

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA

WEVERTON CARLOS FERREIRA TRINDADE

**MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DAS FORMAÇÕES VEGETAIS DO ESTADO
DO PARANÁ: PASSADO, PRESENTE E FUTURO**

PONTA GROSSA

2019

WEVERTON CARLOS FERREIRA TRINDADE

**MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DAS FORMAÇÕES VEGETAIS DO ESTADO
DO PARANÁ: PASSADO, PRESENTE E FUTURO**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual de Ponta Grossa em associação com a Universidade Estadual do Centro-Oeste como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Biologia Evolutiva).

Orientador: Prof^o. Dr^o. Mateus Henrique Santos

Co-orientador: Prof^o. Dr^o. Roberto Ferreira Artoni

PONTA GROSSA

2019

T833

Trindade, Weverton Carlos Ferreira

Modelagem de distribuição das formações vegetais do Estado do
Paraná: passado, presente e futuro / Weverton Carlos Ferreira Trindade.
Ponta Grossa, 2019.

171 f.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Área de Concentração:
Biologia Evolutiva), Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Mateus Henrique Santos.

Coorientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni.

1. Biogeografia. 2. Vegetação do Paraná. 3. Paleoambiental. 4.
Maxent. 5. Alterações climáticas. I. Santos, Mateus Henrique. II.
Artoni, Roberto Ferreira. III. Universidade Estadual de Ponta Grossa.
Biologia Evolutiva. IV.T.

CDD: 581



Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva



Associação Ampla entre a Universidade Estadual de Ponta Grossa (Departamento de Biologia Estrutural, Molecular e Genética) e a Universidade Estadual do Centro Oeste (Departamento de Ciências Biológicas).



ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO Nº. 01/2019

Ata referente à Defesa de Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva, uma Associação Ampla entre a Universidade Estadual de Ponta Grossa e a Universidade Estadual do Centro-Oeste, pelo candidato **Weverton Carlos Ferreira Trindade**.

Aos onze dias do mês de fevereiro de dois mil e dezenove, no auditório do Programa, da Universidade Estadual de Ponta Grossa, sob a presidência da Dr. Mateus Henrique Santos em sessão pública, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa de Dissertação do (a) aluno (a) **Weverton Carlos Ferreira Trindade**, do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-área de concentração Biologia Evolutiva, visando o título de Mestre, constituída pelos: Dr. Mateus Henrique Santos, Dr. Victor Pereira Zwiener (UFPR) e Dr^a Rosemeri Secegin Moro (UEPG). Atestada pela colenda Congregação do Colegiado de Curso do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia Evolutiva. Iniciados os trabalhos a presidência deu conhecimento aos membros da Comissão e ao (a) candidato (a) das normas que regem a defesa de dissertação. A seguir o candidato passou a defesa de sua dissertação intitulada: **"Modelagem de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná: Passado, Presente e Futuro"**. Encerrada a defesa, procedeu-se ao julgamento e a Comissão Examinadora considerou o (a) candidato (a) **APROVADO**. A Presidência ressaltou que a obtenção do título de Mestre está condicionada ao disposto da atual aprovação de outorga do Título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração em Biologia Evolutiva, **com validade de sessenta dias**; assim como comprovante de envio de um artigo científico proveniente de seu trabalho de dissertação a revista com Qualis igual ou superior a B1 (Biodiversidade – Capes) **até o prazo máximo de 90 dias após a defesa**; o não depósito da versão definitiva de Dissertação, bem como as cópias em CD (PDF) com todas as correções feitas e atestadas pelo (a) orientador (a) assim como o comprovante de envio do artigo nestes prazos anulará toda possibilidade de outorga definitiva do Título, recebimento de Certidão e outros documentos, bem como a solicitação do Diploma. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Observação (se necessário)

Alteração de Título: sim ☐ não ☒

Novo título: _____

Ponta Grossa, 11 de fevereiro de dois mil e dezenove.

Prof. Dr. Mateus Henrique Santos (UEPG) _____

Prof. Dr. Victor Pereira Zwiener (UFPR) _____

Prof^a Dr^a Rosemeri Secegin Moro (UEPG) _____

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, ao meu orientador, Professor Doutor Mateus Henrique Santos, pela confiança, orientação e incentivo nos estudos sobre modelagem. Agradeço pelos materiais sobre modelagem e sobre o R fornecidos no início do mestrado (quando eu não tinha sequer a ideia do que significava o termo “modelagem de distribuição de espécies” e achei que jamais seria capaz de executar um simples script no R), pela disponibilidade e apoio dado durante a pesquisa e principalmente pela influência em minha formação científica, que vem desde a orientação feita “a distância” durante a graduação.

Ao meu co-orientador, Professor Doutor Roberto Ferreira Artoni, pelas conversas, dicas e incentivo, principalmente durante o estágio e em trabalhos de divulgação científica feitos durante o mestrado. Agradeço por ser um ótimo exemplo de como é possível ser um grande pesquisador e um grande educador ao mesmo tempo.

A todos os professores que passaram pela minha vida e que foram responsáveis pela minha formação profissional e pessoal, principalmente aos professores do Programa de Pós-Graduação (PPG) em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual de Ponta Grossa.

À secretária do PPG em Biologia Evolutiva, Zoli Oliveira, por sempre estar disponível para tirar dúvidas e resolver questões burocráticas.

A todos os meus colegas de turma (Jorge, Sebastião, Camila, Daiane, Helyemari e Kathleen (*in memoriam*)) pela parceria para estudar para as provas e para preparar (os infinitos) seminários. Agradeço em especial ao Jorge Iarmul, meu grande amigo desde o primeiro ano de graduação e que sempre esteve a disposição para compartilhar seu vasto conhecimento sobre plantas.

