

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MATO GROSSO DO SUL
UNIDADE UNIVERSITÁRIA DE MUNDO NOVO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DIEGO DE LIMA FAGANELLI

**FLUTUAÇÕES CLIMÁTICAS DO QUATERNÁRIO E SUAS
INFLUÊNCIAS NA CONEXÃO DAS ESPÉCIES ARBÓREAS
DISJUNTAS DE FLORESTAS ESTACIONAIS SEMIDECÍDUAS
AMAZÔNICAS-ATLÂNTICAS**

Mundo Novo - MS
Dezembro/2020

DIEGO DE LIMA FAGANELLI

**FLUTUAÇÕES CLIMÁTICAS DO QUATERNÁRIO E SUAS
INFLUÊNCIAS NA CONEXÃO DAS ESPÉCIES ARBÓREAS
DISJUNTAS DE FLORESTAS ESTACIONAIS SEMIDECÍDUAS
AMAZÔNICAS-ATLÂNTICAS**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao curso de Ciências
Biológicas, Licenciatura da
Universidade Estadual de Mato Grosso
do Sul, como parte dos requisitos para
obtenção do grau de Licenciado em
Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Leandro Bueno
Coorientadora: Profa. Dra. Vanessa Pontara

Mundo Novo - MS
Dezembro/2020

DIEGO DE LIMA FAGANELLI

**FLUTUAÇÕES CLIMÁTICAS DO QUATERNÁRIO E
SUAS INFLUÊNCIAS NA CONEXÃO DAS ESPÉCIES
ARBÓREAS DISJUNTAS DE FLORESTAS ESTACIONAIS
SEMIDECIDUAIS AMAZÔNICAS-ATLÂNTICAS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao curso de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Licenciatura em Ciências Biológicas.

APROVADO EM 10 de Dezembro de 2020

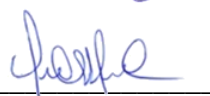
Participação remota por vídeo conferência

Prof. Dr. Marcelo Leandro Bueno - Orientador - UEMS



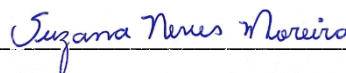
Participação remota por vídeo conferência

Profa. Dra. Valéria Flávia Batista da Silva - UEMS



Participação remota por vídeo conferência

Profa. Dra. Suzana Moreira Neves - UEMS



** Participação por vídeo conferência de acordo com a INSTRUÇÃO NORMATIVA PROPP/UEMS Nº 001, de 07 de maio de 2019, Portaria UEMS N.º 018, de 16 de março de 2020 para enfrentamento à COVID – 19.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço sempre e primeiramente a Deus pela vida e pela oportunidade de poder estudar, pela minha saúde e por sempre abençoar meus passos, na estrada que percorri todos os dias da minha formação e na vida onde a cada dia posso desfrutar de companheiros que se tornaram essenciais na minha vida.

A minha família, por me dar apoio e ser o sustentáculo da minha vida, por estarem sempre comigo nos momentos de luta e agora nos de glória, meu pai Sérgio, madrasta Elizabete e em especial minha irmã, que me inspirou a entrar para vida acadêmica, doutoranda Natali de Lima Faganello.

Sou grato também pelas amizades que fiz durante a graduação, onde o sentimento de fraternidade me presenteou com amigos que levarei para toda a vida, a minha turma, meu sincero sentimento de gratidão, pelo compartilhamento de experiências, aos colegas, Joyce por ser sempre acessível e amiga, e Jéssica por ser uma irmã que encontrei todos esses anos, dentre outros amigos que fiz e nunca esquecerei.

Me sinto afortunado pelos professores que tive, e reconheço sua dedicação e atenção, externo meus agradecimentos em especial ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo Leandro Bueno e sua esposa, minha coorientadora Prof. Dra. Vanessa Pontara, por todo o suporte e disponibilidade, mesmo em tempos difíceis para a realização desse trabalho.

RESUMO

O Domínio Morfoclimático (DMF) Amazônico e o DMF Atlântico são florestas tropicais úmidas, espacialmente separadas. Porém ao analisar a conexão entre as duas grandes formações florestais úmidas, demonstraram um considerável número de espécies arbóreas compartilhadas, e muitas também são consideradas disjuntas. O conhecimento de como as espécies arbóreas se “distribuíram” em paisagens passadas permitiram entender determinados espaços fitogeográficos de maneira menos estática e mais relacionada a outros espaços. A geração dos modelos de nicho ecológico pode ser realizada utilizando diversas técnicas desenvolvidas e disponibilizada através de softwares computacionais. A projeção destes modelos sobre o espaço geográfico resulta nos chamados mapas de adequabilidade de habitat, os quais indicam a semelhança dos ambientes mapeados com aqueles onde a espécie em estudo está presente, dentro dos domínios das variáveis preditoras utilizadas na modelagem. Deste modo, este trabalho visa compreender a influência das mudanças climáticas do Quaternário da conexão entre os dois DMF de florestas tropicais úmidas, o DMF Amazônico e o DMF Atlântico, com base nas espécies arbóreas disjuntas e indicadoras via as FES (florestas semidecíduas e matas de galeria). Os dados geográficos das áreas e espécies analisadas foram extraídos do banco de dados NeoTropTree. Os resultados obtidos evidenciaram dois corredores de adequabilidade ambiental, ou seja, um corredor norte e sul, principalmente nos cenários do UIG (Último Interglacial) e UGM (Último Glacial Máximo), para a distribuição de espécies arbóreas que hoje estão disjuntas em DMF Amazônico e Atlântico. No início do Holoceno, o clima foi estabelecendo gradualmente, porém essas florestas não se expandiram, possivelmente pelo assentamento de ambientes mais adaptados a variações de temperatura, como o Cerrado, Caatinga, Chaco e Pantanal. O entendimento de como a diversidade e distribuição florística foi influenciada pelas flutuações climáticas no Quaternário, foi fundamental para entendermos o histórico da distribuição e formação das flora na América do Sul, principalmente das espécies arbóreas das FES, assim como, o suporte para entender o impacto potencial das flutuações climáticas previstas para o futuro.

Palavras Chave: Clima, Distribuição Vegetal, Modelagem de Distribuição de Espécies

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	7
2. OBJETIVOS GERAIS.....	9
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
4. METODOLOGIA	10
4.1 <i>Banco de Dados e Amplitude geográfica</i>	10
4.2 Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas	13
4.3 Validação dos modelos	14
5. RESULTADOS.....	15
5.1 Qualidade dos modelos	15
5.2 Modelagem das espécies disjuntas	16
6. DISCUSSÃO	19
7. CONCLUSÕES	22
8. REFERÊNCIAS	23

1. INTRODUÇÃO

Desde o início de sua evolução, as florestas tropicais toleraram mudanças constantes devido às flutuações climáticas (HAFFER, 1969; PRANCE, 1982; CARNAVAL & MORITZ 2008). Essas mudanças são corroboradas através de estudos geomorfológicos, hidrológicos, climáticos e palinológicos (COLINVAUX, et al. 1996; BAKER, et al. 2001; CARDENAS, et al. 2011; CHENG, et al. 2013; FRITZ, 2015). A distribuição das duas principais florestas tropicais úmidas da América do Sul abriga uma porção significativa da biodiversidade mundial, constituindo importantes centros de biodiversidade pela combinação de altos níveis de riqueza e biodiversidade. Estas florestas tropicais úmidas estão representadas por dois grupos vegetacionais espacialmente separados: o Domínio Morfoclimático (DMF) Amazônico e o DMF Atlântico. Segundo o Ab’Sáber (2003) esses Domínios Morfoclimáticos, são representações da classificação fitossociológica de determinada região, classificada levando em consideração o relevo, tipos de solo e as condições climático-hidrológicas apresentadas no espaço geográfico. Ao contrário do DMF Amazônico, que ainda possui relações com as florestas andinas, o DMF Atlântico atualmente apresenta-se praticamente isolado na costa oriental do Brasil.

