dos nichos da Europa e do Brasil

Testes de fundo (“background tests”; veja acima), como implementado no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010), também foram usados para testar se há uma similaridade ou mudança de nicho entre a região nativa (Europa) e introduzida

(Brasil). Nesse caso, MDE do Brasil foi comparado a pontos aleatoriamente colocados na Europa (N = 3138) e vice-versa, MDE da Europa foi comparado com pontos colocados aleatoriamente no Brasil (N = 1103). Isso foi feito 100 vezes e para esses modelos as seguintes variáveis foram usadas: aridez anual, altitude, Bio1, Bio2, Bio4, Bio5, Bio7, Bio8, Bio12, Bio14, Bio15, Bio18, Bio19 e densidade populacional. Variáveis que foram eliminadas dessa análise eram altamente correlacionadas ($r \geq 0,90$) com uma das variáveis acima.

Análises morfométricas

Indivíduos do pardal foram capturados em 15 localidades do Brasil durante 2007 com redes de neblina (Figura 4.1; número das licenças do IBAMA: 179/2006 – CGFAU; 12322-1 e; 12322-2). As medidas morfológicas foram obtidas por MR Lima e comprimento do bico (da ponta do bico até a narina), altura do bico, largura do bico e comprimento do tarso foram feitas com um paquímetro digital (0,01 mm) e a medida de comprimento da asa (asa fechada) foi feita com uma régua (0,1 cm) (para tamanho da amostra, média e desvios padrões veja Tabela 4.2). Como o avanço dos pardais no Brasil ocorreu com um forte gradiente de temperatura (veja resultados), foi testado se o pardal respondeu a essas novas condições. Foram calculadas as médias populacionais do comprimento do tarso dos machos (após transformação com logaritmo) e das fêmeas (após transformação com raiz quadrada) e foi testado se havia uma correlação com Bio11 (temperatura média do quarto de ano mais frio; maior “loading” no eixo 1 da PCA do espaço climático/ambiental do Brasil). É esperado que as populações de regiões mais quentes apresentem tarso mais longo e que as populações de regiões mais frias apresentem um tarso mais curto de acordo com a regra de Allen (uma correlação positiva).

Tabela 4.1: Contribuição das variáveis usadas nos modelos de distribuição de espécie (MDE) desenvolvidos no MAXENT para o pardal (*Passer domesticus*) na sua região nativa (Europa) e durante a sua expansão na região introduzida do Brasil (de 1905 a 2005). Os limites da expansão foram obtidos usando o método do Polígono Mínimo Convexo (PMC) para os dados de ocorrência que tinham a estimativa do ano de chegada (veja métodos). Variáveis em negrito são as que apresentaram um maior ganho (i.e., as variáveis com a informação mais útil quando usada sozinha) e em itálico as variáveis que reduziram mais o ganho quando omitidas do modelo (i.e., contém a maioria da informação que não está presente nas outras variáveis). A performance do modelo foi avaliada usando a área embaixo da curva (AUC), onde modelos que apresentam valores maiores que 0,7 são considerados modelos bem ajustados e NU significa que a variável não foi utilizada. 70% dos dados de ocorrência foram usados para treinar os modelos e 30% para testar os modelos e foram usadas as condições default do MAXENT.

| Variável | Definição das variáveis | Região nativa | Porcentagem de contribuição nos MDE | | | | | | | | | |
|----------------|---|---------------|-------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------|
| | | | PMC 1915 | PMC 1925 | PMC 1935 | PMC 1945 | PMC 1955 | PMC 1965 | PMC 1975 | PMC 1985 | PMC 1995 | PMC 2005 |
| Densidade Pop. | Densidade populacional humana (2005) | 12,9 | 43,5 | 41,5 | 33,2 | 36,3 | 29,4 | 30,9 | 53,4 | 56,6 | 53,8 | 55 |
| Altitude | Elevação (m) | 8,1 | 4,3 | 4,4 | 0,6 | 1,8 | 1,2 | 0,5 | 0,1 | 0,3 | 1,1 | 0,7 |
| Aridez anual | Índice de aridez | 2,1 | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU |
| PET | Evapo-Transpiração anual | NU | 3,2 | 2,1 | 4,2 | 0,4 | 1,1 | 0,4 | 1,1 | 0,6 | 3,0 | 0,5 |
| Bio1 | Média de temp. anual | 1,2 | 0,0 | 0 | 14,2 | 25,3 | 0,5 | 0,3 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 1,4 |
| Bio2 | Amplitude média diurna | 0,7 | 0,3 | 0,1 | 0,8 | 0,1 | 0,1 | 3,9 | 5,1 | 4,9 | 3,0 | 3,0 |
| Bio3 | Isotermalidade | 0,3 | 0,6 | 1,1 | 0,4 | 0,4 | 13,1 | 0,5 | 0,0 | 0,3 | 0,0 | 0,0 |
| Bio4 | Sazonalidade de temperatura | 40,7 | 40,1 | 43,0 | 37,8 | 23,2 | 34,5 | 46,4 | 13,2 | 18,5 | 19,7 | 20,9 |
| Bio5 | Temp. máxima do mês mais quente | 9,6 | 0,5 | 0,1 | 0,3 | 0,3 | 0,7 | 0,0 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,2 |
| Bio7 | Amplitude de temp. anual | NU | 0,4 | 1,0 | 0,3 | 1,9 | 7,4 | 0,3 | 0,1 | 0,2 | 0,3 | 0,2 |
| Bio8 | Temp. média do quarto do ano mais chuvoso | 8,0 | 0,1 | 3,1 | 0,5 | 0,6 | 0,9 | 1,0 | 0,1 | 0,6 | 0,4 | 0,5 |
| Bio9 | Temp. média do quarto do ano mais seco | 9,8 | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU | NU |
| Bio12 | Precipitação anual | 0,5 | 0,6 | 0,0 | 0,6 | 2,9 | 5,2 | 1,5 | 20,9 | 11,6 | 13,5 | 11,8 |
| Bio13 | Precipitação do mês mais chuvoso | NU | 0,0 | 0,0 | 0,5 | 0,8 | 1,4 | 6,8 | 0,4 | 0,2 | 0,2 | 0,7 |

Continuação da Tabela 4.1

| Variável | Definição das variáveis | Região nativa | Porcentagem de contribuição no MDE | | | | | | | | | |
|-----------------------|---|---------------|------------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | | | PCM 1915 | PCM 1925 | PCM 1935 | PCM 1945 | PCM 1955 | PCM 1965 | PCM 1975 | PCM 1985 | PCM 1995 | PCM 2005 |
| Bio14 | Precipitação do mês mais seco | 0,2 | 1,9 | 0,1 | 0,7 | 0,2 | 1,3 | 0,9 | 0,3 | 0,9 | 0,3 | 0,2 |
| Bio15 | Sazonalidade de precipitação | 0,7 | 0,0 | 0,1 | 0,5 | 0,4 | 0,2 | 2,6 | 1,6 | 3,3 | 1,9 | 1,9 |
| Bio18 | Precipitação do quarto do ano mais quente | 5,0 | 4,3 | 3,4 | 3,0 | 3,3 | 1,6 | 2,7 | 1,2 | 0,3 | 0,9 | 1,0 |
| Bio19 | Precipitação do quarto do ano mais frio | NU | 0,1 | 0,1 | 0,3 | 2,0 | 1,5 | 1,5 | 2,4 | 1,8 | 1,7 | 2,0 |
| AUC dados treinamento | | 0,865 | 0,987 | 0,988 | 0,979 | 0,977 | 0,968 | 0,921 | 0,905 | 0,885 | 0,89 | 0,886 |
| AUC dados teste | | 0,855 | 0,985 | 0,975 | 0,968 | 0,951 | 0,961 | 0,9 | 0,882 | 0,874 | 0,854 | 0,865 |

Tabela 4.2: Média \pm desvio padrão para as diferentes medidas morfológicas do pardal (*Passer domesticus*) para machos (a) e para fêmeas (b) de 15 diferentes localidades da região introduzida do Brasil, com as coordenadas das cidades e tamanho amostral (N).

| Cidade | Longitude | Latitude | N | Altura do bico | Comprimento do bico | Largura do bico | Comprimento da asa | Comprimento do tarso |
|--------------|-----------|----------|----|-----------------|---------------------|-----------------|--------------------|----------------------|
| (a) Machos | | | | | | | | |
| Belém | -48,473 | -1,450 | 20 | 8,08 \pm 0,30 | 9,55 \pm 0,44 | 9,09 \pm 0,50 | 74,35 \pm 1,66 | 14,60 \pm 0,70 |
| Brasília | -47,910 | -15,780 | 14 | 8,03 \pm 0,46 | 9,70 \pm 0,51 | 8,88 \pm 0,63 | 76,50 \pm 1,95 | 17,21 \pm 2,49 |
| Cáceres | -57,688 | -16,071 | 16 | 8,24 \pm 0,27 | 10,17 \pm 0,50 | 8,53 \pm 0,31 | 75,94 \pm 2,02 | 14,46 \pm 0,64 |
| Campo Grande | -54,616 | -20,451 | 17 | 8,26 \pm 0,28 | 9,94 \pm 0,39 | 8,40 \pm 0,25 | 76,59 \pm 1,18 | 14,16 \pm 1,02 |
| Canela | -50,807 | -29,362 | 10 | 7,85 \pm 0,33 | 9,40 \pm 0,40 | 8,74 \pm 0,40 | 76,00 \pm 1,94 | 13,38 \pm 0,94 |
| Canoas | -51,177 | -29,920 | 9 | 8,14 \pm 0,27 | 9,75 \pm 0,45 | 8,96 \pm 0,38 | 76,11 \pm 2,20 | 13,36 \pm 0,82 |
| Curitiba | -49,290 | -25,420 | 15 | 7,93 \pm 0,26 | 9,75 \pm 0,41 | 8,62 \pm 0,37 | 76,60 \pm 1,59 | 13,44 \pm 0,75 |
| Gurupi | -49,075 | -11,731 | 9 | 8,01 \pm 0,15 | 9,62 \pm 0,37 | 8,37 \pm 0,26 | 75,00 \pm 2,29 | 13,67 \pm 0,98 |
| Jataí | -51,740 | -17,883 | 17 | 7,91 \pm 0,29 | 9,65 \pm 0,58 | 8,81 \pm 0,28 | 76,06 \pm 1,89 | 14,67 \pm 0,40 |
| Londrina | -51,170 | -23,305 | 13 | 8,12 \pm 0,30 | 10,09 \pm 0,42 | 8,75 \pm 0,51 | 75,38 \pm 2,29 | 13,99 \pm 0,69 |
| Niterói | -43,112 | -22,892 | 14 | 7,92 \pm 0,28 | 9,87 \pm 0,42 | 8,46 \pm 0,42 | 74,36 \pm 1,98 | 14,01 \pm 0,77 |
| Palmas | -48,330 | -10,193 | 12 | 7,95 \pm 0,40 | 9,33 \pm 0,31 | 8,12 \pm 0,42 | 75,42 \pm 2,06 | 13,80 \pm 1,16 |
| Recife | -34,920 | -8,080 | 16 | 7,79 \pm 0,15 | 9,72 \pm 0,51 | 8,18 \pm 0,49 | 75,56 \pm 1,86 | 13,61 \pm 0,82 |
| Salvador | -38,469 | -12,968 | 10 | 7,84 \pm 0,39 | 9,38 \pm 0,32 | 8,73 \pm 0,48 | 75,30 \pm 2,36 | 13,67 \pm 1,94 |
| Uberlândia | -48,276 | -18,908 | 13 | 7,91 \pm 0,25 | 9,52 \pm 0,47 | 8,57 \pm 0,39 | 75,61 \pm 2,81 | 13,98 \pm 1,18 |