Aos meus amigos de infância, em especial ao Cezar Andrade, Fernando Lorandi e Maurício Richter pela companhia nos momentos de lazer (principalmente churrascos e campeonatos de FIFA) que muitas vezes ajudaram a aliviar a tensão da pós-graduação. Agradeço em especial ao Fernando Lorandi, que “ressuscitou” meu *notebook* quando ele resolveu pifar na etapa final das análises.

A todos os membros do grupo “QGISBrasil” no *Facebook*. Foram inúmeras as vezes que recorri a este grupo para tirar alguma dúvida sobre o QGIS e muitas vezes acabei aprendendo coisas novas ajudando outros membros.

À CAPES pelo apoio financeiro.

À minha família: à minha mãe, Alice, que mesmo não tendo a oportunidade de estudar é uma fonte inesgotável de sabedoria, que mesmo tendo que criar dois filhos sozinha conseguiu dar todo o suporte para que conseguíssemos estudar; ao meu irmão, Welligton, que desde criança foi a pessoa que mais me incentivou a estudar; e aos meus tios Lincoln e Denise, que sempre deram apoio nos momentos mais difíceis da minha vida e que são um dos maiores exemplos de bondade e generosidade que eu tenho. Mesmo eu não sendo o tipo de pessoa que diz isso com frequência, saibam que amo todos vocês.

Por fim, mas não menos importante, à minha namorada, Jacqueline. Agradeço pelas inúmeras revisões dos textos que eu enviava (inclusive revisou esse texto de agradecimento – se houver algum erro de digitação aqui a culpa é dela), por ouvir minhas divagações sobre minha pesquisa (mesmo eu sabendo que frequentemente minhas divagações eram tão específicas que você não entendia muita coisa), pelo apoio, paciência e compreensão, principalmente quando precisava me desligar um pouco para focar na pesquisa. Assim como sempre pude contar com você durante o meu mestrado, saiba que sempre poderá contar comigo no seu mestrado, seja para revisar seus textos ou para ouvir suas divagações altamente específicas sobre sua pesquisa e fingir que estou entendendo alguma coisa. Como diria Carl Sagan, diante da vastidão do tempo e da imensidão do universo, é um imenso prazer para mim dividir um planeta e uma mesma época com você.

Por seu alcance global tanto no que diz respeito ao espaço, quanto no que diz respeito ao tempo, a biogeografia é a disciplina última da Biologia – no mesmo sentido em que a astronomia é a disciplina última da Física. Quando o mapeamento das espécies ao redor do mundo se soma ao estudo de como elas chegaram aos locais em que estão, a biogeografia atinge uma nobreza grandiosa.

(Edward Osborne Wilson)

RESUMO

Embora o desmatamento seja atualmente a maior ameaça aos ecossistemas terrestres, as alterações climáticas podem ter um efeito igual ou até maior na extinção de espécies. O mosaico de vegetação encontrado no Estado do Paraná (Sul do Brasil) formado por florestas, campos e savanas foi resultado de flutuações climáticas ocorridas durante o Quaternário, o que torna o Paraná um interessante campo de estudos sobre a dinâmica de distribuição da vegetação em relação ao clima, podendo fornecer valiosas informações sobre a resposta de ecossistemas terrestres às alterações climáticas futuras. Modelos de Distribuição de Espécies têm sido amplamente utilizados para gerar este tipo de informação. Neste trabalho, utilizamos o Maxent para construir modelos de distribuição das formações vegetais do Paraná em cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (LGM), Holoceno Médio (MID), presente e projeções otimista e pessimista para 2070. Os resultados foram divididos em três seções. Na primeira seção de resultados, apresentamos tutoriais criados para agilizar o pré-processamento de variáveis ambientais utilizando ferramentas *open source*, como o R e o QGIS. Na segunda seção avaliamos as alterações na vegetação entre um cenário temporal e outro. Os modelos do passado mostram um domínio de vegetação campestre durante o LGM, com expansão de florestas durante o MID, o que é consistente com dados paleopalinológicos. A projeção otimista para 2070 mostra uma expansão de florestas, sobretudo sobre Estepe e Savana. Na projeção pessimista para 2070 quase todo o Estado é formado por áreas mais adequadas apenas para um tipo de vegetação: Floresta Estacional Semidecidual. Na terceira seção, avaliamos a eficiência de áreas de proteção (PAs) na preservação de áreas climaticamente estáveis (CSAs), além de propor áreas prioritárias para conservação considerando áreas climaticamente estáveis, áreas de proteção e remanescentes de vegetação nativa. A perda de CSAs pode chegar a 25% considerando um cenário otimista, diminuindo em 5.2% a eficiência das PAs. Em um cenário pessimista, a perda de CSAs pode chegar a 99%, levando a uma redução de 80% na eficiência de PAs. Algumas áreas identificadas neste trabalho como prioritárias para conservação coincidem com áreas prioritárias definidas por outros trabalhos e com áreas que necessitam de restauração de acordo com o Novo Código Florestal Brasileiro. O planejamento de novas PAs deve considerar uma variedade de critérios biológicos, incluindo a identificação de CSAs que garantem a funcionalidade destas áreas de conservação a longo prazo. As modificações na paisagem causadas pelas alterações climáticas podem causar impactos ecológicos e econômicos irreversíveis tanto a curto prazo, pela perda de espécies, quanto a longo prazo, pela perda de áreas que tem potencial de servirem de refúgios em um cenário de alterações climáticas, o que reforça a necessidade de políticas de redução de gases que contribuem para o aquecimento global.

Palavras-chave: Biogeografia. Vegetação do Paraná. Paleoambiental. Maxent. Alterações climáticas.