Ao analisar a conexão entre as duas grandes formações florestais úmidas, OLIVEIRA-FILHO & RATTER (1995) demonstraram um considerável número de espécies compartilhadas por ambas as formações que ocorrem via as Florestas Estacionais Semidecíduais (FES) do Brasil Central (OLIVEIRA-FILHO, 2009). Vários autores também se referem a uma possível rota de migração através de um postulado corredor de florestas úmidas que teriam atravessado o Domínio da Caatinga em um certo período do Terciário (RIZZINI 1963; ANDRADE-LIMA 1964). Andrade-Lima (1982) sugeriu que os “brejos de altitude” que atualmente encontram-se isoladas na região semi-árida são relictos de uma antiga e ampla cobertura florestal.

Contudo, as flutuações climáticas do Quaternário são descritas por terem afetado significativamente a vegetação da América do Sul, incluindo o Cerrado, com ciclos sugeridos de expansão e contração de formações abertas (cerrados e campos temperados e subtropicais) (BUENO, et al. 2016), Florestas Úmidas (OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002) e Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (PRADO & GIBBS, 1993; PENNINGTON, et al. 2000), causando uma mudança na dinâmica e

distribuição das espécies (PRANCE, 1982; BEHLING & HOOGHMSTRA, 1998; LEDRU, et al. 1998; SALGADO-LABOURIAU, et al. 1998).

Esta variação climática e de heterogeneidade ambiental presentes nas florestas tropicais, é condicionada as oscilações climáticas ocorridas durante os ciclos glaciais/interglaciais do Pleistoceno, que desempenharam um papel fundamental na origem e distribuição dos organismos na Terra (HEWITT 2000; RAMIREZ-BARAHONA & EGUIARTE 2013). As distribuições de taxa podem ser contínuas de caráter cosmopolita ou descontínua (disjunta), necessitando cada taxa de um conjunto de fatores condicionantes para sua sobrevivência no meio ambiente (BIGARELLA, et al. 1975). De acordo com MORRONE & CRISCI (1995), a distribuição disjunta seria a mais intrigante entre os padrões de ocorrência das espécies. No caso de espécies vegetais, “as disjunções são aquelas em que as plantas se distribuem de modo a ficarem separadas por vastos espaços, de forma que as diversas estações distam entre si mais do que o espaço coberto pela capacidade de dispersão das plantas nelas observadas” (RIZZINI 1976).

Assim, visando complementar estudos palinológicos e biogeográficos, a modelagem de nicho ecológico (MNEs) vem sendo utilizada para aumentar a capacidade em prever mudanças na distribuição das espécies e na dinâmica da vegetação ao longo do tempo (MELLICK, et al. 2012). A modelagem de nicho ecológico, chamada também de modelagem de distribuição geográfica (AUSTIN, 2002), modelagem de distribuição de espécies (LOYOLA, 2012), modelagem preditiva de distribuição de espécies (GIANNINI, et al. 2012) é uma abordagem metodológica utilizada em estudos sobre biogeografia, ecologia e evolução de espécies (GUISAN & THUILLER, 2005; LIMA-RIBEIRO & DINIZ-FILHO, 2012). Este método baseia-se na construção de algoritmos que estabelecem correlações entre ocorrência das espécies e variáveis ambientais para determinação da área de distribuição geográfica das espécies, refletindo o componente Grinneliano do nicho ecológico (*sensu* SOBERÓN, 2007). A projeção destes modelos sobre o espaço geográfico resulta nos chamados mapas de adequabilidade de habitat (SILLERO, 2011), assumindo que a ocorrência das espécies é determinada por uma resposta imediata dos indivíduos à variação das condições ambientais. Deste modo, os modelos de distribuição estimam a distribuição geográfica potencial das espécies através de uma quantidade relativamente pequena de informações (DINIZ-FILHO, et al. 2010).

O entendimento de como a distribuição florística foi afetada pelas flutuações climáticas passadas é fundamental para entendermos o impacto potencial das flutuações climáticas previstas para o futuro (IPCC 2013). O conhecimento de como as espécies arbóreas se “distribuíram” em paisagens passadas permitirá entender determinados espaços fitogeográficos de maneira menos estática e mais relacionada a outros espaços. A partir dos padrões fitogeográficos encontrados na biodiversidade da flora arbórea é possível adicionar novas perspectivas na avaliação do conjunto de unidades de conservação existentes e das ações futuras de políticas de conservação da biodiversidade. Assim, os padrões de distribuição disjunta de um considerável número de espécies que ocorrem nas Florestas Atlântica e Amazônica sugerem à existência de ligações florestais no passado (RAMBO, 1961; RIZZINI 1963; ANDRADE-LIMA 1966, 1982; OLIVEIRA-FILHO & RATTER 1995; OLIVEIRA-FILHO & RATTER 2002; SANTOS 2002).

É importante enfatizar que este trabalho representa um importante passo para o conhecimento da influência das mudanças climáticas do Quaternário das formações florestais na América do Sul. Nesse contexto, os dois DMFs (Amazônico e Atlântico) tiveram origens distintas e são parcialmente diferentes nas suas características fitofisionômicas e florísticas. Esse parece ser um ponto fundamental para a compreensão do padrão de distribuição de plantas observado nessas regiões, embora o entendimento da distribuição da biota no espaço e no tempo dependa do conjunto de fatores biogeográficos, ecológicos e climáticos.

2. OBJETIVOS GERAIS

Compreender a influência das mudanças climáticas do Quaternário na conexão entre os dois Domínios Morfoclimáticos (DMF) de florestas tropicais úmidas, o DMF Amazônico e o DMF Atlântico, via as FES (florestas semidecíduas e matas de galeria).

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Construir mapas de distribuição geográfica potencial das espécies arbóreas disjuntas das FES;

- Avaliar se as flutuações climáticas do Quaternário foram determinantes para caracterizar a expansão e a contração relativo à conexão entre os DMF Atlântico e Amazônico;
- Avaliar o desempenho dos modelos de nicho ecológico, indicando o modelo mais adequado na predição da distribuição potencial para as espécies arbóreas disjuntas das FES.

4. METODOLOGIA

4.1. Banco de Dados e Amplitude geográfica

Para verificar a influência das mudanças climáticas do Quaternário na conexão entre os DMFs, foi realizada uma análise de espécie indicadora das FES para selecionar as espécies arbóreas indicadoras e disjuntas que ocorrem nas Florestas Amazônica e as Florestas Atlânticas, por meio do pacote ISA (DUFRENE & LEGENDRE 1997), no ambiente estatístico do R (R CORE TEAM 2019). As classificações das FES seguiram o trabalho de OLIVEIRA-FILHO (2009).

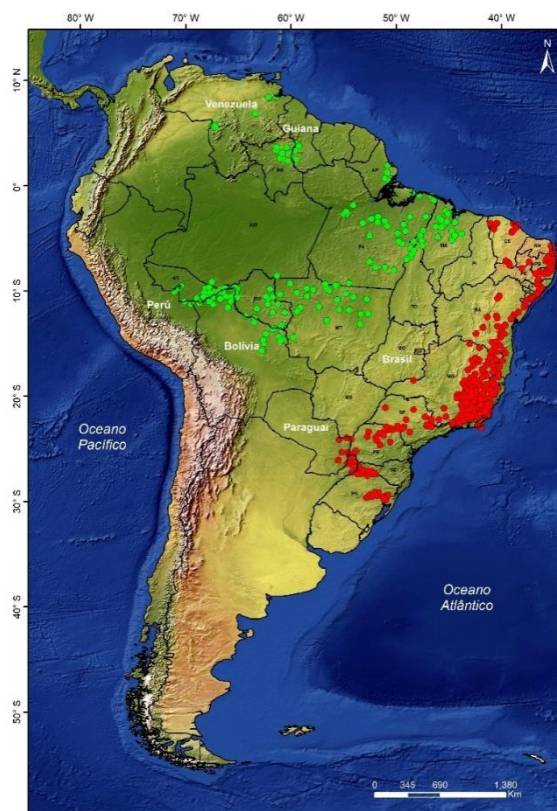


Figura 1. Pontos de ocorrência das espécies indicadoras disjuntas das Florestas estacionais semidecíduais – FES, ocorrentes na Mata Atlântica (vermelho) e na Amazônia (Verde).