Continuação da Tabela 4.2

| Cidade | Longitude | Latitude | N | Altura do bico | Comprimento do bico | Largura do bico | Comprimento da asa | Comprimento do tarso |
|--------------|-----------|----------|----|----------------|---------------------|-----------------|--------------------|----------------------|
| (b) Fêmeas | | | | | | | | |
| Belém | -48,473 | -1,450 | 12 | 7,85 ± 0,33 | 9,56 ± 0,41 | 8,93 ± 0,54 | 70,67 ± 3,02 | 14,61 ± 0,92 |
| Brasília | -47,910 | -15,780 | 6 | 7,72 ± 1,11 | 9,54 ± 0,39 | 8,55 ± 0,37 | 73,17 ± 1,94 | 16,54 ± 1,68 |
| Cáceres | -57,688 | -16,071 | 15 | 8,02 ± 0,30 | 9,90 ± 0,61 | 8,31 ± 0,36 | 73,27 ± 1,75 | 14,47 ± 0,76 |
| Campo Grande | -54,616 | -20,451 | 8 | 8,10 ± 0,35 | 9,72 ± 0,28 | 8,27 ± 0,36 | 73,75 ± 1,49 | 13,65 ± 0,91 |
| Canela | -50,807 | -29,362 | 14 | 7,81 ± 0,27 | 9,23 ± 0,61 | 8,46 ± 0,41 | 73,15 ± 1,99 | 13,09 ± 0,87 |
| Canoas | -51,177 | -29,920 | 13 | 8,15 ± 0,23 | 9,70 ± 0,34 | 8,67 ± 0,48 | 73,77 ± 1,88 | 13,18 ± 0,98 |
| Curitiba | -49,290 | -25,420 | 11 | 7,83 ± 0,36 | 9,67 ± 0,54 | 8,36 ± 0,43 | 73,45 ± 1,75 | 13,30 ± 0,96 |
| Gurupi | -49,075 | -11,731 | 9 | 7,89 ± 0,32 | 9,55 ± 0,50 | 8,34 ± 0,20 | 72,22 ± 1,92 | 14,45 ± 0,76 |
| Jataí | -51,740 | -17,883 | 7 | 7,93 ± 0,23 | 9,37 ± 0,35 | 8,85 ± 0,43 | 73,86 ± 2,27 | 14,33 ± 0,59 |
| Londrina | -51,170 | -23,305 | 16 | 7,90 ± 0,41 | 9,51 ± 0,88 | 8,66 ± 0,38 | 72,06 ± 2,32 | 13,84 ± 0,66 |
| Niterói | -43,112 | -22,892 | 8 | 7,63 ± 0,22 | 9,60 ± 0,47 | 8,39 ± 0,36 | 71,12 ± 2,42 | 13,79 ± 0,97 |
| Palmas | -48,330 | -10,193 | 10 | 7,72 ± 0,26 | 9,42 ± 0,44 | 8,27 ± 0,45 | 71,70 ± 2,06 | 13,33 ± 0,65 |
| Recife | -34,920 | -8,080 | 11 | 7,83 ± 0,34 | 9,29 ± 0,41 | 8,53 ± 0,32 | 71,18 ± 2,23 | 13,37 ± 1,12 |
| Salvador | -38,469 | -12,968 | 14 | 7,85 ± 0,44 | 9,27 ± 0,38 | 8,45 ± 0,51 | 71,92 ± 1,98 | 12,99 ± 0,88 |
| Uberlândia | -48,276 | -18,908 | 11 | 8,16 ± 0,23 | 9,37 ± 0,31 | 8,62 ± 0,80 | 73,09 ± 0,94 | 14,31 ± 0,51 |

O comprimento da asa (também usando a média da população) foi utilizado como uma medida indireta para tamanho corporal para testar se havia uma correlação entre comprimento de asa e Bio11, onde é esperado que o comprimento da asa de populações de regiões mais quentes sejam menores, enquanto que populações de regiões mais frias tenham um comprimento de asa maior, de acordo com a regra de Bergman (uma correlação negativa). Foi utilizado uma PCA na matriz de correlação para as diferentes medidas de bico, seguida de uma ANOVA no primeiro eixo da PCA, para testar se as populações tinham diferentes tamanhos de bico, o que é esperado caso os recursos alimentares disponíveis sejam diferentes entre as populações. Também foi testado se havia uma correlação entre a média populacional do primeiro eixo da PCA para medidas de bico com Bio11, para eliminar qualquer possibilidade de influência de uma variável climática na morfologia do bico. Todas as análises foram feitas separadamente para machos e fêmeas porque o pardal apresenta dimorfismo sexual.

Resultados

Projeção do MDE da região nativa na região introduzida

A distribuição potencial do pardal na região nativa da Europa apresentou um AUC de 0,865, que é maior do que o esperado se fosse ao acaso (0,5) e, a distribuição potencial coincidiu com uma distribuição mais Central/Oeste da Europa (Figura 4.2). As variáveis de melhor previsão da ocorrência do pardal foram Bio4 (40,7%), densidade populacional humana (12,9%), Bio9 (9,8%), Bio5 (9,6%) e altitude (8,1%), veja a Tabela 4.1 para todas as variáveis. O teste de Jackknife mostrou que a variável Bio4 tinha o maior ganho quando usada sozinha no modelo, enquanto que

densidade populacional humana diminuía mais o ganho quando omitida. Portanto, Bio4 e densidade populacional humana são as variáveis mais importantes do modelo. Quando esse MDE foi projetado na região introduzida, a América do Sul, o modelo sub-previu a extensão atual de pardais nesta região (Figura 4.3). Condições favoráveis para os pardais na América do Sul ocorreram no sul do continente e próximos da costa Pacífica do Chile, assim como em regiões de alta elevação na América do Sul. No geral, os locais de soltura de pardais eram próximos às áreas que apresentavam condições adequadas para a ocorrência de pardais na América do Sul, com exceção do evento de introdução em Nieuw-Nickerie, Suriname, em 2002 (Figura 4.3).

Expansão do pardal no Brasil

A taxa de expansão do pardal no Brasil é melhor explicada quando divide-se o processo em duas fases: uma expansão inicial, mais devagar ($9,36 \text{ km ano}^{-1}$) para os primeiros 20 anos; e uma fase de expansão ($22,83 \text{ km ano}^{-1}$), que ainda está ocorrendo desde dos últimos 80 anos (Figura 4.4). Entretanto, ao analisar a distância entre os centroides dos PMC para cada período de 10 anos, a extensão coberta pelo pardal varia por década, com a maior distância sendo percorrida entre 1955 e 1965 (Figura 4.5).

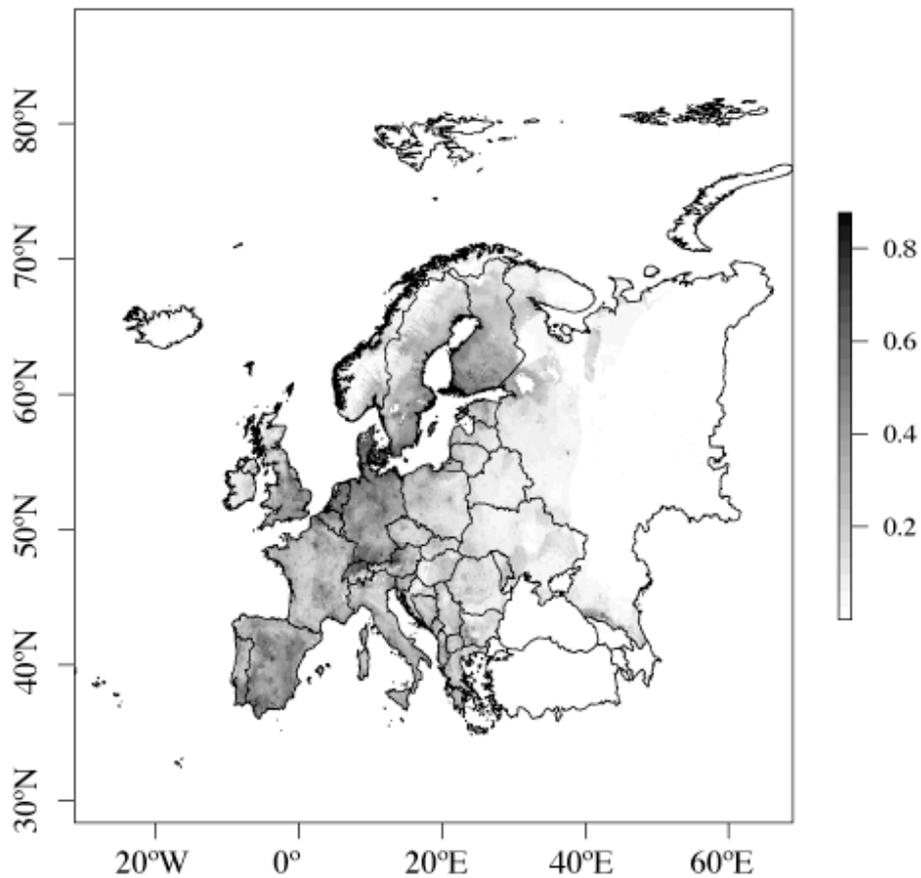


Figura 4.2: Distribuição potencial do pardal (*Passer domesticus*) na região nativa da Europa usando o MAXENT como ferramenta para modelar o nicho ambiental da espécie com dados de ocorrência para Europa e dados ambientais limitados ao continente Europeu. A probabilidade de ocorrência do pardal é mostrada de maneira gradual (0-1, ou 0-100%), onde a coloração mais escura significa maior probabilidade de ocorrência.

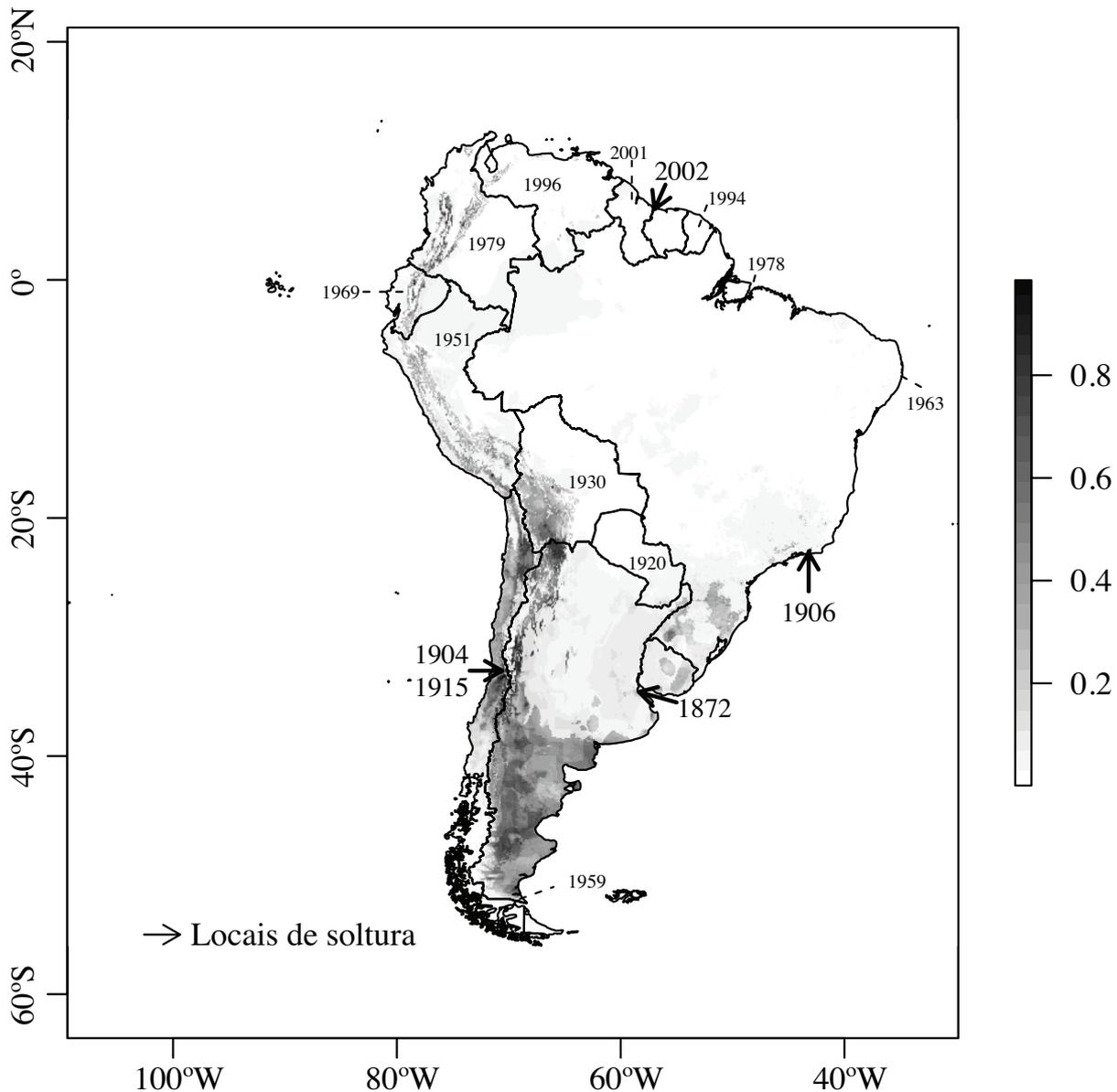


Figura 4.3: Modelo de distribuição de espécie gerado com MAXENT usando dados de ocorrência do pardal (*Passer domesticus*) para Europa e dados ambientais limitados a região nativa (Europa) e projetado na região em que foi introduzido na América do Sul. As setas indicam ano e locais de soltura, enquanto que ano com e sem linhas pontilhadas indicam o ano estimado da chegada do pardal nesses países. A probabilidade de ocorrência de pardais é mostrada de maneira gradual (0-1, ou 0-100%), onde a coloração mais escura significa maior probabilidade de ocorrência. Dados referentes à chegada e locais de soltura do pardal foram obtidos da literatura (Long, 1981; Ingels *et al.*, 2007).