ABSTRACT

Deforestation is currently the greatest threat to terrestrial ecosystems, but climate changes can have equal or even greater effect on species extinction. The mosaic vegetation that cover Paraná State (Southern Brazil) comprising forests, grasslands, and savannas was result of past climate fluctuations during the Quaternary. It makes Paraná an interesting field of study about the dynamic of vegetation distribution in response to climate, being able to provide valuable data about the response of terrestrial ecosystems to future climate changes. Species Distribution Modeling have been widely used to generate this kind of information. Here, we used Maxent to generate distribution models of the vegetation types of Paraná in five temporal scenarios: Last Glacial Maximum (LGM), Mid Holocene (MID), current time, and optimistic and pessimistic projections for 2070. We divided the results into three sections. In the first section of the results, we present tutorials designed to pre-process environmental variables in a fast way using open source tools, as R and QGIS. In the second section, we evaluated changes in vegetation between temporal scenarios. Models of past show a domain of subtropical grasslands during LGM, with forest expansion during the MID, which is consistent with paleopalynological data. Optimistic future projection shows a forest expansion, mainly over Steppe and Savanna. In the pessimistic future projection, almost the entire Paraná is covered with suitable areas for only a vegetation type: Semideciduous Seasonal Forest. In the third section, we evaluated the efficiency of protected areas in the protection of climatically stable areas, and we proposed priority areas considering climatically stable areas, protected areas and native vegetation remnants. CSAs loss can reach 25% in an optimistic climate changes scenario and thus would decrease by 5.2% the PA efficiency. In a pessimistic scenario, CSA loss can reach 99% and thus would decrease by 80% the PA efficiency. Some conservation priority areas identified here overlap with priority areas identified in other researches and with areas in need of restoration according to the new Brazil's Forest Code. Planning for new PAs should consider a variety of biological criteria, including the identification of CSAs that could ensure the long-term functionality of these areas. Landscape modifications caused by climate changes can induce irreversible ecological and economic impacts both in the short-term, due to species loss, and in the long-term, due to loss of areas that have the potential to act as refuges in a climate change scenario, reinforcing the need for policies to reduce gases that contribute to global warming.

Keywords: Biogeography. Vegetation of Paraná. Paleoenvironmental. Maxent. Climate Changes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Formações Vegetais do Estado do Paraná definidas por Maack (1948).....	18
Figura 2.2.1. Perfil esquemáticos das formações vegetais encontradas no Estado do Paraná. 23	
Figura 2.3.1. Tipos de Clima do Estado do Paraná segundo a classificação de Koppen.	24
Figura 4.2.1. PCA das variáveis bioclimáticas relacionadas a temperatura (vermelho) e precipitação (azul) no Estado do Paraná.	34
Figura 4.3.1. Diferença de média de temperatura (Bio01) e precipitação anual (Bio12) entre os modelos de circulação global disponíveis e o tempo atual no Estado do Paraná.....	35
Figura 5.1.1. Conversion of a vector layer (Brazilian soil type – Categorical variable) to a raster layer.....	44
Figura 5.1.2. Principal Component Analysis (PCA) from 19 environmental variables run in R.....	46
Figura 5.1.3. Soil type histogram from entire raster made using R script from our tutorial. ...	47
Figura 5.1.4. Soil type histogram from occurrence points made using R script from our tutorial.....	48
Figura 5.1.5. Soil type histogram from Maxent background sample made using R script from our tutorial.....	48
Figura 5.2.1. Formações Vegetais do Estado do Paraná definidas originalmente por Maack (1948) e pontos de ocorrência utilizados na construção dos modelos de distribuição no Maxent 3.4.1.	57
Figura 5.2.2. Curvas de respostas das formações vegetais às variáveis bioclimáticas utilizadas para construção dos modelos no Maxent.....	62
Figura 5.2.3. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o Último Máximo Glacial (21ka).....	63

Figura 5.2.4. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o Holoceno Médio (6ka).	64
Figura 5.2.5. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o tempo atual.	65
Figura 5.2.6. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para projeção otimista para 2070 (RCP 2.6).	66
Figura 5.2.7. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5).	67
Figura 5.2.8. A: Média das variáveis bioclimáticas utilizadas no modelo relacionadas à temperatura (°C) e precipitação (mm) durante o Último Máximo Glacial (LGM), Holoceno Médio (MID), Atual (Current) e nas projeções para 2070 otimista (2070RCP2.6) e pessimista (2070RCP8.5). B: Percentual de área do Estado do Paraná identificada como coberta por cada Formação Vegetal em cada cena temporal.	68
Figura 5.2.9. Percentual de área identificada como de maior adequabilidade para cada Formação Vegetal e suas alterações (A) do Último Máximo Glacial para o Holoceno Médio, (B) do Holoceno Médio para o tempo atual, (C) do tempo atual para a projeção otimista de 2070 e (D) do tempo atual para a projeção pessimista de 2070.	69
Figura 5.3.1. Formações vegetais do Estado do Paraná definidos por Maack (1948) e pontos de ocorrência utilizados na construção dos modelos de distribuição no Maxent 3.4.1.	86
Figura 5.3.2. Áreas climaticamente Estáveis (CSA) de cada formação vegetal no Estado do Paraná, identificadas (A) do Último Máximo Glacial e Holoceno Médio até o tempo atual, (B) do Último Máximo Glacial e Holoceno Médio até a projeção otimista para 2070 (RCP 2.6), e (C) até a projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5).	91