Foram selecionadas 74 espécies arbóreas indicadoras (Figura 1) de FES e de ocorrência disjuntas compartilhadas entre as Florestas Amazônicas e as Florestas Atlânticas (Tabela 1). Os dados de ocorrência das espécies foram extraídos do NeoTropTree (OLIVEIRA-FILHO 2015), um banco de dados compilados da literatura e espécimes de herbário que consiste em mais de 1500 áreas em áreas pré-selecionadas da América do Sul. Cada área possui um raio de 5 km contendo registros de ocorrência das espécies arbóreas e arborescentes (plantas com caule livre >3 m de altura), além de informações das áreas de ocorrências, como fitofisionomias, altitude e variáveis edáficas e climáticas (ver descrição, história e protocolo em <http://ww.icb.ufmg.br/treetlan>).

Tabela 1. Lista das espécies com distribuição disjunta analisadas dos Domínios Morfoclimáticos da Amazônia e Atlântica que ocorrem nas FES – Florestas Estacionais Semidecíduais.

Famílias	Espécies
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.
Apocynaceae	<i>Couma macrocarpa</i> Barb. Rodr.
	<i>C. utilis</i> (Mart.) M. Arg.
	<i>Malouetia cestroides</i> Müll.Arg.
Asteraceae	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H. Rob.
Boraginaceae	<i>Cordia lomatology</i> IMJohnst.
Celastraceae	<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.
Chrysobalanaceae	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.
Clusiaceae	<i>Tovomita brevistaminea</i> Engl
	<i>Tovomita fructipendula</i> (Ruiz & Pav.) Cambess.
	<i>Tovomita schomburgkii</i> Planch. & Triana
Combretaceae	<i>Buchenavia parvifolia</i> Ducke
Ebenaceae	<i>Diospyros capreifolia</i> Mart. ex Hiern.
Euphorbiaceae	<i>Brasilicocron mamoinha</i> P.E.Berry & Cordeiro
	<i>Cleidion tricoccum</i> (Casar.) Baill.
	<i>Pera distichophylla</i> (Mart.) Baill.
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.
Fabaceae	<i>Barnebydendron riedelii</i> (Tul.) J.H.Kirkbr.
	<i>Casearia combaymensis</i> Tul.
	<i>Chamaecrista bahiae</i> (H.S.Irwin) H.S.Irwin & Barneby
	<i>Inga flagelliformis</i> (Vell.) Mart.
	<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr.
	<i>Swartzia myrtifolia</i> (Schott) R.S.Cowan.
	<i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Spreng.
Hernandiaceae	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose
	<i>Sparattanthelium botocudorum</i> C.F.W.Meissn.

	<i>Sparattanthelium tupiniquinorum</i> Mart.
Humiriaceae	<i>Vantanea guianensis</i> Aubl.
Lacistemataceae	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.
Lauraceae	<i>Mezilaurus synandra</i> (Mez) Kosterm. <i>Ocotea rubrinervis</i> Mez. <i>Ocotea tabacifolia</i> (Meisn.) Rohwer. <i>Licaria debilis</i> (Mez) Kosterm.
Lecythidaceae	<i>Couratari macrosperma</i> A.C.Sm
Malgighiaceae	<i>Byrsonimajapurensis</i> A.Juss. <i>Byrsonima stipulacea</i> A.Juss.
Malvaceae	<i>Helicteres baruensis</i> Jacq. <i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.
Melastomataceae	<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC. <i>Leandra micropetala</i> (Naudin) Cogn. <i>Miconia amacurensis</i> Wurdack. <i>Miconia hypoleuca</i> (Benth.) Triana <i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir <i>Leandra rufescens</i> (DC.) Cogn <i>Mouriri sagotiana</i> Triana.
Meliaceae	<i>Trichilia appendiculata</i> (Triana & Planch.) C.DC. <i>Trichilia tetrapetala</i> C.DC.
Moraceae	<i>Brosimum potabile</i> Ducke. <i>Ficus mariae</i> C.C.Berg, Emygdio & Carauta.
Myrtaceae	<i>Myrcia inaequiloba</i> (DC.) Lemée. <i>Myrcia ilheosensis</i> Kiaersk
Nyctaginaceae	<i>Neea verticillata</i> Ruiz & Pav.
Ochnaceae	<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.-Hil.) Baill. <i>Ouratea polygyna</i> Engl. <i>Quiina cruegeriana</i> Griseb. <i>Quiina macrophylla</i> Tul.
Olacaceae	<i>Aptandra tubicina</i> (Poepp.) Miers ex Benth.
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma oblonga</i> Müll.Arg.
Quiinaceae	<i>Lacunaria crenata</i> (Tul.) A.C.Sm.
Rubiaceae	<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schmale <i>Margaritopsis astrellantha</i> (Wernham) L. Andersson. <i>Conchocarpus longifolius</i> (A. St.-Hil.) Kallunki & Pirani
Rutaceae	<i>Rauia resinosa</i> Nees & Mart.
Sapindaceae	<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth <i>Toulicia patentinervis</i> Radlk. <i>Vouarana guianensis</i> Aubl.
Sapotaceae	<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) H.J.Lam. <i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni. <i>Pouteria filipes</i> Eyma. <i>Pouteria furcata</i> T.D.Penn. <i>Pouteria oblanceolata</i> Pires.

Styracaceae	<i>Styrax glabratus</i> Schott.
Verbenaceae	<i>Citharexylum krukovii</i> Moldenke
Violaceae	<i>Paypayrola grandiflora</i> Tul.
Vochysiaceae	<i>Vochysia grandis</i> Mart.

4.2 Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas

Para determinar a possível conexão entre as Florestas Amazônica e as Florestas Atlânticas a partir da Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas compartilhadas das Florestas Semidecíduas, variáveis bioclimáticas foram extraídas para toda porção continental da América do Sul a partir do WorldClim (HIJMANS et al. 2005 - <http://www.worldclim.org>). Essas variáveis foram extraídas na resolução espacial de aproximadamente 5km (30 arc-segundos), para quatro diferentes períodos: Atual (~1.950 a 2.000); Holoceno médio (cerca de 6.000 anos antes do presente - AP); Último Glacial Máximo – UGM (cerca de 22.000 AP) e Último Interglacial - UI (cerca de 140.000 AP) (HIJMANS et al. 2005). Após acessar a correlação entre as variáveis bioclimáticas, das 19 disponíveis, nós retivemos 11 (Tabela 2), eliminando aquelas com menor relevância biológica presumida do grupo de variáveis altamente relacionadas ($r > 0.9$). Este processo foi realizado para evitar a sobre parametrização da nossa modelagem como variáveis redundantes. Os modelos gerados para cada espécie foram somados utilizando o programa ArcGIS v.10.1, a fim de se obter um modelo de distribuição potencial para o conjunto das 74 espécies. Vocês consideraram inserir mais variáveis nos modelos, por exemplo, relevo, solo e hidrografia? Porque se consideramos o conceito de Domínio de Ab'Sáber, essas variáveis são determinantes para a definição do termo Domínio Fitogeográfico.