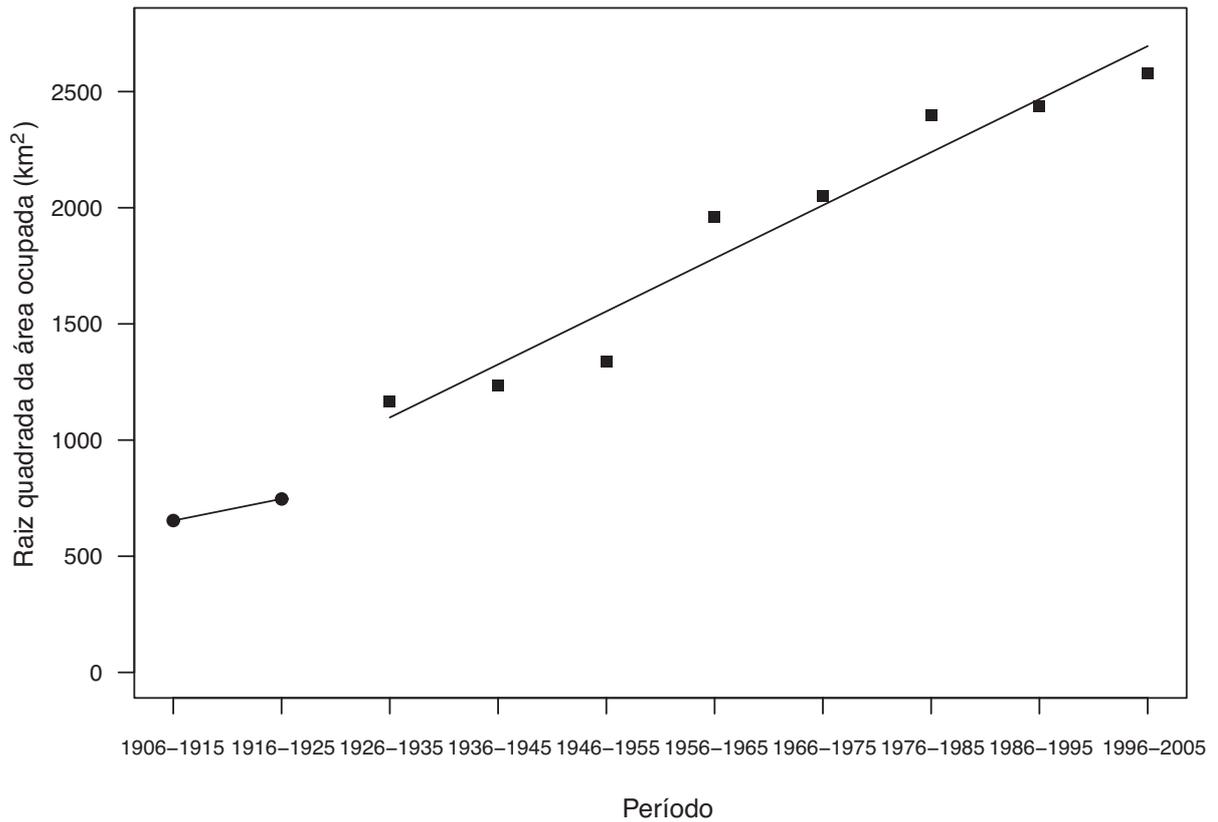


Figura 4.4: Raiz quadrada da área ocupada pelo pardal (*Passer domesticus*) na região introduzida do Brasil em intervalos de 10 anos desde de sua introdução no Rio de Janeiro entre 1905/1906. As linhas representam o modelo de regressão para a fase inicial de expansão durante os primeiros 20 anos (círculos) e a fase seguinte de expansão dos últimos 80 anos (quadrados).

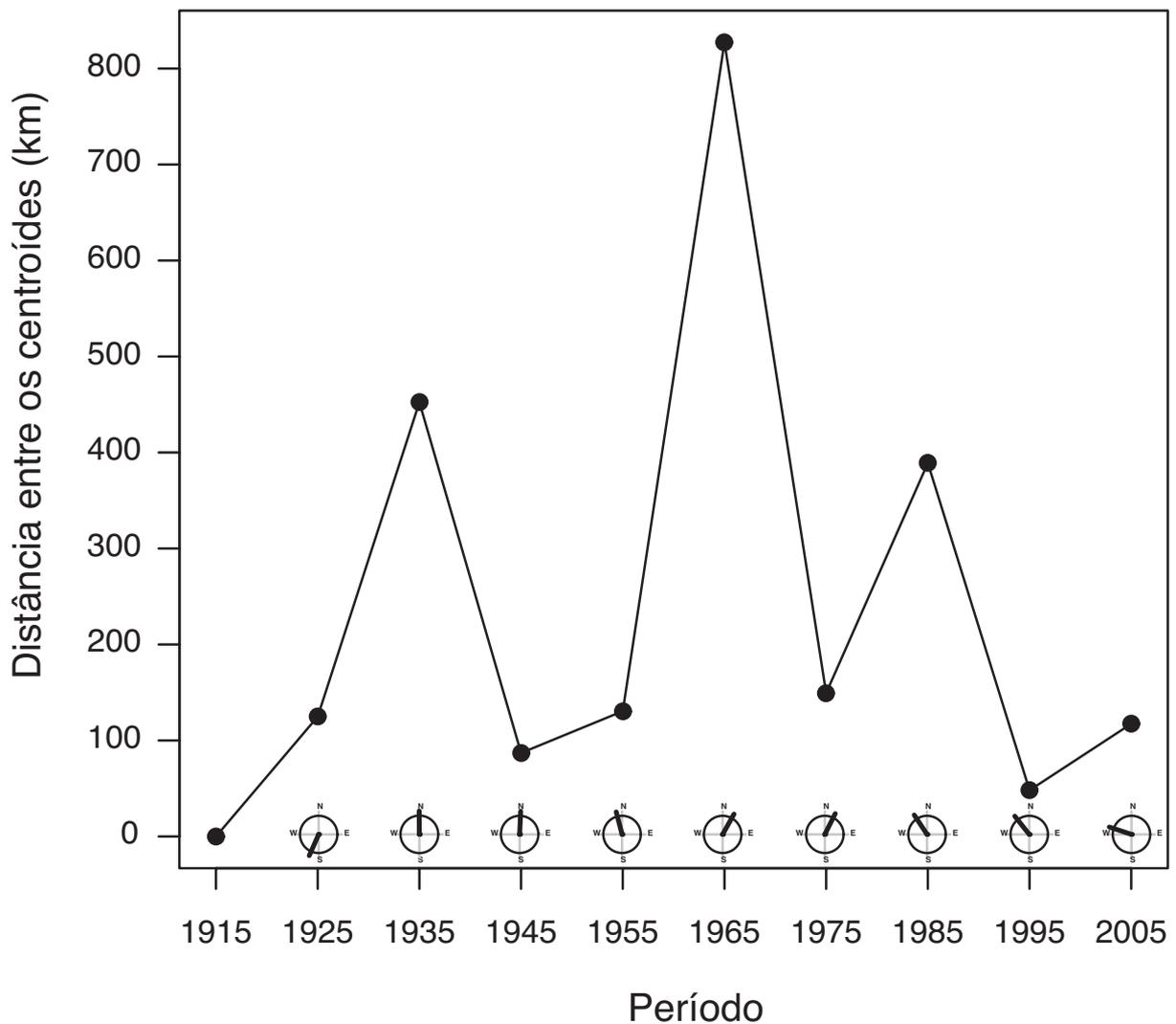


Figura 4.5: Distância entre os centroides consecutivos (e.g., de 1915 a 1925, de 1925 a 1935 e assim por diante) dos polígonos mínimos convexos para cada 10 anos da expansão do pardal, *Passer domesticus* (veja Figura 4.1) e direção da expansão entre um período e o próximo representado pelas linhas pretas que se encontram nas bússolas.

Além do mais, a direção da expansão do pardal mudou durante os 100 anos de expansão no Brasil, com essa espécie dirigindo-se inicialmente mais para o Sul do país durante os primeiros 20 anos de expansão. Após isso, eles vão em uma direção mais Norte, e nos últimos 20 anos eles aparentam estar indo para regiões mais ao Noroeste/Oeste do Brasil (Figura 4.1 e 4.5).

A expansão do pardal no Brasil foi negativamente associada com logaritmo de Bio4, raiz quadrada de Bio13, altitude e logaritmo da densidade populacional humana, enquanto foi positivamente associada com Bio2 e logaritmo de Bio19 (Tabela 4.3). Essas variáveis foram consideradas como importantes na previsão do modelo por nenhuma delas apresentarem zero em seus intervalos de confiança de 95%, o que indica que o efeito dessas variáveis são maiores do que zero. A variável que apresentou a maior estimativa de expansão foi Bio4 (maior coeficiente estandardizado), que está associada com sazonalidade de temperatura (desvio padrão*100). Portanto, o pardal no Brasil aparentemente se expandiu para regiões de baixa sazonalidade, uma vez que o coeficiente foi negativo. Entretanto, Bio4 é negativamente correlacionada com latitude ($r = -0,87$, $gl = 991$, $P < 0,0001$), e, como o pardal foi para áreas de baixa latitude no Brasil durante o início do processo de expansão (Figura 4.1 e 4.5), aparentemente Bio4 é importante para primeira década de expansão. Provavelmente o pardal continuará indo para o sul da América do Sul, além de iniciarem uma expansão em outras direções. Em apoio a esse fato, Bio4 também foi a variável mais importante na previsão de ocorrência do pardal no MDE da região nativa. Portanto, parece que o pardal inicialmente se expandiu para regiões que tinham um clima similar ao de sua região nativa. Além do mais, densidade populacional humana e Bio4 também foram as variáveis que mais contribuíram com informação para o MDEs da expansão do pardal no Brasil (Tabela 4.1), o que indica a importância dessas duas variáveis na ocorrência e expansão do pardal no Brasil. Essas duas variáveis também foram as mais importantes para o MDE da região nativa.

Tabela 4.3: Estimativas médias dos modelos e precisão (erro padrão incondicional e intervalo de confiança incondicional de 95%) calculados usando como limiar um ΔAIC_c menor ou igual à quatro, baseado em um GLM de expansão (km²). Seleção de modelo e inferência múltipla de modelos foram feitas de acordo com Burnham & Anderson (2002).

| Parâmetro | Estimativa | EP Incondicional | I.C. Inferior | I.C. Superior | Importância relativa |
|-----------------------------|------------|------------------|---------------|---------------|----------------------|
| Bio2 | 0,091 | 0,033 | 0,025 | 0,156 | 1,00 |
| Bio4 ¹ | -0,703 | 0,029 | -0,760 | -0,647 | 1,00 |
| Bio13 ² | -0,278 | 0,027 | -0,330 | -0,225 | 1,00 |
| Bio15 | 0,043 | 0,032 | -0,019 | 0,106 | 0,48 |
| Bio19 ¹ | 0,104 | 0,031 | 0,044 | 0,165 | 1,00 |
| Altitude ² | -0,142 | 0,025 | -0,192 | -0,093 | 1,00 |
| Densidade Pop. ¹ | -0,206 | 0,026 | -0,256 | -0,155 | 1,00 |

¹ transformados com logaritmo

² transformados com raiz quadrada

Divergência de nicho durante a expansão do pardal e entre as regiões nativa e introduzida

A análise de componentes principais (PCA) de todas as variáveis ambientais para expansão do pardal no Brasil revelou dois eixos que explicaram quase 62% de toda variação (Tabela 4.4). O primeiro eixo foi responsável pela maior parte da separação do espaço multivariado (Figura 4.6A) e os pardais se deparam com novas condições ambientais ao avançarem no Brasil (Figura 4.6B). O eixo PC I está associado principalmente com temperatura (Bio1, Bio3, Bio8, Bio9, Bio10 e Bio11) e sazonalidade (Bio4). Valores negativos de PC I indicam altas temperaturas e baixa sazonalidade, enquanto que valores positivos indicam baixas temperaturas e alta sazonalidade (Figura 4.6C e Tabela 4.4). Análise dos centroides do espaço climático da espécie por década do processo de expansão, mostra que esses eram diferentes à medida que o pardal avançava no Brasil (inercia entre grupos (diferentes décadas): 43,83%, teste de Monte Carlo $P < 0,01$).