Figura 5.3.3. Novas áreas de proteção propostas para abranger remanescentes de Mata Atlântica dentro de áreas climaticamente estáveis considerando cenários otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070 e que se encontram fora dos limites administrativos de PAs.	93
Figura A.1. Curvas de respostas das espécies a uma variável ambiental.....	128
Figura A.2. Interface da janela principal do Maxent.....	131
Figura A.3. Modelo de arquivo CSV de entrada dos pontos de ocorrência para uso no Maxent.....	133
Figura A.4. Informações do arquivo raster referente a uma variável ambiental utilizada no Maxent.....	135
Figura A.5. Curvas de respostas das espécies às variáveis ambientais nos modelos construídos utilizando diferentes <i>Features</i>	137
Figura A.6. Valores Beta determinados para diferentes Features e diferentes pontos de ocorrência.....	139
Figura A.7. Configuração padrão dos valores de Multiplicadores Beta.....	140
Figura A.8. Curvas de resposta a uma variável ambiental com diferentes valores de multiplicadores de regularização.....	141
Figura A.9. Curvas de respostas das espécies a uma variável ambiental em modelos de ganho igual a 0.....	143
Figura A.10. Mapas de adequabilidade do Maxent em diferentes formatos de saída.....	144
Figura A.11. Diagrama criado mostrando a maneira com que o Maxent utiliza o <i>background</i> na construção dos modelos de distribuição.....	146
Figura A.12. Efeito do arquivo de viés amostral na construção dos modelos do Maxent.....	149

Figura A.13. Curva ROC gerado pelo Maxent e AUC calculado para os pontos de treino (linha vermelha), pontos de teste (linha azul) e para um modelo gerado com pontos aleatórios (linha preta).....	151
Figura A.14. Taxa de omissão de dados de treino (linha azul escuro), de dados de teste (linha azul claro), prevista (linha preta) e área classificada como adequada (linha vermelha) de acordo com valores de corte no formato de saída Cumulativo (<i>Cumulative output</i>)	152
Figura A.15. Projeções para outro cenário temporal.....	155
Figura A.16. Mapas de saída com análise das projeções.....	156
Figura A.17. <i>Jackknife</i> feito pelo Maxent para análise da importância das variáveis ambientais na construção do modelo de distribuição.....	162
Figura A.18. Curvas de resposta mostrando a relação entre a variável ambiental de altitude (Alt) a probabilidade de presença (<i>Cloglog output</i>) da espécie utilizada na modelagem.....	163
Figura A.19. Gráfico interativo de explicação das predições feitas para o modelo (Specie_explain.bat)	164
Figura A.20. Mapas de adequabilidade gerados pelo Maxent.....	165
Figura A.21. <i>Thresholds</i> calculados pelo Maxent disponíveis no arquivo de saída HTML...	165

LISTA DE TABELAS

Tabela 5.2.1. Média anual de temperatura (Bio 01) e Precipitação Anual (Bio 12) para o Estado do Paraná durante os cinco cenários temporais utilizados na modelagem. GCM's: ip: IPSL-CM5A-LR; gs: GCM GISS-E2-R; gf: GFDL-CM3.	59
Tabela 5.3.1. Estatísticas de validação dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná: <i>Area Under the Roc Function (AUC)</i> , <i>True Skill Statistics (TSS)</i> calculado com base no threshold <i>Maximum training sensitivity plus specificity</i> e <i>Boyce Index</i>	90
Tabela 5.3.2. Área total do Estado do Paraná, Índice de proteção (percentual de área protegida por áreas de proteção ambiental), Índice de CSA (percentual de área do Estado identificada como área climaticamente estável), Índice de proteção de CSA (percentual de área climaticamente estável protegida por áreas de proteção ambiental) e Índice de Eficiência de PA (percentual de área de áreas de proteção ambiental que abrigam áreas climaticamente estáveis).	91
Tabela A.1. Funções utilizadas para criação dos Features de acordo com o número de pontos de ocorrência.	137
Tabela A.2. Valores de Ganho, número de iterações, entropia, entropia inicial e porcentagem de entropia decrescida após as iterações de modelos gerados com vários valores de multiplicadores de regularização.	141

LISTA DE QUADROS

Quadro 2.1.1. Possíveis causas e estimativas de perdas de espécies durante as Cinco Grandes Extinções.	21
Quadro A.1. Passo a passo de como criar um arquivo de viés amostral (bias file) para uso no Maxent.	148
Quadro B.1. Informações sobre as espécies utilizadas na construção dos modelos de distribuição das formações vegetais.....	169

LISTA DE SIGLAS

AUC	Area Under ROC Curve/Function (Área sobre a curva ROC)
CSA	Climatically Stable Areas (Área climaticamente estável)
GCM	General Model Circulation (Modelos de Circulação Geral)
ka	Kilo years ago (mil anos atrás)
LGM	Last Glacial Maximum (Último Máximo Glacial)
MID	Mid Holocene (Holoceno Médio)
MOF	Mixed Ombrophylous Forest (Floresta Ombrófila Mista)
ODF	Ombrophylous Dense Forest (Floresta Ombrófila Densa)
PA	Protected Area (Área de proteção ambiental)
PCA	Principal Component Analysis (Análise de Componentes Principais)
RCP	Representative Concentration Pathway
SAV	Savanna (Cerrado)
SDM	Species Distribution Modelling (Modelagem de Distribuição de Espécies)
SSF	Seasonal Semideciduous Forest (Floresta Estacional Semidecidual)
STE	Steppe (Estepe)
TSS	True Skill Statistics