O software utilizado para a modelagem das espécies disjuntas foi o MaxEnt v.3.3 (PHILLIPS et al. 2006). O MaxEnt tem demonstrado que muitas vezes supera outras técnicas de modelagem para identificar áreas críticas para a manutenção de populações de espécies (ELITH et al. 2006, 2011; PEARSON et al. 2007; PHILLIPS & DUDÍK 2008; GOGO-PROKURAT 2011; PENA et al. 2014). Outra importante razão para a escolha do MaxEnt é que o mesmo permite usar “presença” e “pseudo-ausência” de dados das espécies, que é de grande utilidade porque a grande maioria dos dados bióticos são apenas de presença (ELITH et al. 2006; PHILLIPS & DUDÍK 2008).

Definido um valor de limite de corte para distinguir as áreas consideradas adequadas e inadequadas, os pixels com valores acima deste limite foram considerados como tendo características ambientais adequadas para a manutenção de populações viáveis das espécies (PEARSON et al. 2007). Utilizou-se o "*Maximum training sensitivity plus specificity*", como o método para o limite de corte, já que este assume que a presença da espécie é restrita ao local pelo menos tão adequado como aqueles em que a espécie tem sido observada até agora, e que áreas acima desse limite são realmente adequadas para as espécies (PEARSON et al. 2007; LIU et al. 2013). Assim, com os dados de presença e ausência para cada cenário, determinamos as áreas estáveis durante o período analisado.

Tabela 2. Variáveis Bioclimáticas selecionadas e extraídas do WordClim para a construção dos modelos.

Código	Descrição
BIO1	Temperatura Média Anual
BIO2	Média Diurna (Média do mês) - (temp. max - temp. min).
BIO4	Temperatura Sazonal (Desvio Padrão *100)
BIO5	Temperatura Máxima do Mês mais Quente
BIO6	Temperatura Mínima do Mês mais Frio
BIO11	Média da Temperatura do Trimestre mais Frio
BIO12	Precipitação Anual
BIO13	Precipitação do Mês mais Úmido
BIO15	Sazonalidade da Precipitação
BIO17	Precipitação do Trimestre mais Seco
BIO18	Precipitação do Mês mais Quente

4.3 Validação dos modelos

Para a validação dos modelos produzidos neste trabalho usamos as medidas de precisão Sensitividade, Especificidade, *True Skill Statistic* (TSS) e *Area Under Curve ROC* (AUC) que foram obtidas a partir do conjunto de cinco réplicas feitas para cada espécie. Sensitividade é a probabilidade de o modelo prever corretamente um local de presença de uma espécie; Especificidade é a probabilidade de o modelo de prever

corretamente um local de ausência conhecido (LIU et al. 2013). Já o TSS é definido como a média da taxa de sucesso de predição líquida para sítios de presença e para sítios de ausências (LIU et al. 2013). Para AUC, Mason & Graham (2002) definem como sendo a área sob a curva ROC que caracteriza a qualidade de um sistema preditivo que descreve a capacidade de prever corretamente a ocorrência ou a não ocorrência de um evento pré-definido. Para o modelo de distribuição de espécie, a AUC é equivalente à probabilidade do modelo em classificar corretamente uma área, aleatoriamente escolhida, como um local de presença da espécie com maior “valor” do que um local de ausência (menor “valor”) (LIU et al. 2013).

5. RESULTADOS

5.1. Qualidade dos modelos

Os modelos gerados apresentaram valores significantes para AUC (Valores de Área Under Curve) dos modelos analisados, sendo todos superiores a 0,80, como podemos observar na tabela 3. Os valores para a análise de TSS, também foram expressivos em caracterizar a qualidade dos modelos (Tabela 3). Esses valores garantem o alto grau de confiança para todos os modelos analisados.

Tabela 3. Valores de Curva sobre Área (*Area Under Curve* - AUC) e Verdadeira Estatística de Habilidade (*True Skill Statistic*- TSS) para os modelos gerados para as espécies arbóreas disjuntas das FES - Florestas Estacionais Semidecíduas.

Cenários	AUC	TSS
Presente	0.88	0.90
UIG (Último Interglacial)	0.87	0.88
Holoceno – CCSM4	0.87	0.91
ÚIG (Último Glacial Máximo) – CCSM4	0.87	0.90
Holoceno – MIROC	0.87	0.89
ÚIG (Último Glacial Máximo) – MIROC	0,87	0.87

5.2 Modelagem das espécies disjuntas

No modelo gerado para UIG (Último Interglacial), a cerca de 120 mil anos atrás, as altas temperaturas e a umidade favoreceram a expansão de grandes florestas úmidas, tornando o litoral brasileiro e a região amazônica parte de um vasto território adequado para as espécies de Florestas Estacionais Semidecíduas. Observando na figura 2, as áreas favorecidas pelo clima e variáveis ambientais presentes no UIG, áreas com adequabilidade ambiental se expandiram para o interior chegando a 121.911 km² como podemos observar na tabela 4 e Figura 3a. Esta expansão se deu através do território hoje compreendido pelos estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso e ao sul do Paraguai, na região do Chaco úmido, seguindo pelo nordeste da Argentina na região de Misiones, área que hoje é um denso pantanal banhado pelas águas da Bacia do Prata e Paraguai, caracterizados em 5.000 km². Na base dos Andes, uma grande área de adequabilidade foi registrada nas Yungas, fechando em fragmentos até a região amazônica o que podemos compreender como Corredor Sul.

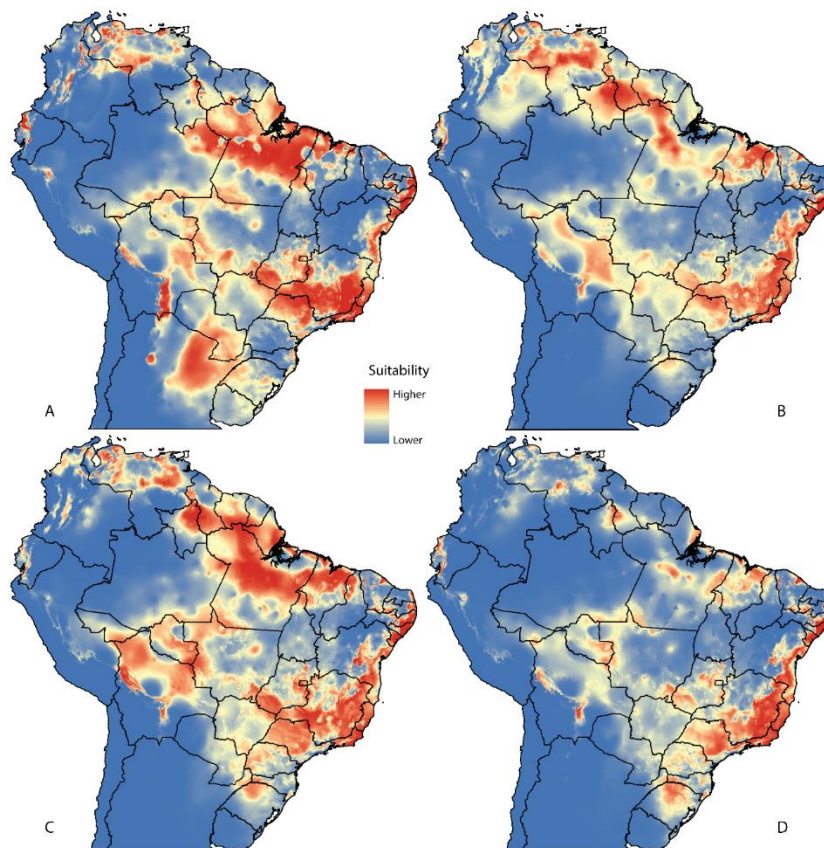


Figura 2. Mapas de adequabilidades ambientais das espécies indicadoras disjuntas das Florestas estacionais semidecíduais – FES nos períodos: A – UIG (Último Interglacial ~ 150.000 AP – anos antes do presente), B – UGM (Último Glacial Máximo ~21.000 AP), C – Holoceno (~ 6.000 AP) e D – Presente (19500 – 2000).