Tabela 4.4: Análise de componentes principais do espaço climático/ambiental da região na qual o pardal (*Passer domesticus*) foi introduzido (Brasil). Valores em negrito mostram os “loadings” que são maiores ou iguais à 0,8 ou menores e iguais à -0,8. Dados climáticos/ambientais foram obtidos do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), densidade populacional do site: <http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>; enquanto que aridez anual e evapotranspiração anual – PET foram obtidas do site: <http://www.cgiar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>. Escala espacial foi de 2,5 arcmin. Para definições das variáveis veja a Tabela 4.1.

| Variáveis | PC I | PC II | PC III | PC IV |
|---------------------|--------------|-------------|--------------|-------|
| Altitude | 0,42 | 0,68 | 0,21 | 0,47 |
| Densidade Pop. | 0,17 | -0,13 | -0,13 | 0,22 |
| Bio1 | -0,94 | -0,22 | -0,16 | -0,16 |
| Bio2 | -0,15 | 0,88 | -0,29 | -0,21 |
| Bio3 | -0,84 | 0,11 | 0,10 | 0,41 |
| Bio4 | 0,81 | 0,08 | 0,05 | -0,41 |
| Bio5 | -0,82 | 0,15 | -0,31 | -0,42 |
| Bio6 | -0,80 | -0,57 | 0,10 | 0,07 |
| Bio7 | 0,29 | 0,77 | -0,34 | -0,40 |
| Bio8 | -0,83 | -0,08 | -0,17 | -0,25 |
| Bio9 | -0,89 | -0,35 | -0,08 | -0,05 |
| Bio10 | -0,86 | -0,29 | -0,18 | -0,35 |
| Bio11 | -0,96 | -0,21 | -0,14 | -0,01 |
| Bio12 | 0,30 | -0,12 | -0,93 | 0,05 |
| Bio13 | -0,16 | 0,11 | -0,91 | 0,31 |
| Bio14 | 0,67 | -0,65 | -0,15 | -0,20 |
| Bio15 | -0,72 | 0,44 | -0,03 | 0,32 |
| Bio16 | -0,10 | 0,14 | -0,94 | 0,28 |
| Bio17 | 0,67 | -0,65 | -0,16 | -0,21 |
| Bio18 | 0,65 | 0,22 | -0,49 | -0,17 |
| Bio19 | 0,04 | -0,65 | -0,33 | 0,26 |
| PET | -0,72 | 0,57 | -0,23 | -0,20 |
| Aridez anual | 0,51 | -0,31 | -0,78 | 0,09 |
| Variância explicada | 42,41% | 19,57% | 17,89% | 7,41% |

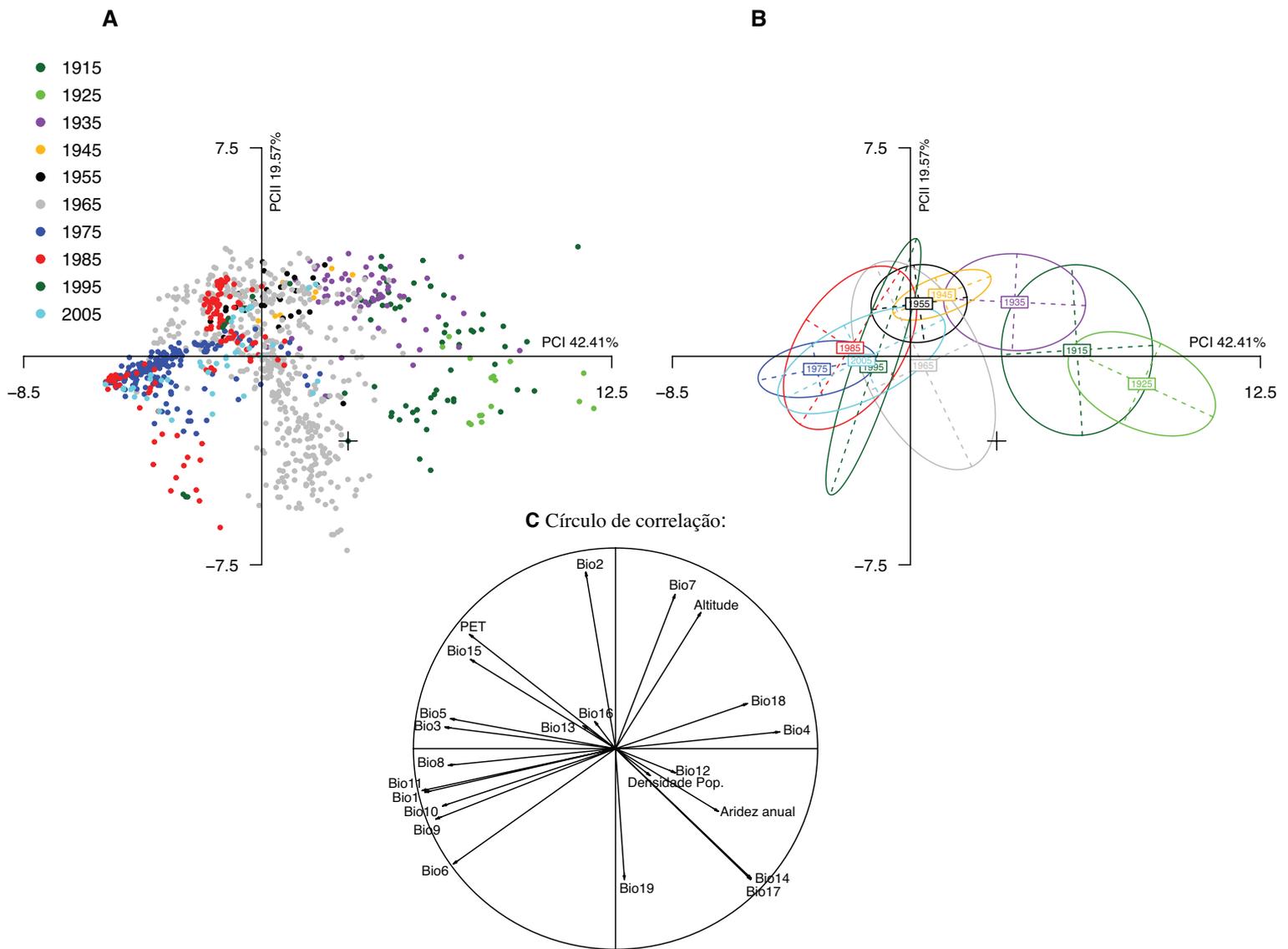


Figura 4.6: Primeiro e segundo eixo do espaço climático/ambiental do Brasil, a cruz representa o local de soltura do pardal (*Passer domesticus*) no Brasil (Rio de Janeiro) e as diferentes cores são os diferentes períodos de tempo obtidos usando polígonos mínimos convexos e estimativas de datas de chegada nos diferentes locais obtidas da literatura e divididos em intervalos de 10 anos (A; veja métodos e Figura 4.1). Elipses de inércia (comprimento de 1,5) e centroides das diferentes décadas são mostrados em B. O círculo de correlação indicando a importância de cada variável climática/ambiental nos dois primeiros eixos da PCA, que juntamente explicam 61,98% da variação (C). Dados climáticos/ambientais foram obtidos do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), densidade populacional do site: <http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>; enquanto que aridez anual e evapotranspiração anual – PET foram obtidas do site: <http://www.cgiar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>. Escala espacial foi de 2,5 arcmin. Para definições das variáveis veja a Tabela 4.1.

Entretanto, testes de similaridade de nicho da expansão do pardal no Brasil indicam que o pardal não ocupou nichos ambientais diferentes, ao contrário, na medida em que avançava, o pardal tendeu a apresentar nichos ambientais mais similares (conservação de nicho) do que o esperado pelos novos habitats disponíveis que eles encontravam (Tabela 4.5).

Tabela 4.5: Comparação dos valores observados de sobreposição de nicho de I de Hellinger e D de Schoener durante a expansão do pardal (*Passer domesticus*) na região introduzida do Brasil com uma distribuição nula do ambiente disponível. Valores da distribuição nula do ambiente de fundo são mostrados onde é comparado a 1ª década com a distribuição nula obtida da 2ª década consecutiva, assim como o inverso, 2ª década com a distribuição nula obtida da 1ª década. Valores em negrito mostram similaridade nicho significativa (i.e., valores observados são maiores que a distribuição nula). Sobreposição de nicho e testes de ambiente de fundo foram feitos no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010).

| Décadas | Valores observados | | Distribuição nula do ambiente de fundo | | | |
|-----------|--------------------|-------------|--|-----------|-----------|-----------|
| | | | I | | D | |
| | I | D | 1ª com 2ª | 2ª com 1ª | 1ª com 2ª | 2ª com 1ª |
| 1915-1925 | 0,97 | 0,82 | 0,81-0,90 | 0,86-0,93 | 0,53-0,65 | 0,59-0,71 |
| 1925-1935 | 0,92 | 0,7 | 0,76-0,84 | 0,78-0,88 | 0,47-0,56 | 0,47-0,62 |
| 1935-1945 | 0,95 | 0,79 | 0,81-0,88 | 0,85-0,89 | 0,54-0,62 | 0,48-0,65 |
| 1945-1955 | 0,94 | 0,77 | 0,84-0,88 | 0,86-0,92 | 0,57-0,63 | 0,60-0,69 |
| 1955-1965 | 0,75 | 0,46 | 0,72-0,75 | 0,70-0,76 | 0,45-0,48 | 0,43-0,48 |
| 1965-1975 | 0,94 | 0,79 | 0,88-0,90 | 0,87-0,89 | 0,63-0,66 | 0,61-0,64 |
| 1975-1985 | 0,97 | 0,84 | 0,82-0,84 | 0,90-0,92 | 0,56-0,59 | 0,66-0,69 |
| 1985-1995 | 0,99 | 0,93 | 0,87-0,90 | 0,88-0,90 | 0,61-0,65 | 0,62-0,66 |
| 1995-2005 | 0,99 | 0,93 | 0,87-0,89 | 0,88-0,90 | 0,61-0,63 | 0,62-0,65 |

Além do mais, quando foram comparados os nichos do pardal da Europa com os nichos dessa ave no Brasil, foi encontrado uma similaridade de nicho (conservação de nicho) significativa quando se comparou Europa com um ambiente de fundo do Brasil (Figura 4.7B e 4.7D), mas o inverso não mostrou uma similaridade ou divergência de nicho significativa onde a sobreposição de nicho não foi diferente do esperado do ambiente de fundo da Europa (Figura 4.7A e 4.7B). Portanto, a introdução do pardal no Brasil não resultou em uma mudança de nicho ecológico.

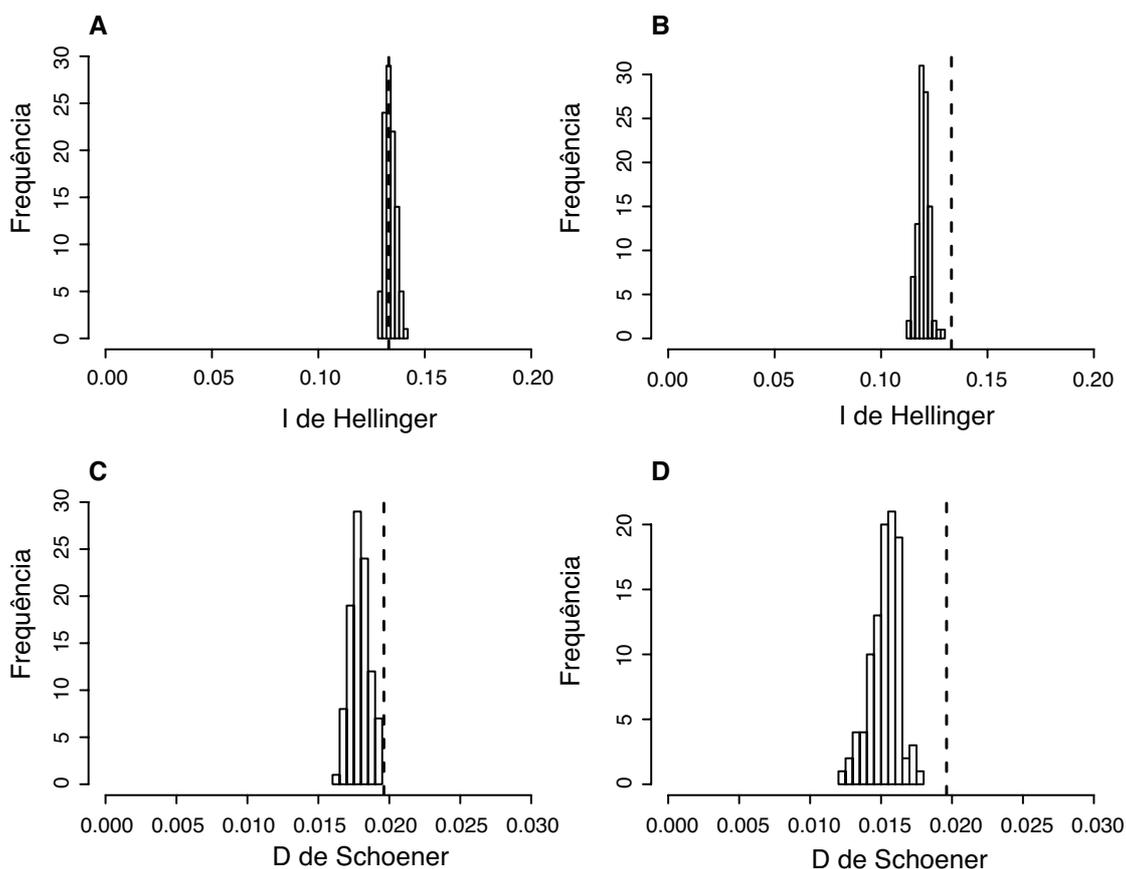


Figura 4.7: Comparação dos valores observados de sobreposição de nicho (linhas pontilhadas) de Hellinger (I) e Schoener (D) do pardal (*Passer domesticus*) do Brasil e Europa com a distribuição nula de : I de Hellinger de um ambiente de fundo da Europa (A); I de Hellinger de um ambiente de fundo do Brasil (B); D de Schoener de um ambiente de fundo da Europa (C); D de Schoener de um ambiente de fundo do Brasil (D). Testes de ambiente de fundo e sobreposição de nicho foram efetuados no ENMTools versão 1.3 (Warren *et al.*, 2010).