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	17
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	21
2.1	CRISE DE BIODIVERSIDADE	21
2.2	VEGETAÇÃO DO PARANÁ	22
2.3	CLIMA DO PARANÁ	24
2.4	PALEOCLIMA E PALEOVEGETAÇÃO DO ESTADO DO PARANÁ	26
2.5	MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES	26
2.6	O MAXENT	28
2.7	APLICAÇÕES DO MAXENT	30
3	JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS	32
4	MATERIAL E MÉTODOS	33
4.1	PONTOS DE OCORRÊNCIA	33
4.2	<i>DOWNLOAD</i> DE VARIÁVEIS BIOCLIMÁTICAS E PRÉ-TRATAMENTO DOS DADOS	33
4.3	ESCOLHA DOS MODELOS DE CIRCULAÇÃO GERAL (GCMs)	34
4.4	CONSTRUÇÃO DOS MODELOS NO MAXENT	36
4.5	VALIDAÇÃO DOS MODELOS	36
4.6	CURVAS DE RESPOSTAS DAS FORMAÇÕES VEGETAIS ÀS VARIÁVEIS AMBIENTAIS	37

4.7	ESTIMATIVA DE ÁREAS CLIMATICAMENTE ADEQUADAS PARA ECÓTONOS.....	38
4.8	ALTERAÇÃO DA VEGETAÇÃO AO LONGO DO TEMPO.....	38
4.9	ESTIMATIVA DE ÁREAS CLIMATICAMENTE ESTÁVEIS E EFICIÊNCIA DE ÁREAS DE PROTEÇÃO AMBIENTAL.....	38
4.10	ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA CONSERVAÇÃO	39
5	RESULTADOS.....	40
5.1	PREPROCESSING ENVIRONMENTAL LAYERS FOR SPECIES' DISTRIBUTION MODELING USING OPEN SOURCE TOOLS (QGIS AND R)....	41
5.2	RESPOSTA DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA VEGETAÇÃO NO ESTADO DO PARANÁ (SUL DO BRASIL) ÀS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS DESDE O ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL E PROJEÇÕES PARA O FUTURO	53
5.3	EFICIÊNCIA DE ÁREAS DE PROTEÇÃO AMBIENTAL EM UMA RARA REGIÃO DE CONTATO ENTRE DOIS <i>HOTSPOTS</i> NO SUL DO BRASIL: UMA VISÃO ESPAÇO-TEMPORAL	83
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	104
	REFERÊNCIAS	106
	APÊNDICE A – MAXENT FOR BEGINNERS: AN INTRODUCTION INTO THE SPECIES DISTRIBUTION MODELLING SOFTWARE PACKAGE MAXENT	124
	APÊNDICE B - INFORMAÇÕES SOBRE AS ESPÉCIES UTILIZADAS NA CONSTRUÇÃO DOS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DAS FORMAÇÕES VEGETAIS.	169

1 INTRODUÇÃO

Estamos vivendo uma crise de biodiversidade, onde as atuais taxas de extinções chegam a ser maiores que as taxas estimadas durante as Cinco Grande Extinções (BARNOSKY et al., 2011; CEBALLOS et al., 2015). Segundo o último relatório do *World Wildlife Fund* (WWF, 2018), as populações de vertebrados da região Neotropical sofreram um declínio de 89% entre 1970 e 2014. Em ecossistemas terrestres, o desmatamento é a maior causa de extinções (SALA et al., 2000), mas as alterações climáticas podem ter um impacto igual ou até maior na perda de biodiversidade (SELWOOD; MCGEOCH; MAC NALLY, 2014).

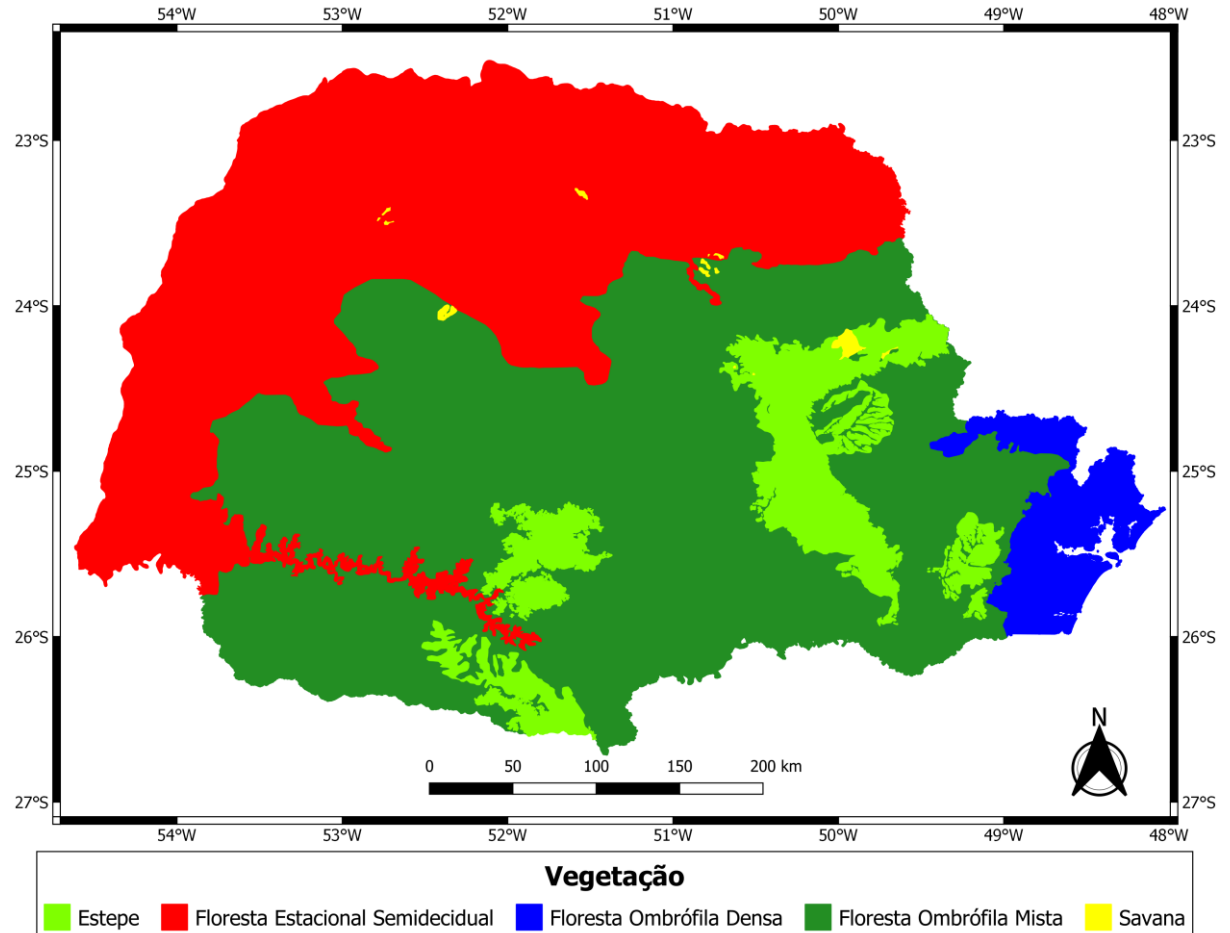
As alterações climáticas também podem causar perda de biodiversidade dentro de *Hotspots* de biodiversidade (MALCOLM et al., 2006), que são regiões biogeográficas que abrigam uma grande quantidade de espécies endêmicas (ao menos 1500 espécies de plantas) e que perderam mais de 70% de sua cobertura original (MYERS et al., 2000). No Brasil foram identificados dois *Hotspots*: a Mata Atlântica e o Cerrado. Ambos podem ser encontrados no Estado do Paraná (Sul do Brasil), onde a maior parte da vegetação pertence ao Bioma Mata Atlântica, mas que também abriga a porção mais austral do Bioma Cerrado.