Tabela 4. Valores em Km² referentes à expansão e retração das áreas de adequabilidade para os modelos gerados respectivamente: UIG (Último Interglacial), UGM (Último Glacial Máximo, Holoceno).

Dados	Área (Km ²)		
	UIG	UGM	Holoceno
Expansão	121,911	126,695	98,879
Sem ocupação (ausência em ambos)	453,677	448,167	476,977
Sem alteração (presença em ambos)	157,772	176,234	185,352
Contração	48,567	29,996	21,134

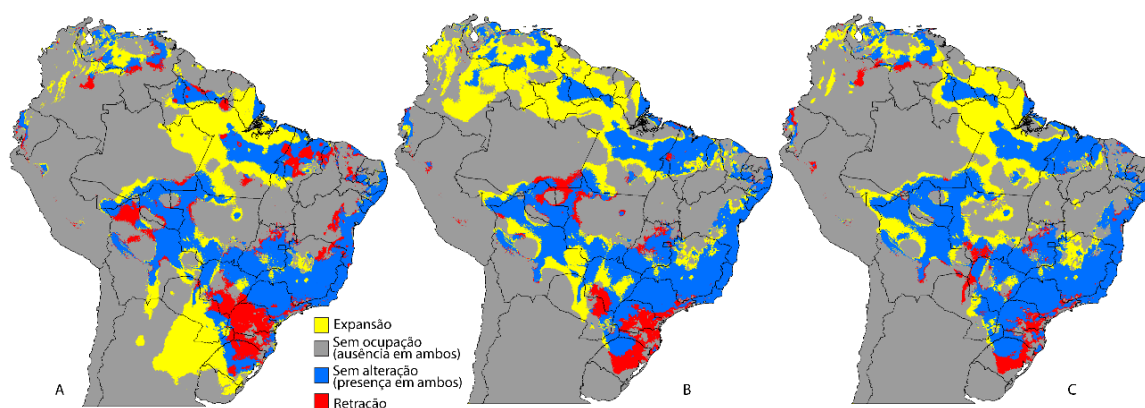


Figura 3. Mapas de expansão e contração das áreas de adequabilidade das espécies indicadoras disjuntas das Florestas estacionais semidecíduais – FES para os períodos: A – UIG (Último Interglacial ~ 150.000 AP – anos antes do presente), B – UGM (Último Glacial Máximo ~21.000 AP), C – Holoceno (~ 6.000 AP).

Ao Norte, o corredor se apresenta no litoral nordeste a elevadas altitudes que recebiam umidade litorânea desencadeando um ambiente propício para crescimento desse tipo de vegetação, evidências desses “brejos de altitude” hoje sugerem o fechamento desse corredor norte, em contraste com a caatinga, ambiente seco e desfavorável. Ficou evidente observando a Figura 3, que a região central brasileira com uma vegetação mais aberta e rasteira permaneceu estável onde ocorre ao atual cerrado durante o UIG.

Para o UGM (Último Glacial Máximo), que período de 20 mil anos, caracterizado pela modificação drástica do clima, ou seja, uma diminuição da

temperatura em nível global, o que refletiu na distribuição das espécies (Figuras 2 e 3). Podemos observar que as áreas de adequabilidade ao sul presentes no UIG, foram deslocadas para o norte, fragmentando ainda mais o Corredor Sul demonstrado pela Figura 2B. Esse período caracterizado pelo frio e extensa estiagem, favoreceu a ampliação de Savanas e de Floresta Tropical Sazonalmente Seca - FTSS (SDTF, sigla em inglês), na contramão do clima conveniente para florestas úmidas, estas sofreram com contração de suas áreas de adequabilidade, cerca de 29.996 km² conforme a Tabela 4 e Figura 3 B, chegando ao ponto de desaparecerem de certas regiões, principalmente ao sul, ou ficaram isoladas a certos territórios desagregados.

Observando o cenário proposto para o período Holoceno, podemos notar a relação com a distribuição atual. Esse período tem como marca inicial cerca de 10 mil anos antes do presente, onde a temperatura começou a se estabilizar, e assim os ambientes foram se consolidando, surgindo posteriormente os ambientes contemporâneos. As áreas de expansão conforme Tabela 4, chegaram em 98.879 km² (Figura 3 C). Ainda nesse período o corredor norte ainda demonstrava expandindo como demonstrado na Figura 1 C e 2, evidenciando a importância dos brejos de altitude na ligação dessas espécies hoje disjuntas.

O termo ecológico cunhado como *Stepping Stone*, descreve literalmente sua tradução, ou seja, usando as áreas de brejo de altitude dispersas na caatinga. Esses oásis elevados levaram litoral adentro da Caatinga, onde esses corredores ecológicos hoje se encontram separados. No Corredor Sul, mais fragmentado no Holoceno, começaram a diferenciar regiões pantanosas e sazonalmente alagadas como o pantanal, que funcionou como uma barreira geográfica para interromper a distribuição dessas espécies. Nesse período temos o início da separação dos corredores ecológicos, tanto Corredor Norte como Sul.

Ao analisar o modelo proposto para o cenário atual, vemos mais acentuada a fragmentação iniciada no Holoceno, ilhas de adequabilidade ambientais distribuída pela região amazônica, bordas do Cerrado, Yungas e a região litorânea e interiorana do Sudeste, e toda costa do Nordeste, mostrada pela Figura 3, essas áreas de adequabilidade mantiveram-se estáveis. Observando a Figura 2 (D), podemos compreender a formação dos corredores norte e sul no passado, por eventos climáticos favoráveis.

Quando observamos o mapa de áreas estáveis (Figura 4), conseguimos visualizar que os corredores propostos foram realmente efetivos no contexto das conexões das

espécies arbóreas disjuntas entre a floresta Amazônica e Atlântica via as florestas semidecíduas.

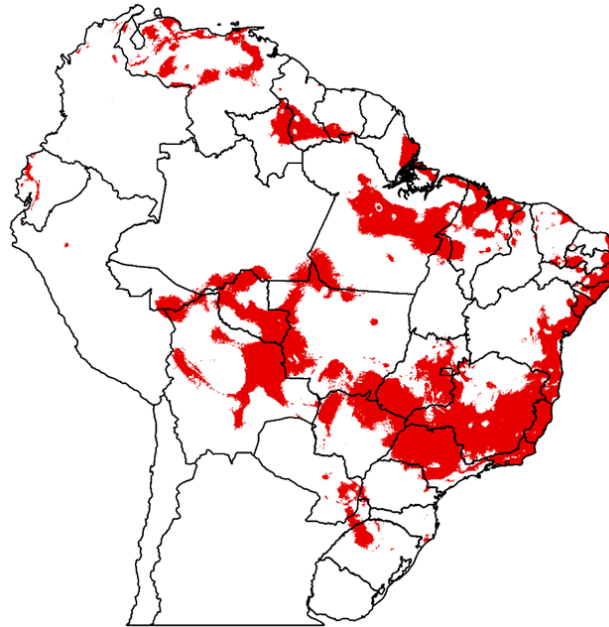


Figura 4. Mapa de as áreas estáveis de adequabilidade das espécies indicadoras disjuntas das Florestas estacionais semidecíduais – FES durante todos os períodos. Áreas em vermelho evidenciam as áreas estáveis ao longo dos eventos climáticos do Quaternário.