Diferenciação morfológica

Com o avanço dos pardais para áreas mais quentes e de baixa sazonalidade, machos e fêmeas apresentaram uma correlação negativa significativa entre comprimento de asa e Bio11 (média de temperatura do quarto do ano mais frio; machos: $r = -0,54$, $t = -2,342$, $gl = 13$, $p = 0,03$ e; fêmeas: $r = -0,58$, $t = -2,559$, $gl = 13$, $p = 0,02$; veja Figura 4.8), entretanto, não foi encontrada uma correlação significativa com comprimento de tarso (log-transformado para machos: $r = 0,18$, $t =$

0,679, $gl = 13$, $p = 0,51$; transformado com raiz quadrada para fêmeas: $r = 0,23$, $t = 0,867$, $gl = 13$, $p = 0,40$).

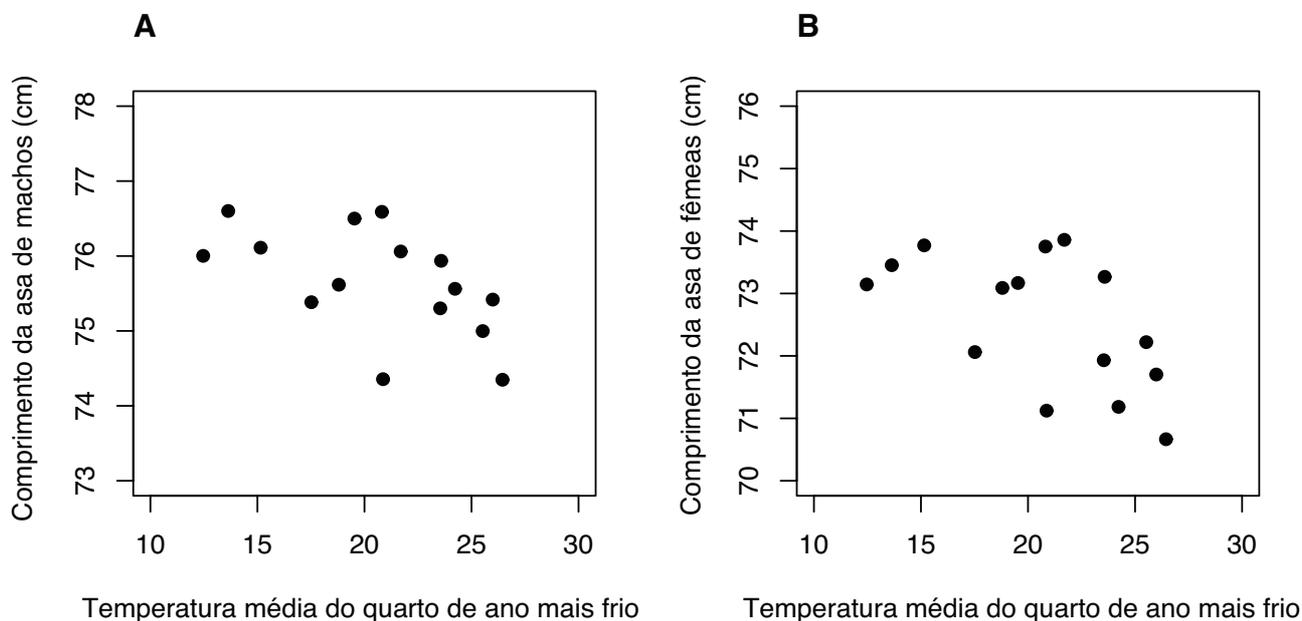


Figura 4.8: Correlação da média do comprimento da asa do pardal, *Passer domesticus*, das localidades amostras no Brasil ($N = 15$ localidades; veja Figura 4.1 para localidades) com temperatura média do quarto de ano mais frio (Bio11 para pardais machos (A) e fêmeas (B)).

A análise de PCA para morfologia do bico apresentou dois eixos que explicaram quase 80% da variação, tanto para machos como para fêmeas (Tabela 4.6). O eixo PC1 está relacionado com bicos sendo mais longos, altos e largos (i.e., relacionados ao volume do bico) e as médias de PC1 para as diferentes localidades não foram correlacionadas com Bio11 (machos: $r = 0,18$, $t = 0,68$, $gl = 13$, $p = 0,51$; fêmeas: $r = -0,15$, $t = -0,54$, $gl = 13$, $p = 0,60$).

Tabela 4.6: “Loadings” da análise de componentes principais das diferentes medidas de bico para o pardal (*Passer domesticus*) do Brasil e a variância explicada.

| Variáveis | Macho | | | Fêmea | | |
|---------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | PC1 | PC2 | PC3 | PC1 | PC2 | PC3 |
| Comprimento do bico | -0.659 | 0.639 | -0.397 | 0.584 | -0.695 | -0.420 |
| Largura do bico | -0.618 | -0.708 | -0.342 | 0.527 | 0.752 | -0.400 |
| Altura do Bico | -0.814 | 0.020 | 0.581 | 0.842 | 0.011 | 0.540 |
| Variância explicada | 49.25% | 30.36% | 20.39% | 44.26% | 34.92% | 20.82% |

Foi encontrada uma diferença significativa, tanto para machos como para fêmeas, para tamanho do bico (PC1) entre as localidades ($F_{14,190} = 4,263$, $p < 0,001$; $F_{14,150} = 1,79$, $p = 0,045$, respectivamente). No caso dos machos, testes post-hoc de Tukey mostraram que houve uma diferença significativa ($p < 0,05$) para algumas localidades, geralmente, entre machos de Palmas e Recife com Belém, Cáceres, Campo Grande e Londrina (Figura 4.9), enquanto que para fêmeas nenhuma diferença significativa entre as localidades foi encontrada.

Discussão

Os locais de soltura do pardal na América do Sul foram geralmente próximos de áreas que apresentavam condições favoráveis para ocorrência dessa espécie. No caso do Brasil, o pardal inicialmente avançou para áreas ambientais favoráveis antes de avançarem para condições menos favoráveis ou menos similares climaticamente à sua região nativa. Não foi encontrada uma mudança de nicho durante o processo de invasão ou quando MDEs foram comparados entre a região nativa e na qual essa ave foi introduzida. Entretanto, as condições ambientais do Brasil aparentam ser diferentes das da região nativa da Europa. Além do mais, foi encontrada uma correlação negativa significativa entre comprimento de asa e

média da temperatura do quarto de ano mais frio, o que indica que o pardal está respondendo às diferentes condições ambientais presentes no Brasil.

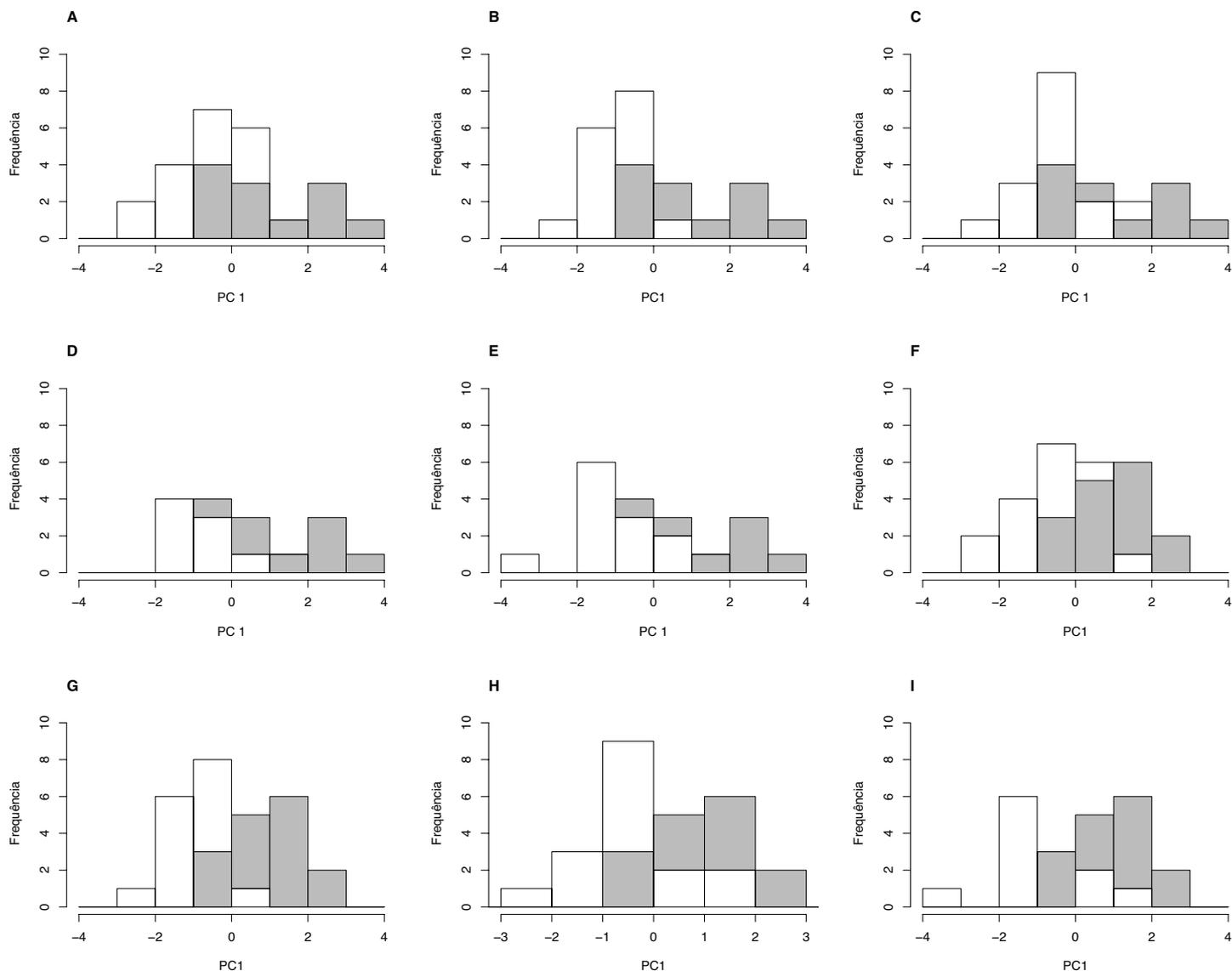


Figura 4.9: Diferenças significativas entre medidas morfométricas de bico (PC1) de pardal (*Passer domesticus*) machos depois de testes post-hoc de Tukey. De A até E diferenças significativas entre Palmas em cinza e em branco: Belém (A); Cáceres (B); Campo Grande (C); Canoas (D); e Londrina (E). De F até I diferenças significativas entre Recife em cinza e em branco: Belém (F); Cáceres (G); Campo Grande (H); e Londrina (I).

Expansão do pardal na região em que foi introduzida

A correspondência climática têm sido uma importante variável explicativa do sucesso de estabelecimento de uma espécie invasora (Hayes & Barry, 2008). Em apoio a esse fato, os locais de soltura do pardal na América do Sul, com exceção do Suriname, ou apresentaram condições ambientais favoráveis para presença do pardal ou eram próximos de regiões de condições adequadas para a presença dessa ave. Portanto, os requisitos do nicho do pardal foram contemplados nos locais de soltura, o que significa que esses locais provavelmente tinham condições necessárias para que houvesse um crescimento populacional positivo, aumentando assim as chances dessa ave de conseguir estabelecer uma população viável (Holt *et al.*, 2005). A expansão de uma espécie é altamente ligada ao crescimento populacional (Blackburn *et al.*, 2009), e o aumento da extensão de distribuição do pardal no Brasil foi oriunda de um aumento do tamanho populacional dessa ave no Brasil. A taxa de expansão do pardal no Brasil não aumentou com o tempo e nem foi constante (Figura 4.5). No entanto, o padrão de expansão está de acordo com outros casos de aves invasoras (Blackburn *et al.*, 2009), com uma taxa inicial de expansão baixa ($9,36 \text{ km ano}^{-1}$) seguida de um aumento na taxa de expansão ($23,83 \text{ km ano}^{-1}$). É possível que, no início da expansão o tamanho populacional era pequeno, o que limitaria o número de indivíduos dispersando e, conseqüentemente, as chances desses fundarem novas populações. Além do mais, se a disponibilidade de habitats favoráveis está dispersa nos ambientes e não necessariamente perto um dos outros (que pode ser o caso do Brasil), o avanço no espaço geográfico pode demorar, principalmente se a distância de dispersão for baixa como no caso do pardal (Anderson, 2006). Logo, é possível que as novas populações tenham sofrido com efeito Allee e com estocasticidade demográfica e genética devido à

baixa conectividade entre as populações. Interessante notar que o Sul do Brasil, a direção inicial de expansão do pardal nos primeiros 30 anos, também era a parte do país mais favorável para presença dessa espécie de acordo com o MDE gerado com dados de ocorrência da região nativa (Figura 4.3). Sendo assim, é possível que o pardal inicialmente “rastreou” condições mais favoráveis antes de colonizarem áreas que eram menos apropriadas para eles.