O Estado do Paraná é coberto por um mosaico de vegetação formado por diferentes florestas entremeadas por formações herbáceas e arbustivas, resultante das flutuações climáticas do Quaternário (BEHLING, 1997, 1998; BEHLING et al., 2004; BEHLING; NEGRELLE, 2001; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHETTER, 1998) e que refletem as diferentes condições edafoclimáticas da região (RODERJAN et al., 2002), possuindo uma grande diversidade e taxa de endemismo (MAIA; GOLDENBERG, 2014; PEREIRA; LABIAK, 2018; RITTER; RIBEIRO; MORO, 2010). Desta forma, o Paraná se encontra em uma posição interessante sob o ponto de vista fitogeográfico, mesclando elementos tropicais e subtropicais em sua flora, com ocorrência de formações vegetais relictuais, o que torna o Estado um vasto campo – ainda pouco explorado - de estudos de biogeografia histórica (KAEHLER et al., 2014).

Durante a década de 1940, Reinhard Maack, geólogo e explorador alemão, viajou por todo o Paraná registrando a geologia, relevo e vegetação do Estado, publicando um dos mais importante registros da vegetação natural do Paraná, descrevendo a vegetação original antes de sua substituição por áreas agrícolas e de pastagens (DA SILVA; PASSOS, 2010). Maack (1948) reconheceu cinco grandes formações vegetais no Paraná (Figura 2.1.1): Floresta Ombrófila

Densa (Floresta Atlântica), Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), Floresta Estacional Semidecidual (Floresta Estacional), Estepe (Campo) e Savana (Cerrado).

Figura 1.1. Formações Vegetais do Estado do Paraná definidas por Maack (1948).



Adaptado de ITCG (2010). Editado em QGIS 3.2.3.

Apesar da importância biológica, essa grande diversidade fitogeográfica vem sendo ameaçada. A Mata Atlântica é um bioma que se encontra muito reduzido e fragmentado, restando apenas cerca de 11.6% de sua cobertura original (RIBEIRO et al., 2009). Entre 2016 e 2017 o Paraná foi o terceiro Estado que mais desmatou áreas de Mata Atlântica, com 1643 hectares desflorestados (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, 2018). Além da fragmentação, a perda de biodiversidade na Mata Atlântica é acentuada pelas alterações climáticas, já que a Mata Atlântica é um dos três *Hotspots* mais vulneráveis aos efeitos do aquecimento global (BELLARD et al., 2014). Segundo o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) a temperatura do planeta pode aumentar até 4.8°C até 2100

(IPCC, 2014), sendo a América do Sul o continente com maiores riscos de extinções causadas pelas mudanças climáticas (URBAN, 2015).

Estes impactos causados pelo desmatamento e pelas alterações climáticas evidenciam a necessidade de planos de conservação, como a criação de novas áreas de proteção ambiental (PAs) e avaliação da efetividade das que já existem. Estes planos de conservação requerem conhecimento sobre a identidade e distribuição de espécies, mas este conhecimento ainda apresenta muitas lacunas (CARDOSO et al., 2011; DINIZ-FILHO et al., 2013; HORTAL et al., 2014).

Uma estratégia que pode amenizar os efeitos destas lacunas no conhecimento sobre a biodiversidade é a Modelagem de Distribuição de Espécies (SDM, sigla em inglês para “Species Distribution Model”). A SDM é um método computacional que permite estimar a distribuição potencial de uma espécie, caracterizando os ambientes com condições ambientais que são adequadas para a espécie e identificando onde e como estes ambientes adequados estão distribuídos no espaço (PEARSON, 2007).

Uma das ferramentas de SDM mais populares é o Maxent, onde o algoritmo seleciona o modelo de distribuição com maior entropia, ou seja, aquele com distribuição mais próxima da uniforme. Além de estimar a distribuição de espécies no presente, o Maxent também é capaz de fazer projeções da distribuição no passado e no futuro (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006), o que ajuda a entender o padrão de distribuição atual de espécies e pressupor como as espécies irão responder às mudanças climáticas futuras (CORDELLIER; PFENNINGER, 2009; FICETOLA et al., 2010; PETERSON; MARTINEZ-MEYER; GONZALEZ-SALAZAR, 2004).