6. DISCUSSÃO

Nossos modelos para o Quaternário demonstraram ligações entre os domínios Amazônico e Atlântico por meio das Florestas Estacionais Semidecíduais com base nas espécies arbóreas indicadoras disjuntas, condicionando um corredor Sul e Norte ligando as grandes florestas sul-americanas. A presença do corredor Sul, onde possivelmente houve uma ligação contínua de áreas de adequabilidade ambiental para espécies arbóreas indicadoras das FES nos períodos UIG e UGM, foram indicadas por Cabanne et al. (2019), reforçando a teoria de a ligação entre os domínios Amazônico e Atlântico através de áreas hoje ocupadas pelo Cerrado. Os mesmos autores, ainda sugerem que essas florestas serviram como refúgio para passeriformes, importante componente biótico para dinâmica ecológica de distribuição florestal.

Bigarella et al. (1975), também descreveram uma rota de migração, que chamaram de ponte Sudeste-Noroeste, que tal evento de migração teria ocorrido através

do Brasil central, na forma de um corredor florestal contínuo, como várias manchas florestais através das quais as espécies poderiam ter ‘saltado ilhas’. Em concordância com o autor anterior, Oliveira-Filho & Fontes (2000) indicaram o compartilhamento de muitas espécies arbóreas entre o Domínio Atlântico (principalmente a Floresta Estacional Semidecidual) e o Cerrado, compondo um gradiente florístico de substituição de espécies. Cabrera & Willink (1975) mencionaram que as Florestas Estacionais Semidecíduais da Província dos cerrados formam uma verdadeira rede conectando as florestas das Províncias Amazônica e paranaense.

As áreas de adequabilidade que se relacionaram ao corredor Sul, também corroboram com as similaridades florísticas citadas por Rizzini (1979). Este autor afirmou que as Florestas Estacionais Semidecíduais, junto com outras florestas interioranas, são “extensões mediterrânicas da grande Floresta Atlântica”. O autor acrescentou também que, no Mato Grosso, a ligação contínua com a Hiléia dá às Florestas Estacionais Semidecíduais uma natureza florística amazônica. Na verdade, sabe-se que um considerável número de espécies amazônicas penetram os cerrados via FES no Mato Grosso, incluindo espécies de seringueira (*Hevea*), um gênero normalmente citado como definidor da extensão da Floresta Amazônica (VELOSO 1966; PIRES & PRANCE 1977; DALY & PRANCE 1989).

Contudo, os fluxos gênicos de algumas espécies foram interrompidos pelas variações climáticas do quaternário, acarretando assim numa divergência filogenética dessas populações separadas pelo avanço da savana na diagonal seca central. Essas barreiras de fluxos gênicos também foram citadas por Cabanne et al. (2016), onde apontam que a intensa fragmentação dos corredores ecológicos interrompeu o fluxo gênico entre os DMFs Amazônico e Atlântico. Só uma curiosidade: Se não houvesse a fragmentação antrópica, o que você esperaria encontrar nessa diagonal seca? Será que encontraríamos mais espécies similares ou os eventos de mudança de temperatura seriam suficientes para promover essa “fragmentação natural”?

Para Reginato e Michelangi (2019) embora hoje espécies indicadoras de Florestas Estacionais Semidecíduais atlânticas e amazônicas permanecem disjuntas via diagonal seca, sua conexão em um passado recente, forneceu o ambiente adequado para a dispersão de *Leandra*, por onde hoje é compreendido o Chaco, Cerrado e Caatinga, formando uma grande barreira diagonal separando populações hoje disjuntas.

Os estudos paleopalínológicos e espeleotemas de Ledo & Colli, (2017), sustentam a hipótese do resfriamento do clima no UGM, ao contrário do que se pensava, houve períodos de umidade, favorecendo a dispersão de espécies que necessitam dessa característica para sua dispersão, cenário que mudou no Holoceno, onde houve aumento de temperatura e diminuição da precipitação, contribuindo para aumento das savanas. Trujillo-Arias *et al.* (2020) em estudos com passeriformes, constatou que houve conexões importantes entre os biomas neotropicais, nas Yungas e Mata Atlântica, conexões através da transição Chaco-Cerrado, as quais que refletiram na evolução da biota presente em tais biomas impactados pelas mudanças do quaternário, o que respalda a teoria de uma conexão histórica do corredor Sul. Para Silva (2015) essa antiga ligação, sobre o trópico de capricórnio, foi essencial para o fluxo e compartilhamento de espécies desses dois conjuntos de florestas, e também atribui o clima como o maior agente causador dessa separação do corredor Sul. Segundo Pires (1984) se os refúgios florestais realmente existiram na Amazônia durante as eras glaciais, eles não teriam tido a presumida configuração de ilhas, mas seguiriam um padrão dendrítico ao longo da drenagem dos rios. Dentro desta visão, o autor sugere ainda que as FES da região dos cerrados constituem refúgios florestais da atualidade.

Os brejos de altitude, no corredor norte foram favorecidas pela alta elevação e tornando-as úmidas, contribuindo para a expansão de ambientes adequáveis para espécies arbóreas semidecíduas, que serviram como um corredor de conectividade entre os domínios Amazônico e Atlântico (PONTES & ALVES 2011). Segundo Santos, (2002) as flutuações climáticas do Quaternário foram responsáveis pela contração e a distribuição de florestas úmidas, funcionando como barreiras climáticas e ecológicas, o que reduziu a sua área para lugares com maior umidade onde hoje se encontram esses brejos. Vários autores referem-se a uma possível rota de migração através de um postulado corredor de florestas úmidas que teriam atravessado o Domínio da Caatinga em um certo período do Terciário (ANDRADE-LIMA 1964; RIZZINI 1963). Andrade-Lima (1982) sugeriu que os “brejos de altitude” que atualmente encontram-se isoladas na região semi-árida são relictos de uma antiga e ampla cobertura florestal. Seguindo o argumento para a ponte Nordeste, a similaridade florística entre as florestas úmidas Amazônica e Atlântica, demonstra a presença de uma segunda rota de migração, que chamaram de ponte Sudeste-Noroeste (BIGARELLA *et al.* 1975). Essa ponte de migração sugerida por Bigarella *et al.* (1975) descrevem que tal evento de migração teria ocorrido através do Brasil central, na forma de um corredor florestal contínuo,

como várias manchas florestais através das quais as espécies poderiam ter ‘saltado ilhas’.

Conforme os resultados obtidos por Rodrigues (2014), áreas com maior densidade em diversidade e riqueza, estão correlacionados com a dinâmica água-energia e são embasados por uma forte correlação nessa dinâmica, amparando assim a ideia das regiões estáveis (Figura 4) conseguiram sustentar espécies arbóreas durante os períodos de instabilidades climáticas no período do Quaternário. Conforme apontado por Melo (2007) em seus estudos climatológicos do início do Holoceno na América do Sul, o clima era consideravelmente parecido com o atual, o que ajudou a sustentar as áreas estáveis vistas na Figura 4. A autora no mesmo trabalho cita que durante o Holoceno médio o nordeste brasileiro era uma região mais fria e ainda úmida o que dá apoio a teoria do corredor norte via brejos de altitude.

Houve também mudanças na região central do Brasil, tais eventos de seca durante o Holoceno no Brasil central, foram observados por Araújo, et al (2003) em estudos sobre o despovoamento dessa região e período, onde grandes populações abandonaram seus assentamentos motivados, provavelmente, pelas condições adversas do clima, o que corrobora com a diminuição da expansão de florestas úmidas nessas regiões e para a formação de ilhas de adequabilidade e sua fragmentação. A diminuição da Alta da Bolívia nesse período também pode ser um indício marcador de mudanças climatológicas fundamentais para a expansão de florestas úmidas (MELO & MARENGO 2007). Deste modo, as oscilações presentes no Quaternário produziram grandes mudanças na distribuição das espécies, levando à extinção e dispersão de algumas (HEWITT, 2000). Consequentemente, algumas espécies foram capazes de sobreviver nos refúgios e se expandirem novamente em um clima favorável (RULL, 2009, 2011; HEWITT, 2000; BUZZATI, et al. 2016, 2018), até caracterizar a distribuição das espécies arbóreas que atualmente se apresentam disjuntas.