Entretanto, até 1940, mais de 50% da população humana brasileira habitava principalmente o Sudeste e Sul do país (IBGE), que também foram as regiões ocupadas inicialmente pelo pardal. Como a densidade populacional humana foi a principal variável explicativa para os MDEs do processo de introdução (Tabela 4.1), é possível que o pardal não estivesse apenas “rastreando” o seu nicho climático, mas também, ambientes ocupados por seres humanos devido à natureza comensal que os pardais têm com os seres humanos (Anderson, 2006). Inclusive, é possível que o pardal só tenha conseguido se expandir para condições climáticas menos favoráveis em razão dessa natureza comensal. O maior avanço ocorreu entre 1955 e 1965 (Figura 4.4. e 4.5), quando o pardal começa a colonizar o Nordeste do país (Figura 4.1). Antes disso, mesmo a região do Nordeste tendo 35,1% do total da população humana brasileira em 1940 (IBGE), o pardal provavelmente não teria conseguido alcançar essa parte do país por causa da baixa conectividade entre o Nordeste e Sudeste (Galvão, 1996). Somente depois da Segunda Guerra Mundial o Brasil começa a investir pesadamente em construção de estradas (Galvão, 1996), o que provavelmente abriu o caminho para que o pardal pudesse penetrar no interior do país e colonizar as regiões Norte e Nordeste do país. Em apoio a essa ideia, a expansão natural (de sua região nativa) do pardal para o Leste das montanhas Urais ocorreu devido à expansão agrícola nessa região, assim como devido à

construção da ferrovia transiberiana (Anderson, 2006). Além do mais, o pardal ainda está se expandindo no Brasil porque não foi encontrado nenhum padrão sigmoide, que é típico de expansões completas, assim como a taxa de expansão não parece estar diminuindo ou chegando a uma assíntota (Blackburn *et al.*, 2009).

Similaridade de nicho na região em que o pardal foi introduzido

Uma mudança de nicho é esperada quando as condições ambientais não estão muito distantes das condições favoráveis (e.g., na borda do nicho fundamental da espécie), assim, haverá crescimento populacional positivo, mesmo que esse seja baixo. Em tais situações, ajustes evolutivos rápidos podem ocorrer caso haja uma forte seleção direcional, e se, as adaptações emergentes aumentarem a taxa de crescimento populacional (Holt *et al.*, 2005). Desta teoria, é esperada que uma mudança de nicho ocorra gradualmente com o avanço da espécie para regiões que apresentem novas condições ambientais, longe da borda do nicho fundamental. Se esse fosse o caso, uma mudança gradual de nicho era esperada com o avanço do pardal no Brasil. No entanto, não foi encontrada nenhuma mudança de nicho durante o processo de invasão do pardal, nem quando comparou-se a região na qual foi introduzido com a região nativa.

Uma possível explicação para a similaridade de nicho encontrada é o fato de que durante o processo de introdução as populações do pardal do Brasil tiveram uma perda significativa de diversidade genética (Capítulo 2), o que pode ter diminuído a capacidade de resposta à seleção. Além do mais, o pardal no Brasil provavelmente só teve um evento de soltura (Capítulo 2; (Long, 1981)), portanto, não houve um processo de miscigenação (e.g., reformulação de genótipos). Mas mesmo que tivesse ocorrido mais de um evento de soltura, a conservação de nicho ainda seria esperada porque na região nativa da Europa o pardal tem uma fraca

diferenciação genética (Kekkonen *et al.*, 2010; Schrey *et al.*, 2011), i.e., a maioria da variação genética está presente dentro ao invés de entre populações. Portanto, qualquer miscigenação populacional passível de ocorrer na região em que essa espécie foi introduzida não deverá resultar em uma nova combinação genética, ou seja uma constituição genética nova que não está presente na região nativa, ou que ainda não foi “testada” no passado (Taylor & Keller, 2007; Alexander & Edwards, 2010).

Poderia se argumentar que uma mudança de nicho não foi encontrada porque os ambientes do Brasil e da Europa são similares. Esse não é o caso já que tanto a distribuição nula do I de Hellinger como a do D de Schoener, assim como os valores observados dessas métricas, foram baixos, o que indica que as condições ambientais eram diferentes entre a região nativa e a introduzida. Logo, mesmo que o ambiente do Brasil seja diferente do ambiente da Europa, o pardal foi capaz de encontrar condições no Brasil similares ou próximas às condições da Europa (Figura 4.7B e 4.7D). Como a densidade populacional humana foi uma importante variável explicativa da ocorrência do pardal tanto para região nativa como durante o processo de expansão na região em que foi introduzido, é possível que a natureza comensal dessa espécie com o homem supere qualquer efeito negativo associado aos diferentes ambientes. Em apoio a essa ideia, o MDE desenvolvido usando a região nativa e projetada para a região em que o pardal foi introduzido da América do Sul claramente sub-previu a sua ocorrência (Figura 4.3). Entretanto, os testes de ambiente de fundo indicam que o nicho não foi mais diferente do que o esperado pelo ambiente disponível (Figura 4.7) e que essa ave pode simplesmente estar “rastreamento” a disponibilidade de ambientes favoráveis como, por exemplo, ambientes urbanos. Esse cenário é plausível porque ambientes urbanos são

similares entre si, independente de onde esses são criados no mundo, e devem ter alguma forma estável de clima (e.g., ilhas urbanas de calor), assim como abundância e similaridade de recursos (McKinney, 2006). Além disso, o pardal apresenta altas (42°C) e baixas (-23.3°C) tolerâncias termais letais (Monahan, 2009). Dessa forma, condições de temperatura provavelmente não são um forte limitador da distribuição dessa espécie, tanto para a região nativa como para a região em que o pardal foi introduzido, dando mais suporte para conservação de nicho. Parece que tudo que o pardal precisa é alguma forma de urbanização para que consiga manter populações viáveis.

Adaptação à novos ambientes

Foi encontrada uma inercia entre classe significativa (i.e., havia uma diferença significativa entre as décadas) com o avanço do pardal a novas localidades do Brasil, o que indica que o espaço multivariado climático/ambiental era diferente (Figura 4.6B). De acordo com esse cenário também foi encontrada uma correlação negativa significativa entre comprimento da asa (medida indireta para tamanho corporal) e média da temperatura do quarto de ano mais frio, que está de acordo com a regra eco-geográfica de Bergman. Isso indica a presença de um forte gradiente ecológico no Brasil, e que o parda é capaz de responder a novas pressões seletivas. Entretanto, desvendar se as diferenças morfológicas encontradas na região em que o pardal foi introduzido são o resultado de divergência genética adaptativa ou plasticidade fenotípica é desafiador. Mas, levando em consideração os dados atuais, é mais provável que a plasticidade fenotípica seja responsável por moldar as diferenças morfológicas encontradas. Isto pode ter três motivos. Primeiro, o pardal tem uma alta tolerância à temperaturas letais (Monahan, 2009). Segundo, as populações tanto da Europa como do Brasil

apresentam um baixa estruturação genética (Capítulo2; (Kekkonen *et al.*, 2010; Schrey *et al.*, 2011). Portanto, a existência de uma nova “reformulação” genética para a ocorrência de ajustes evolutivos, pelo menos em escala ecológica, pode não estar disponível. Terceiro, como esperado do padrão genético espacial encontrado na região nativa e na qual a ave foi introduzida, a similaridade de nicho foi encontrada ao invés de mudança de nicho. Além do mais, o comprimento do tarso não apresentou uma correlação positiva como esperado pela regra eco-geográfica de Allen, que sugere que diferenças genéticas adaptativas podem não estar ocorrendo, e que, para estas características, a plasticidade fenotípica ou as pressões seletivas podem ser fracas.

Não foi encontrado uma correlação significativa entre tamanho de bico e Bio11, mas diferenças significativas entre populações foram encontradas. As comparações par-a-par confirmaram que apenas algumas das populações de pardal, no caso dos machos, elas eram significativamente diferentes. No caso das fêmeas não houve diferenças significativas entre as populações quando comparadas par-a-par. Uma possível explicação para esse resultado é que diferenças no ambiente biótico (nesse caso recursos alimentares) são baixas e, portanto, mesmo havendo diferenças significativas para tamanho de bico quando todas as populações são analisadas em conjunto, o efeito é provavelmente pequeno devido às poucas comparações par-a-par significativas. Entretanto, como apenas duas populações (Palmas e Recife) aparentam ser significativamente diferentes de certas populações (Belém, Cáceres, Campo Grande, Canoas e Londrina), é possível que essas diferenças sejam devido a questões idiossincráticas, como deriva genética ou efeitos de gargalos populacionais. Além do mais, todas as populações amostradas eram de áreas urbanas, logo, pequenas

diferenças bióticas (e.g., alta similaridade de habitat) entre as populações são esperadas (McKinney, 2006) e, diferenças de nicho atribuídas a fatores bióticos (medidos pela morfologia de bico) devem, portanto, ser mínimas. Em apoio a essa ideia, não foi encontrada uma divergência de nicho para o pardal no Brasil o que indica uma baixa influência de interações bióticas ou que as interações não são tão diferentes na região em que essa espécie foi introduzida (Wiens & Graham, 2005; Alexander & Edwards, 2010).

Conclusão

Os locais de soltura do pardal na América do Sul eram próximos a locais que tinham condições ambientais favoráveis para ocorrência dessa espécie e que o pardal avançou, inicialmente, para localidades que possuíam condições mais adequadas (similares às de sua região nativa). Era esperado que houvesse uma mudança de nicho no Brasil porque o MDE usando dados da região nativa da Europa claramente sub-previu a extensão do pardal na região em que essa espécie foi introduzida. Entretanto, o pardal no Brasil apresentou uma similaridade de nicho durante sua expansão e quando comparados com a Europa. Portanto, mesmo havendo diferenças ambientais entre Brasil e Europa, o pardal ainda assim conseguiu encontrar condições no Brasil mais similares com as condições da Europa. É possível que, devido a natureza comensal do pardal com seres humanos, ambientes urbanos podem tamponar as condições climáticas e ambientais e, portanto, uma perspectiva macro-ecológica do nicho não seria mais apropriada. Como muitas das espécies invasoras são comensais com seres humanos, talvez seja necessário incluir variáveis que consigam capturar esse tipo de informação. O pardal apresentou mudanças morfométricas de acordo com o esperado pelas condições climáticas, mas não foram encontradas diferenças significativas na

medidas morfométricas de bico. Isso implica que o pardal pode ter sua distribuição mais limitada por condições climáticas, como esperado pela abordagem de MDE, e que as condições bióticas não foram fortes ou diferentes o suficiente entre as populações para que houvesse uma resposta. Estudos futuros devem avaliar quão diferente é o clima entre diferentes localidades urbanas, assim como dentro de cada localidade urbana, e ao estudar quais localidades na cidade são mais prováveis de sustentar a presença do pardal, e quão diferentes são essas de condições climáticas de áreas não-urbanas próximas.

Referências

- Alexander, J. & Edwards, P. (2010) Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, **119**, 1377-1386.
- Anderson, T. (2006) *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: from Genes to Populations*. Oxford University Press, New York.
- Azpiroz, A., Ascanio, D., Restall, R., Soto, A., Bosque, C. & Rodriguez-Ferraro, A. (2006) Status and distribution of the house sparrow (*Passer domesticus*) in Venezuela. *Ornitologia Neotropical*, **17**, 457-460.
- Bartón, K. (2012) *MuMIn: Multi-model inference*.
- Blackburn, T.M., Lockwood, J.L. & Cassey, P. (2009) *Avian Invasions: the Ecology and Evolution of Exotic Birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Borges, S.H., Pacheco, J.F. & Whittaker, A. (1996) New records of the house sparrow (*Passer domesticus*) in the Brazilian Amazon. *Ararajuba*, **4**, 116-117.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Scharer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T. & Guisan, A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10**, 701-709.

- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*, Second edn. Springer, New York.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.
- Cox, G.W. (2004) *Alien Species and Evolution: the Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes, and Interacting Native Species*. Island Press, London.
- Dlugosch, K.M. & Parker, I.M. (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**, 431-449.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1987) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I: Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta oecologica. Oecologia generalis*, **8**, 403-426.
- Dufour, A. & Dray, S. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1-20.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Fitzpatrick, M.C., Weltzin, J.F., Sanders, N.J. & Dunn, R.R. (2007) The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 24-33.
- Galvão, O.J.A. (1996) Desenvolvimento dos transportes e integração regional no Brasil - uma perspectiva histórica. *Planejamento e Políticas Públicas*, **13**, 183-210.
- Gill, F.B. (2007) *Ornithology*, 3 edn. W. H. Freeman and Company, New York.
- Grinnell, J. (1917) Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, **51**, 115-128.
- Guilherme, E. (2000) On the arrival of the house sparrow (*Passer domesticus*) in southwestern Brazilian Amazon. *Melopsittacus*, **3**, 171-172.
- Hayes, K.R. & Barry, S.C. (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, **10**, 483-506.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.
- Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests. *Species Invasion: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and M.S. Gaines), pp. 259-290. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative biology*, pp. 415-427
- IBGE Tendências demográficas: uma análise de população com base nos resultados dos censos demográficos 1940 e 2000. In:

- Ingels, J., Studer, P. & Tostain, O. (2007) Distribution and status of the house sparrow *Passer domesticus* in French Guiana. *Alauda*, **75**, 405-412.
- Kekkonen, J., Seppä, P., Hanski, I.K., Jensen, H., Väisänen, R.A. & Brommer, J.E. (2010) Low genetic differentiation in a sedentary bird: house sparrow population genetics in a contiguous landscape. *Heredity*, **106**, 183-190.
- Kirkpatrick, M. & Barton, N.H. (1997) Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, **150**, 1-23.
- Lima, M.R., Simpson, L., Fecchio, A. & Kyaw, C.M. (2010) Low prevalence of haemosporidian parasites in the introduced house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil. *Acta Parasitologica*, **55**, 297-303.
- Long, J.L. (1981) *Introduced Birds of the World*. A. H. & A. W. Reed PTY Ltd, Hong Kong.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710.
- Marzal, A., Ricklefs, R.E., Valkiūnas, G., Albayrak, T., Arriero, E., Bonneaud, C., Cziráj, G.A., Ewen, J., Hellgren, O., Hořáková, D., Iezhova, T.A., Jensen, H., Križanauskienė, A., Lima, M.R., Lope, F.D., Magnussen, E., Martin, L.B., Møller, A.P., Palinauskas, V., Pap, P.L., Pérez-Tris, J., Sehgal, R.N.M., Soler, M., Szöllősi, E., Westerdahl, H., Zetindjiev, P. & Bensch, S. (2011) Diversity, loss, and gain of malaria parasites in a globally invasive bird. *PLoS ONE*, **6**, e21905.
- Mata, R.A., Tidon, R., Côrtes, L.G., Marco, P.D. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010) Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological Invasions*, **12**, 1231-1241.

- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**, 247-260.
- Medley, K. (2010) Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 122-133.
- Monahan, W. (2009) A mechanistic niche model for measuring species' distributional responses to seasonal temperature gradients. *PLoS ONE*, **4**, e7921.
- Nentwig, W. (2007) Biological invasions: why it matters. *Biological Invasions* (ed. by W. Nentwig), pp. 2-6. Springer, Berlin.
- Peterson, A. (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 419-433.
- Phillips, S., Anderson, R.M. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53-65.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Sargeant, G.A. (2011) *Wild1: R tools for wildlife research and management*.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I. &

- Rice, W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 465-471.
- Schrey, A., Grispo, M., Awad, M., Cook, M., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., Albayrak, T., Bensch, S., Burke, T., Butler, L.K., Dor, R., Fokidis, H.B., Imboma, T., Kessler-Rios, M.M., Marzal, A., Stewart, I.R.K., Westerdahl, H., Westneat, D.F., Zehtindjiev, P. & Martin, L.B. (2011) Broad-scale latitudinal patterns of genetic diversity among native European and introduced house sparrow (*Passer domesticus*) populations. *Molecular Ecology*, **20**, 1133-1143.
- Sick, H. (1959) Invasão da América Latina pelo pardal, *Passer domesticus* Linnaeus 1758, com referência especial ao Brasil *Boletim do Museu Nacional*, **207**, 1-31.
- Sick, H. (1971) Notas sobre o pardal, *Passer d. domesticus* (L.) no Brasil. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, **54**, 113-121.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia brasileira*, 2 edn. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Silva, J. & Oren, D. (1990) Introduced and invading birds in Belém, Brazil. *The Wilson Bulletin*, **102**, 309-313.
- Simberloff, D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 81-102.
- Smith, N.J.H. (1973) House sparrows (*Passer domesticus*) in the Amazon. *Condor*, **75**, 242-243.
- Smith, N.J.H. (1980) Further advances of house sparrows into the Brazilian Amazon. *Condor*, **82**, 109-111.
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115-1123.

- Taylor, D.R. & Keller, S.R. (2007) Historical range expansion determines the phylogenetic diversity introduced during contemporary species invasions. *Evolution*, **61**, 334-345.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Pysek, P., Midgley, G.F., Hughes, G.O. & Rouget, M. (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, **11**, 2234-2250.
- Warren, D., Glor, R. & Turelli, M. (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, **33**, 607-611.
- Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**, 2868-2883.
- Wiens, J.J. & Graham, C.a.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519-539.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 3-14.

Capítulo 5: Considerações Finais

*“By all means let’s be open-minded,
but not so open-minded that our
brain drops out”* Richard Dawkins

Comércio global e o motivo da introdução do pardal no Brasil

As espécies invasoras são um grande problema para biodiversidade, economia e saúde (Mack *et al.*, 2000), mas as espécies exóticas fazem parte da economia global e do transporte internacional de mercadorias. Por exemplo, existem rotas comerciais entre Europa, África e América Latina desde 1800 (Lockwood *et al.*, 2007), sem contar que hoje em dia as espécies exóticas são os principais componentes da agricultura e pecuária, tanto para consumo interno como externo de um país. O problema são as espécies que conseguem invadir áreas não destinadas ao seu cultivo, causando grandes impactos ecológicos (Sax *et al.*, 2007). Logo, devido aos benefícios gerados pelas espécies exóticas, o problema causado por espécies invasoras provavelmente estará sempre presente.

Entretanto, muitas espécies exóticas foram introduzidas devido à questões estéticas ou por outros motivos como caça e esporte (Lockwood *et al.*, 2007). As sociedades de aclimação europeias, por exemplo, foram responsáveis pela introdução de várias espécies nas colônias europeias. Estas associações tinham como objetivo, além do estudo de história natural e introdução de espécies cultiváveis, o “enriquecimento” das colônias europeias com espécies que eram mais familiares aos europeus (Long, 1981). A primeira sociedade criada foi a *Société Impériale Zoologique d’Acclimatation* fundada em 1854 em Paris (Long, 1981). Outras logo foram criadas com o intuito de melhorar o sucesso de introdução de espécies cultiváveis de plantas e animais, inclusive havendo até um periódico próprio, no caso de introduções de animais, intitulado “*Bulletin de la Société Impériale Zoologique*

d'Acclimatation" de 1855-1870. Ou seja, desde 1800 que as barreiras biogeográficas vem sendo rompidas pelo ser humano por vários motivos.

O pretexto para a introdução do pardal no Brasil não é muito claro. Sick (1959) afirmou que foi Pereira Passos, prefeito do Rio de Janeiro entre 1902 e 1906, quem introduziu o pardal para combater uma praga que empestava os oitis (*Moquilea tomentosa*). Outra versão afirma que foi o poeta Olavo Bilac que se encantou com o pardal em Paris e trouxe vários casais que foram soltos no Rio de Janeiro em 1910 (Sick, 1971). Outra suspeita seria a de que o escritor Garcia Redondo teria trazido o pardal de Lisboa para o Rio de Janeiro e São Paulo. Entretanto, a soltura mais bem documentada do pardal foi realizada por Antônio Bernardo Ribeiro, que trouxe 200 pardais oriundos de Lessa de Palmeira (Portugal) para o Rio de Janeiro em 1906 (O Globo 27-X-1964). O motivo foi a colaboração de Antônio com Osvaldo Cruz na campanha de higienização da cidade do Rio de Janeiro e ambos achavam que o pardal seria capaz de diminuir as populações de mosquito e outros vetores de doenças tropicais, como por exemplo, a febre amarela (Sick, 1971).

Independente dos motivos para introdução de espécies, quando isso ocorre de maneira intencional, no geral, as tentativas de introdução acabam sendo, em sua maioria, mal sucedidas (Lockwood *et al.*, 2007). O motivo é que o processo de introdução (veja capítulo 1) está associado à estocasticidade demográfica, ambiental e genética (Simberloff, 2009). Portanto, mesmo que as condições do ambiente da região introduzida sejam favoráveis, as variações demográficas (e.g., mudanças na taxa de nascimento e de morte, razão sexual), variações ambientais (e.g., efeitos de

tempestades e secas) e efeitos genéticos (e.g., depressão endogâmica e baixa diversidade genética) podem causar a extinção das populações introduzidas (Sax & Brown, 2000; Allendorf & Lundquist, 2003; Holt *et al.*, 2005). Sendo assim, o mais esperado é que as espécies introduzidas não consigam estabelecer uma população viável (Lockwood *et al.*, 2007). Como é então que espécies invasoras conseguem superar todos esses efeitos adversos?

O paradoxo da invasão com ênfase no pardal no Brasil

Como descrito acima, é esperado que as espécies exóticas não consigam estabelecer uma população viável, uma vez que não puderam vivenciar uma longa história evolutiva nas regiões onde foram introduzidas (Sax & Brown, 2000). Mesmo assim, algumas destas espécies, além de conseguirem estabelecer populações viáveis, conseguem se expandir na região introduzida causando impactos nas comunidades nativas (Mack *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001). Embora as espécies nativas tenham um longo período histórico de possíveis adaptações, as espécies invasoras ainda assim conseguem prevalecer competitivamente frente às espécies nativas (Lockwood *et al.*, 2007; Sol, 2007). Tal sucesso pode ser visto como um paradoxo (Sax & Brown, 2000). Outro paradoxo está relacionado à questão genética das espécies invasoras. Como o processo de invasão é análogo a um evento fundador (capítulo 1), é esperado que uma população estabelecida recentemente apresente uma redução de diversidade genética (Allendorf & Lundquist, 2003). Portanto, outra pergunta refere-se aos

mecanismos que permitem com que espécies invasoras contornem esses problemas genéticos e ainda consigam se adaptar às novas condições locais.

Como discutido no capítulo 1, as espécies invasoras podem contornar os problemas de redução de diversidade genética quando a pressão de propágulos é alta. Como existe uma forte ligação entre tamanho populacional e efeitos estocásticos (Allendorf & Lundquist, 2003; Simberloff, 2009), introduções com alto número de indivíduos sofrem menos com problemas de estocasticidade genética, demográfica e ambiental (Nei *et al.*, 1975; Sakai *et al.*, 2001; Allendorf & Lundquist, 2003; Simberloff, 2009). E também, quando há mais de um evento de soltura, aumentam as chances de haver miscigenação de diferentes populações na região introduzida, o que pode aumentar a diversidade genética (Dlugosch & Parker, 2008). Consequentemente, aumentam as chances de haver novas combinações genéticas para ação da seleção natural (Taylor & Keller, 2007).

No caso da introdução do pardal no Brasil não houve uma grande pressão de propágulo, já que, aparentemente, houve apenas um evento de soltura de 200 indivíduos (Sick, 1959, 1971). De acordo com este cenário, o processo de introdução do pardal no Brasil resultou em uma menor diversidade genética para as populações brasileiras quando comparadas às populações europeias (capítulo 2). No entanto, os resultados encontrados no presente estudo mostram que durante a expansão do pardal no Brasil, não houve gargalos populacionais sequenciais, indicando, provavelmente, que os pardais tiveram uma taxa de crescimento populacional alta após sua introdução no Brasil. Logo, as populações de pardais não ficaram por muito tempo sob os efeitos adversos associados às pequenas populações (Nei *et*

al., 1975; Suarez & Tsutsui, 2008). Sem contar que, aparentemente, a variação de algumas características morfológicas do pardal brasileiro estão sob influência de seleção direcional (capítulo 2). Isto indica que deve haver variação genética quantitativa suficiente nas populações brasileiras do pardal e que, possivelmente, a diminuição de diversidade genética não necessariamente significa diminuição de variação genética quantitativa de uma espécie (Dlugosch & Parker, 2008).