Embora ferramentas de SDM sejam mais comumente utilizadas na análise de distribuição de espécies, elas também podem fornecer valiosas informações sobre ecossistemas e biomas (SOBRAL-SOUZA; LIMA-RIBEIRO; SOLFERINI, 2015). Por exemplo, Sobral-Souza et al. (2018) testaram a eficiência de áreas de proteção ambiental da Mata Atlântica e da Amazônia na proteção de áreas climaticamente estáveis. Wang et al. (2017) reconstruíram a história fitogeográfica da China, concluindo que a distribuição da vegetação chinesa foi fortemente influenciada por atividades humanas. Manish et al. (2016) mostraram que o aquecimento global pode diminuir a vegetação que serve de alimento para iaques (*Bos*

grunniens), afetando populações humanas que vivem nos Himalaias e que têm suas atividades econômicas e socioculturais dependentes deste animal.

Neste estudo, de maneira geral, utilizamos as formações vegetais do Estado do Paraná como modelo para investigar como a distribuição espacial de diferentes tipos de vegetação responde às alterações climáticas. Foram construídos modelos de distribuição das formações vegetais do Paraná em cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (21ka), Holoceno Médio (6ka), presente e projeções otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070. Estes resultados contribuem para um melhor entendimento de como o clima afeta a distribuição de diferentes tipos de vegetação, permitindo fazer um delineamento da história fitogeográfica do Paraná, que pode ser útil na avaliação e elaboração de políticas de conservação.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 CRISE DE BIODIVERSIDADE

Segundo o último relatório do World Wildlife Fund (WWF, 2018), a região Neotropical sofreu uma perda de 89% de populações de vertebrados entre 1970 e 2014. Esta perda pode ser ainda maior se consideramos outros *taxa* menos estudados, como invertebrados, que costumam ser excluídos destas estimativas (HALLMANN et al., 2017; RÉGNIER et al., 2015). Estudos anteriores já mostraram que as taxas de extinções atuais são equivalentes as taxas estimadas durante as Cinco Grandes Extinções (BARNOSKY et al., 2011; CEBALLOS et al., 2015).

As perdas de biodiversidade que ocorreram durante as Cinco Grandes Extinções estão ligadas a eventos naturais (Quadro 2.1.1). Atualmente, o desmatamento, as alterações climáticas, a sobre-exploração, a poluição e a invasão de espécies representam as principais ameaças para a biodiversidade (SALA et al., 2000; WWF, 2018). Todas estas ameaças estão relacionadas a atividade humana, que pode não ser recente. Simulações de computador (ALROY, 2001) e dados paleontológicos (SUROVELL et al., 2016) reforçam a hipótese de que os seres humanos podem estar envolvidos com a extinção da megafauna do Pleistoceno, embora outros fatores como mudanças climáticas possam ter tido um papel maior nestas extinções (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2013; LORENZEN et al., 2011).

Quadro 2.1.1. Possíveis causas e estimativas de perdas de espécies durante as Cinco Grandes Extinções.

Evento de extinção	Perda de espécies	Possíveis causas
Ordoviciano-Siluriano (443 milhões de anos)	86%	Alternância de episódios glaciais e interglaciais; alterações no nível dos Oceanos; alterações químicas na atmosfera e nos oceanos.
Devoniano Superior (359 milhões de anos)	75%	Aquecimento e resfriamento do planeta causado pela diversificação de plantas; anoxia dos Oceanos.
Permiano-Triássico (251 milhões de anos)	96%	Vulcanismo; aquecimento global; alterações químicas na atmosfera e nos oceanos.
Triássico-Jurássico (200 milhões de anos)	80%	Aumento de CO ₂ na atmosfera e calcificação dos oceanos.
Cretáceo-Paleógeno (65 milhões de anos)	76%	Cataclismos causados pelo impacto de um meteoro.

Adaptado de Barnosky et al. (2011).