7. CONCLUSÕES

As variações climáticas do Quaternário implicaram em transformações das Florestas Estacionais Semidecíduais, no que se trata de sua expansão e contração. Foram evidenciados dois corredores ecológicos para a distribuição de espécies que hoje estão disjuntas nos DMFs Amazônico e Atlântico.

Uma rota ao Norte via litoral e brejos de altitudes conectaram essas florestas no período Inter glacial. A rota ao sul foi fortalecida no mesmo período favorecida por um período estável de temperaturas, essas rotas foram enfraquecidas por sua fragmentação que se iniciaram com as mudanças bruscas do clima no Último Glacial Máximo. O corredor norte também sofreu alterações se desassociando completamente no período atual.

No início do Holoceno, o clima foi estabelecendo-se gradualmente, porém essas florestas não se expandiram, possivelmente pelo assentamento de ambientes mais adaptados as variações de temperatura, como o Cerrado, Caatinga e Pantanal. Evidenciando então, que o cenário atual, é reflexo de variações de climas do quaternário, que implicam em como estas influenciaram na distribuição dessas espécies vegetais pela América do Sul.

8. REFERÊNCIAS

- AB'SABER, Aziz Nacib. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. *Ateliê Editorial*. São Paulo, 2003
- ANDRADE-LIMA, D. Vegetação In: Atlas Nacional do Brasil, I. Rio de Janeiro, *Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE)*. 1p., 1966
- ANDRADE-LIMA, D. Present-day forest refuges. In: Prance, G.T. (ed.) Northeastern Brazil. In Biological diversification in the tropics. *Columbia University Press*, New York, p.245-251, 1982.
- ANDRADE, G.O. & LINS, R.C. Introdução ao Estudo dos “Brejos” Pernambucanos. *Arq. Inst. Ci. Terra*, Recife 2:21-33, 1964.
- ALLOUCHE, O.; TSOAR, A.; KADMON, R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, v. 43, n. 6, p. 1223-1232, 2006.
- ARAÚJO, A. G. M.; NEVES, W. A.; PILÓ, L. B. Eventos de seca no Holoceno e suas implicações no povoamento pré-histórico do Brasil Central. *Anais do IX Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário*. 2003.
- ARAÚJO, M.B.; New, M. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 42–47. 2007.
- AUSTIN, M.P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-18. 2002.

BAKER, P. A.; RIGSBY, C. A.; SELTZER, G. O.; FRITZ, S. C.; LOWENSTEIN, T. K.; BACHER, N. P.; VELIZ, C. Tropical climate change at millennial and orbital timescales on the Bolivian Altiplano. *Nature*, 409, 698–701, 2001.

BEHLING, H.; H. HOOGHIEMSTRA. Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 251-267, 1998.

BIGARELLA, J. J.; ANDRADE-LIMA, D.; RIEHS, P. J. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 47:411-464, 1975.

BIVAND, R.; LEWIN-KOH, N. maptools: Tools for reading and handling spatial objects. R package version 0. 8–30, 2014. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=maptools>>.

BROENNIMANN, O.; FITZPATRICK, M. C.; PEARMAN, P. B.; PETITPIERRE, B.; PELLISSIER, L.; YOCOZ N. G.; THUILLER, W.; FORTIN, M. J.; RANDIN, C.; ZIMMERMANN, N. E.; GRAHAM, C.H.; GUISAN, A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497, 2012.

BUENO, M. L., PENNINGTON, R. T., KYLE G. DEXTER, K. G., LUCIANA H. YOSHINO KAMINO, L. H. Y; PONTARA, V.; NEVES, D. M.; RATTER, J. A. and OLIVEIRA-FILHO, A. T. Effects of Quaternary Climatic Fluctuations on the Distribution of Neotropical Savanna Tree Species. *Ecography*. 2016.

BUZATTI, R. S. O.; LEMOS-FILHO, J. P.; BUENO, M. L.; LOVATO, M. B. Multiple Pleistocene refugia in the Brazilian cerrado: evidence from phylogeography and climatic niche modelling of two *Qualea* species (Vochysiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 185, 307-320, 2017.

BUZATTI, R. S.; PFEILSTICKER, T. R.; MAGALHÃES, R. F.; BUENOS, M. L.; LEMOS-FILHO, J. P.; LOVATO, M. B. Genetic and Historical Colonization Analyses of na Endemic Savanna Tree, *Qualea grandiflora*, Reveal Ancient Connections between Amazonian. *Frontiers Plant Science*, 2018.

CABANNE, G.S.; CALDERÓN, L.; TRUJILLO-ARIAS, N.; FLORES, P.; PESSOA, R.; D’HORTA, F. M.; MIYAKI, C. Y.; Effects of Pleistocene climate changes on species ranges and evolutionary processes in the Neotropical Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2016.

CABANNE, G.S.; CAMPAGNA, L.; TRUJILLO-ARIAS, N.; NAOKI, K.; GÓMEZ, I.; MIYAKI, C. Y.; SANTOS, F. R.; DANTAS, G. P. M.; ALEIXO, A.; CLARAMUNT, S.; ROCHA, A.; CAPARROZ, R.; LOVETTE, I. J.; TUBARO, P. L. Phylogeographic variation within the Buff-browed Foliage-gleaner (Aves:Furnariidae: *Syndactyla rufosuperciliata*) supports an Andean-Atlantic forests connection via the Cerrado. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 133 198–213, 2019.

CARDENAS, M. L.; GOSLING, W. D., SHERLOCK, S. C.; POOLE, I., PENNINGTON, R. T.; MOTHESE, P. The response of vegetation on the Andean Flank in Western Amazonia to Pleistocene climate change. *Science*, 331, 1055–1058, 2011.

CABRERA, A.L.; WILLINK, A. Biogeografía de América Latina. *Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos*, Washington, p.120, 1973.

CARNAVAL, A.C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187–1201, 2008.

CHENG, H.; SINHA, A.; CRUZ, F. W.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; D’HORTA, F. M.; AULER, A. S. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature*, 4, 1–6, 2013.

COLINVAUX, P. A.; LIU, K. B.; DE OLIVEIRA, P.; BUSH, M. B.; MILLER, M. C.; KANNAN, M. S. Temperature depression in the lowland tropics in glacial times. *ClimaticChange*, 32, 19–33, 1996.

DALY, D.C. & PRANCE, G.T. Brazilian Amazon. In: Campbell, D. G. & Hammond, H.D. (eds.) Floristic inventory of tropical countries: the state of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future. *New York Botanic Garden, New York*, p. 402- 426. 1989.

DI COLA V.; BROENNIMANN O.; PETITPIERRE B. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*. 40:1–14, 2017.

DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Ensemble forecasting shifts in climatically suitable areas for *Tropidacris cristata* (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae). *Insect Conservation and Diversity*, v. 3, p. 213-221, 2010.

DUFRENE, M., LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345– 366, 1997.

ELITH, J. C.H.; GRAHAM, R.P.; ANDERSON, M.; DUDIK, S.; FERRIER, A.; GUIBAN, R.J.; HIJMANS, F.; HUETTMANN, J.R.; LEATHWICK, A.; LEHMANN, J.; LI, L.G.; LOHMANN, B.A.; LOISELLE, G.; MANION, C.; MORITZ, M.; NAKAMURA, Y.; NAKAZAWA, J.M.; OVERTON, A.T.; PETERSON, S.J.; PHILLIPS, K.; RICHARDSON, R.; SCACHETTI-PEREIRA, R.E.; SCHAPIRE, J.; SOBERON, S.; WILLIAMS, M.S.; WISZ & N.E. ZIMMERMANN. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, 29,129-151, 2006.

ELITH, J.; PHILLIPS, S. J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y. E.; YATES, C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57, 2011.