Algumas explicações já foram propostas para explicar o porquê das espécies invasoras serem melhores competidoras que muitas espécies nativas. Pode ser, por exemplo, que algumas espécies invasoras são melhores competidoras porque estas evoluíram em ambientes competitivos (Callaway & Aschehoug, 2000). Quando a espécie invasora é um predador ou parasita, estas diferenças competitivas ficam mais evidentes. Por exemplo, a introdução da perca do Nilo (*Lates niloticus*) no lago Vitória foi responsável pela extinção de várias espécies endêmicas de ciclídeos (Lockwood *et al.*, 2007). A introdução de malária aviária (*Plasmodium relictum*) no Havaí, junto com o seu vetor, *Culex quiquefasciatus*, foi provável responsável pela extinção de várias espécies de aves endêmicas (van Riper *et al.*, 1986). Em alguns casos, as espécies invasoras conseguem até se tornarem espécies-chave nas comunidades, como no caso da introdução da cobra *Boiga irregularis* na ilha de Guam, que conseguiu modificar a teia trófica e foi responsável pela extinção de várias aves nativas (Fritts & Rodda, 1998). Outro exemplo seria a introdução de *Myrica fava* no Havaí, uma espécie de planta fixadora de nitrogênio, que foi responsável pela modificação no

processo de sucessão e facilitou o estabelecimento de outras espécies exóticas (Vitousek & Walker, 1989).

Uma explicação que vem sendo utilizada para explicar a maior força competitiva de espécies invasoras é o fato destas espécies deixarem para trás seus competidores de longo tempo evolutivo (Keane & Crawley, 2002; Mitchell & Power, 2003; Torchin *et al.*, 2003; Torchin & Mitchell, 2004). Portanto, as espécies invasoras poderiam alocar recursos, antes utilizados na defesa, para outras funções biológicas mais importantes como crescimento e reprodução (Colautti *et al.*, 2004; Lafferty *et al.*, 2005). Por exemplo, as populações de caranguejo *Carcinus maenas* na região introduzida na América do Norte apresentam um maior tamanho corporal quando comparado às populações nativas da Europa. Esta espécie também apresenta um escape de seus principais parasitas, o que poderia explicar a diferença de tamanho encontrada (Torchin *et al.*, 2001). No caso do pardal, foi encontrada uma menor prevalência de malária aviária para as populações brasileiras (Lima *et al.*, 2010; Marzal *et al.*, 2011), o que também ocorre em outras populações introduzidas do pardal (Marzal *et al.*, 2011). Portanto, é possível que durante o processo de introdução, o pardal tenha perdido a maioria de seus parasitas. Entretanto, ainda não foi demonstrado se esse escape de limitadores bióticos influencia características demográficas, como tamanho de ninhada, sobrevivência e recrutamento do pardal no Brasil, sendo necessários estudos demográficos para as populações dessa ave no Brasil.

As chances de uma introdução de uma espécie invasora ser bem sucedida aumentam quando a região na qual a espécie foi introduzida é

similar à sua região nativa (Hayes & Barry, 2008); ou seja, quando os ambientes de ambas as regiões são equivalentes climaticamente. Entretanto, como as espécies invasoras são bem sucedidas em ambientes perturbados, e muitos dos locais de introdução são áreas alteradas por seres humanos, pode ser que o pressuposto de que a região na qual a espécie foi introduzida apresente um novo ambiente não seja verdadeiro (Sax & Brown, 2000). Portanto, talvez a natureza comensal das espécies invasoras com os seres humanos explique o sucesso destas frente às espécies nativas, uma vez que os ambientes modificados por seres humanos seriam na verdade novos ambientes para as espécies nativas e não para as espécies invasoras (Sax & Brown, 2000; McKinney, 2006; Sol, 2007). Por exemplo, espécies invasoras como camundongo (*Mus musculus*), rato (*Rattus rattus*), mosca doméstica (*Musca domestica*), barata (*Periplaneta americana*), pombo (*Columba livia*) e pardal (*Passer domesticus*) são consideradas cosmopolitas e têm um longo histórico de associação com seres humanos (Elton, 1958; Sax & Brown, 2000).

A natureza comensal do pardal com seres humanos pode explicar o seu grande sucesso em estabelecer populações viáveis em várias regiões biogeográficas do mundo (Anderson, 2006). No caso da sua expansão no Brasil, foi encontrada uma forte associação entre densidade populacional humana e ocorrência dessa ave (capítulo 4). Assim como, também foi encontrada uma forte associação entre o potencial de distribuição do pardal na sua região nativa (Europa) e a densidade populacional humana. Entretanto, a sazonalidade de temperatura também foi uma importante variável explicativa, tanto na região nativa, como durante o processo de

expansão do pardal no Brasil. No início de sua expansão no Brasil, o pardal foi para regiões que apresentam condições climáticas favoráveis (capítulo 4), sendo assim, é possível que a existência de uma correspondência climática entre as regiões nativas e introduzidas seja importante no início do processo de introdução. Contudo, com o pardal foi capaz de colonizar ambientes diferentes de sua região nativa (50 anos após sua introdução no Brasil), pode ser que áreas urbanas funcionem como um tampão para condições desfavoráveis, uma vez que tais áreas são relativamente similares entre si independente de onde sejam criadas no mundo (McKinney, 2006). Por exemplo, existe uma abundância de recursos similares (frutas, sementes, restos de comida), uma estrutura de vegetação parecida entre as cidades (“savanas urbanas”; Gobster, 1994), similaridade de climas (efeitos de ilha de calor) ou locais de refúgios (McKinney, 2006). De acordo com esse cenário, não foi encontrada uma divergência de nicho ecológico entre as regiões nativas e introduzidas. Isto sugere que mesmo o Brasil (região na qual o pardal foi introduzida) sendo diferente ambientalmente da Europa (região nativa), o pardal colonizou regiões que apresentavam um nicho o mais próximo possível de sua região nativa, o que indica que áreas urbanas podem tamponar condições ambientais menos favoráveis.

Portanto, não existe um verdadeiro paradoxo com relação ao sucesso de espécies invasoras (Sax & Brown, 2000), pois existem várias explicações ecológicas e evolutivas para o fenômeno. Estas incluem adaptações a ambientes modificados por seres humanos e escape de limitadores bióticos, entre outras (Lockwood *et al.*, 2007; Sol, 2007). Além do mais, como as espécies invasoras já expandiram ou estão em pleno processo de expansão,

isto significa que estas possuem uma alta taxa de crescimento populacional; ou seja, os efeitos negativos associados às populações pequenas não duram por muito tempo (Excoffier *et al.*, 2009). Portanto, espécies invasoras provavelmente retêm diversidade genética suficiente para responder à seleção natural (Dlugosch & Parker, 2008; Suarez & Tsutsui, 2008).

Muitas das explicações ecológicas e evolutivas referentes ao sucesso de espécies invasoras também podem ser usadas para explicar o sucesso da expansão do pardal no Brasil. Por exemplo, o processo de expansão ocorreu sem grandes perdas genéticas e várias características morfológicas aparentam estar sob a influência de seleção direcional; ou seja, existem adaptações locais. Também foi mostrado que o pardal apresentou um escape de parasitas e que a densidade populacional humana é uma importante variável associada à distribuição potencial e expansão do pardal no Brasil.

Estudos futuros

Os dados apresentados no presente estudo são parte de um projeto maior que tem como objetivo usar o pardal como um modelo de estudo para tentar entender questões importantes de ecologia de populações e biologia evolutiva. Outras perguntas ainda serão estudadas com os dados coletados nos últimos quatro anos. Por exemplo, já que as populações brasileiras de pardais apresentaram uma diversidade genética menor que as populações europeias, espera-se também encontrar uma menor variação fenotípica para as populações brasileiras. Outro estudo irá focar as possíveis adaptações morfológicas esperadas, uma vez que estas estão sob influência de seleção

direcional e, portanto, o pardal no Brasil deve apresentar clines de tamanho (como mostrado já no capítulo 4), cor e, possivelmente, de dimorfismo sexual. Ou seja, uma correlação negativa entre tamanho e temperatura e uma correlação positiva entre o grau de dimorfismo social e temperatura.

Alguns estudos tem discutido a possibilidade de espécies de aves com dicromatismo sexual terem um menor sucesso de introdução do que espécies monocromáticas (Sorci *et al.*, 1998; Sol, 2007). Supõe-se que espécies dicromáticas invistam mais recursos energéticos para a manutenção de características que asseguram um maior sucesso reprodutivo. Caso isso realmente aconteça, essas espécies teriam menos recursos para gastar com outras demandas. Por exemplo, espécies dicromáticas teriam menos recursos disponíveis para a ativação e manutenção do sistema imune no combate a parasitas (Sorci *et al.*, 1998). Portanto, a seleção sexual pode diminuir a variabilidade de características genéticas aditivas, importante componente para viabilidade populacional, principalmente se houver uma drástica redução no tamanho populacional efetivo (Sorci *et al.*, 1998). No entanto, como mostrado no capítulo 3, as populações de pardal introduzidas apresentam um possível escape de parasitas e, portanto, não haveria problemas para os pardais alocarem recursos em características sexuais secundárias. Pretende-se realizar um outro estudo onde características morfométricas dos pardais serão correlacionadas com o status de infecção de malária aviária e testar diferentes hipóteses relacionadas à seleção sexual. Por exemplo, se indivíduos não infectados apresentaram uma maior refletância de UV ou um tamanho de babador maior quando comparado a indivíduos infectados.

Referências

- Allendorf, F. & Lundquist, L. (2003) Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, **17**, 24-30.
- Anderson, T. (2006) *Biology of the Ubiquitous House Sparrow: from Genes to Populations*. Oxford University Press, New York.
- Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**, 521-523.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, **7**, 721-733.
- Dlugosch, K.M. & Parker, I.M. (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**, 431-449.
- Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R.J. (2009) Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 481-501.
- Fritts, T.H. & Rodda, G.H. (1998) The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 113-140.
- Gobster, P.H. (1994) The urban savanna. *Ecological Restoration*, **12**, 64-71.
- Hayes, K.R. & Barry, S.C. (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, **10**, 483-506.

- Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests. *Species Invasion: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and M.S. Gaines), pp. 259-290. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Keane, R. & Crawley, M. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 164-170.
- Lafferty, K., Smith, K.F., Torchin, M.E., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2005) The role of infectious diseases in natural communities: what introduced species tell us. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (ed. by D.F. Sax, J.J. Stachowicz and D.D. Gaines), pp. 111-134. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Lima, M.R., Simpson, L., Fecchio, A. & Kyaw, C.M. (2010) Low prevalence of haemosporidian parasites in the introduced house sparrow (*Passer domesticus*) in Brazil. *Acta Parasitologica*, **55**, 297-303.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2007) *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Long, J.L. (1981) *Introduced Birds of the World*. A. H. & A. W. Reed PTY Ltd, Hong Kong.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710.
- Marzal, A., Ricklefs, R.E., Valkiūnas, G., Albayrak, T., Arriero, E., Bonneaud, C., Czirják, G.A., Ewen, J., Hellgren, O., Hořáková, D., Iezhova, T.A., Jensen, H., Križanauskienė, A., Lima, M.R., Lope, F.D., Magnussen, E.,

- Martin, L.B., Møller, A.P., Palinauskas, V., Pap, P.L., Pérez-Tris, J., Sehgal, R.N.M., Soler, M., Szöllősi, E., Westerdahl, H., Zetindjiev, P. & Bensch, S. (2011) Diversity, loss, and gain of malaria parasites in a globally invasive bird. *PLoS ONE*, **6**, e21905.
- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**, 247-260.
- Mitchell, C. & Power, A. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421**, 625-627.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, **29**, 1-10.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Sax, D. & Brown, J. (2000) The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, **9**, 363-371.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I. & Rice, W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 465-471.
- Sick, H. (1959) Invasão da América Latina pelo pardal, *Passer domesticus* Linnaeus 1758, com referência especial ao Brasil *Boletim do Museu Nacional*, **207**, 1-31.

- Sick, H. (1971) Notas sobre o pardal, *Passer d. domesticus* (L.) no Brasil. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, **54**, 113-121.
- Simberloff, D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 81-102.
- Sol, D. (2007) Do successful invaders exist? Pre-adaptations to novel environments in terrestrial vertebrates. *Biological Invasions* (ed. by W. Nentwig), pp. 127-141. Springer, Berlin.
- Sorci, G., Møller, A.P. & Clobert, J. (1998) Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 263-269.
- Suarez, A.V. & Tsutsui, N.D. (2008) The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, **17**, 351-360.
- Taylor, D.R. & Keller, S.R. (2007) Historical range expansion determines the phylogenetic diversity introduced during contemporary species invasions. *Evolution*, **61**, 334-345.
- Torchin, M. & Mitchell, C. (2004) Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 183-190.
- Torchin, M., Lafferty, K. & Kuris, A. (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions*, **3**, 333-345.
- Torchin, M., Lafferty, K., Dobson, A., McKenzie, V. & Kuris, A. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature*, **421**, 628-630.

van Riper, C., van Riper, S.G., Goff, M.L. & Laird, M. (1986) The
epidemiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land
birds. *Ecological Monographs*, **56**, 327-344.

Vitousek, P.M. & Walker, L.R. (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in
Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects.
Ecological Monographs, **59**, 247-265.