GIANNINI, T. C. et al. A. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. *Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, v. 63, n. 3, 2012.

GOGOL-PROKURAT, M. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. - *Ecological Application* 21, 33–47, 2011.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, v. 8, n. 9, p. 993-1009, 2005.

HAFFER, J. "Speciation in Amazonian forest birds". *Science*, 165, p. 131-37, 1969.

HEWITT, G. The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913, (2000).

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high 16 resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978, 2005.

HIJMANS, R.J. et al. 2017. dismo: species distribution modeling –In: R package 1.1-4 <<http://CRAN.R-project.org/package=dismo>>.

IPCC. 2013. Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report on the Intergovernmental Panel on Climate Change*. van Oldenborgh, G.J., M. Collins, J. Arblaster, J.H. Christensen, J. Marotzke, S.B. Power, M. Rummukainen and T. Zhou (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA.

IPCC. 2013. Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report on the Intergovernmental Panel on Climate Change*. van Oldenborgh, G.J., M. Collins, J. Arblaster, J.H. Christensen, J. Marotzke, S.B. Power, M. Rummukainen and T. Zhou (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA.

LEDO, R. M. D.; COLLI, G. R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of Biogeography*. 1–13, 2017

LEDRU, M. P.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHREITER, M. L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:131- 142, 1998.

LIMA-RIBEIRO MDS, DINIZ-FILHO JAF . Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: Uma abordagem promissora em paleoecologia. *Rev Bras Paleontol* 15:371–385. doi: 10.4072/rbp.2012.3.127, 2012.

LIU, C., M. WHITE; G. NEWELL. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40: 778– 789, 2013.

LOYOLA, T. F. R.; DIAS, R. Labeling ecological niche models. *Natureza Conservação*, v. 10, p. 119-126, 2012.

MANEL, S.; WILLIAMS, H. C.; ORMEROD, S. J. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal Applied Ecology*, v. 38, p. 921-931, 2001.

MASON, S.J.; GRAHAM, N.E. Areas beneath the relative operating characteristics (ROC) and relative operating levels (ROL) curves: Statistical significance and interpretation. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 128, 2145-2166, (002).

MELLICK, R.; LOWE, A.; ALLEN, C.; HILL, R.S.; ROSSETTO, M. Palaeodistribution modelling and genetic evidence highlight differential post-glacial range shifts of a rain forest conifer distributed across a broad latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*, 39, 2292–2302, 2012.

MELO, M. L. D. Simulações de clima para o Holoceno Médio usando o MCGA do CPTEC, com ênfase sobre a América do Sul. *Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE*, 2007.

MELO, M. L. D.; MARENGO, J. A. Simulações do clima do Holoceno Médio na América do Sul com o modelo de circulação geral da atmosfera do CPTEC. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v.23, n.2, 191-205, 2008.

NAIMI B. usdm: uncertainty analysis for species distribution models. R package version., 2015. ;1:1–12. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=usdm>> Accessed 2 Feb 2019.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp: 91-120, 2002.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. Classificação das Fitofisionomias da América do Sul Cisandina Tropical e Subtropical: Proposta de um Novo Sistema – Prático e Flexível – Ou uma injeção a mais de Caos? *Rodriguésia* 60: 237-258, 2009.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. Um Sistema de classificação fisionômico-ecológica da vegetação Neotropical. In P.V. Eisenlohr, J.M. Felfili, M.M.R.F. Melo, L.A. Andrade, J.A.A. Meira-Neto (Eds.), *Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de casos* (Vol.2, pp. 452–473). Viçosa, Editora UFV, 2015.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., FONTES, M. A. L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32: 793 – 810. 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., RATTER, J.A. A study of the origin of central brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141-194, 1995.

- PEARSON, R. G.; RAXWORTHY, C.J.; NAKAMURA, M.; PETERSO, A. T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34, 102-117, 2007.
- PENA, J. C. C.; KAMINO, L. H. Y.; RODRIGUES, M.; MARIANO-NETO, E.; SIQUEIRA, M. F. Assessing the conservation status of species with limited available data and disjunct distribution. *Biological Conservation* 170, 130–136, 2014.
- PENNINGTON, R.T.; PRADO, D.E.; PENDRY, C.A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273. 2000.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*. 190, 231-259, 2006.
- PHILLIPS, S. J.; DUDIK, M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175, 2008.
- PIRES, J.M. The Amazonian forest. In: Sioli, H. (ed.) *The Amazon - Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Junk Pub., Dordrecht: 581-602, 1984.
- PIRES, J.M. & PRANCE, G.T. The Amazon forest: a natural heritage to be preserved. In: *Extinction is forever - Threatened and endangered species of plants in the Americas and their significance in ecosystems today and in the future*. *New York Botanic Garden*, New York, p. 158-213, 1977.
- PONTES, T. A.; ALVES, M. Padrões de distribuição geográfica das espécies de Araceae ocorrentes em fragmentos de floresta atlântica em Pernambuco, Brasil. *Brazilian Journal of Biosciences*.v. 9, n. 4, p. 444-454, 2011.
- PRADO, D.E.; GIBBS, P.E. Patterns of specie distribution in the dry seasonal 498 forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927, 1993.
- PRANCE, G.T. Forest refuges: evidence from woody in giosperms. In: Prance, G.T. *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press, p.137-58, 1982.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing, Version 3.4.3. R *Foundation for Statistical Computing*, Vienna, 2019. <http://www.Rproject.org/>
- RAMBO, B. Migration routes of the South Brazilian rain forest. *Pesquisas Botânica* 12:1-54, 1961.
- RAMÍREZ-BARAHONA, S., & EGUIARTE, L. E. The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics: th case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecology and Evolution* 3, 725–738. 2013.

REGINATO, M.; MICHELANGELI, F. A. Pleistocene range expansions might explain striking disjunctions between eastern Brazil, Andes and Mesoamerica in *Leandra* s.str. (Melastomataceae). *Journal of Systematics and Evolution*. v. 57, n. 6, p. 646-654, 2019.

RIZZINI, C.T. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25(1): 3-64, 1963.

RIZZINI, C.T. Tratado de fitogeografia do Brasil. 2º v. Aspectos sociológicos e florísticos. HUCITECEDUSP, São Paulo, p. 374, 1979.

RODRIGUES, G. B. F. Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação. *Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília*, 2014.

RULL, V. Microrefugia. *Journal of Biogeography*, 36, 481–484, 2009.

SALGADO-LABOURIAU, M.L., BARBERI, M., FERRAZ-VICENTINI, K.R.. A dry climatic event during the Late Quaternary of tropical Brazil. Review of Paleobotany and Palynology 99: 115-129, 1998.

SANTOS, A. M. M. Distribuição de Plantas Lenhosas e Relações Históricas entre a Amazônia, a Floresta Atlântica costeira e os Brejos de Altitude do Nordeste Brasileiro. *Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco*, 2002.

SILLERO, N. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling*, v. 222, n. 8, p. 1343-1346, 2011.

SILVA, L. F. Uma análise biogeográfica das florestas pré-andinas e atlânticas a partir da modelagem de distribuição potencial de espécies arbóreas com distribuição disjunta. *Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais*, 2015.

SILVA, R. R.; VILELA, B.; SILVA, D. P.; ANDRADE, A. F. A.; CERQUEIRA, P. V.; GONÇALVES, G. S. R.; SANTOS, M. P. D. The role of ecological niche evolution on SOBERON, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, v. 10, p. 1115-1123, 2007.

SILVA, R. R.; VILELA, B.; SILVA, D. P.; ANDRADE, A. F. A.; CERQUEIRA, P. V.; GONÇALVES, G. S. R.; SANTOS, M. P. D. The role of ecological niche evolution on diversification patterns of birds distinctly distributed between the Amazonia and Atlantic rainforests. *Plos one*. October 13, 2020.