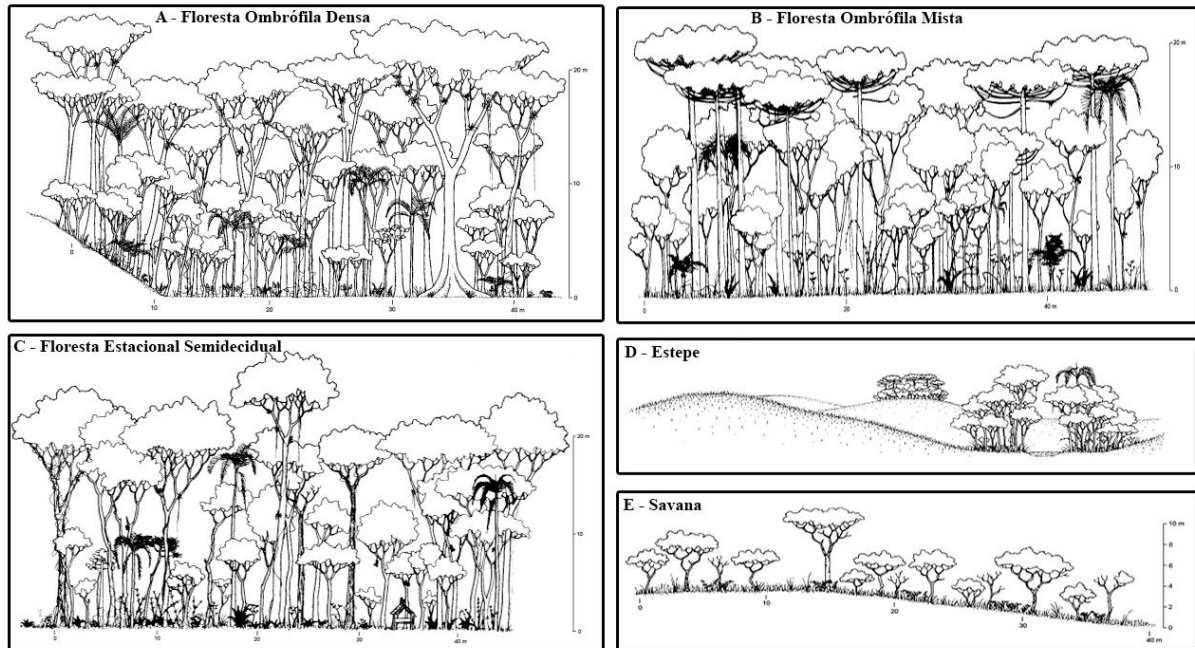
O desmatamento é a principal ameaça a biodiversidade (NEWBOLD et al., 2015), mas as alterações climáticas podem ter um efeito igual ou até maior no declínio de populações (MALCOLM et al., 2006; SELWOOD; MCGEOCH; MAC NALLY, 2014). Segundo o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) a temperatura do planeta pode aumentar até 4.8°C até 2100 (IPCC, 2014), sendo a América do Sul o continente com maiores riscos de extinções causadas pelas mudanças climáticas (URBAN, 2015). Em um cenário pessimista, o desmatamento e as alterações climáticas podem ser responsáveis por uma perda de até 58% da vegetação natural dentro de *Hotspots* de biodiversidade (JANTZ et al., 2015).

Os *Hotspots* de biodiversidade são regiões biogeográficas que abrigam uma grande quantidade de espécies endêmicas (ao menos 1500 espécies de plantas) e que perderam mais de 70% de sua cobertura original (MYERS et al., 2000). No Brasil foram identificados dois *Hotspots*: a Mata Atlântica, que quando foi identificado como *Hotspot* possuía 8 mil espécies endêmicas de plantas e apenas 7.5% de sua cobertura original restante; e o Cerrado, que foi identificado possuindo 4400 espécies endêmicas de plantas e tendo 20% de sua cobertura original restante. Estes dois *Hotspots* podem ser encontrados no Estado do Paraná (Sul do Brasil), onde a maior parte da vegetação é de Mata Atlântica, mas que também abriga a porção mais austral do Cerrado. A próxima seção traz mais detalhes sobre a vegetação do Estado do Paraná.

2.2 VEGETAÇÃO DO PARANÁ

Durante a década de 1940, Reinhard Maack, geólogo e explorador alemão, viajou por todo o Paraná registrando a vegetação do Estado, publicando o mais importante registro da vegetação natural do Paraná, descrevendo a vegetação original antes de sua substituição por áreas agrícolas e de pastagens (DA SILVA; PASSOS, 2010). Maack (1948) reconheceu cinco grandes Formações Vegetais no Paraná (Figura 2.2.1): Floresta Atlântica, Floresta de Araucária, Floresta Estacional, Campo e Cerrado. No Sistema de Classificação Fisionômico-Ecológico adotado pelo IBGE (2012), que também é adotado neste trabalho, a nomenclatura destas formações vegetais é alterada: Floresta Atlântica é chamada de Floresta Ombrófila Densa, Floresta de Araucária é chamada de Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional é chamada de Floresta Estacional Semidecidual, Campo é chamado de Estepe e Cerrado é chamado de Savana.

Figura 2.2.1. Perfil esquemáticos das formações vegetais encontradas no Estado do Paraná.



Fonte: RODERJAN et al. (2002).

A Floresta Ombrófila Densa, localizada na porção leste do Estado, tem sua extensão praticamente toda definida pela Serra do Mar. Influenciada diretamente pelas massas de ar quentes e úmidas do oceano Atlântico, esta vegetação é caracterizada por um estrato arbóreo com dossel alto, com árvores que podem atingir até 40 metros de altura (CAMPOS; SILVEIRA FILHO, 2010a; RODERJAN et al., 2002).

A Floresta Ombrófila Mista encontra-se na região oeste da Serra do Mar, ocupando as porções de planalto do Estado, entre 800 e 1200 m de altitude. Com chuvas bem distribuídas ao longo do ano, apresenta um estrato arbóreo no qual destaca-se a *Araucaria angustifolia* e estratos arbustivos e herbáceos influenciados pelas baixas temperaturas do inverno (CAMPOS; SILVEIRA FILHO, 2010b; RODERJAN et al., 2002).

A Floresta Estacional Semidecidual é encontrada nas regiões norte e oeste do Estado, entre 800 m e 200 m de altitude. A vegetação também possui estrato arbóreo com dossel elevado e caracteriza-se pela perda parcial de suas folhas durante o período de menor incidências de chuvas (CAMPOS; SILVEIRA FILHO, 2010c; RODERJAN et al., 2002).

O Estepe e as Savanas constituem a vegetação mais antiga do Paraná, relictos de um passado mais frio no Quaternário (MAACK, 1948, 2002), preservados graças aos solos pobres, rasos e arenosos (PILLAR; LANGE, 2015) e a isolamentos impostos por barreiras

geomorfológicas, como é o caso da Escarpa Devoniana nos Campos Gerais (MELO; MENEGUZZO, 2001). No Estepe predomina vegetação herbácea graminóide (CAMPOS; SILVEIRA FILHO, 2010d), enquanto os relictos de Savana apresentam também plantas lenhosas arbustivas (CAMPOS; SILVEIRA FILHO, 2010e).

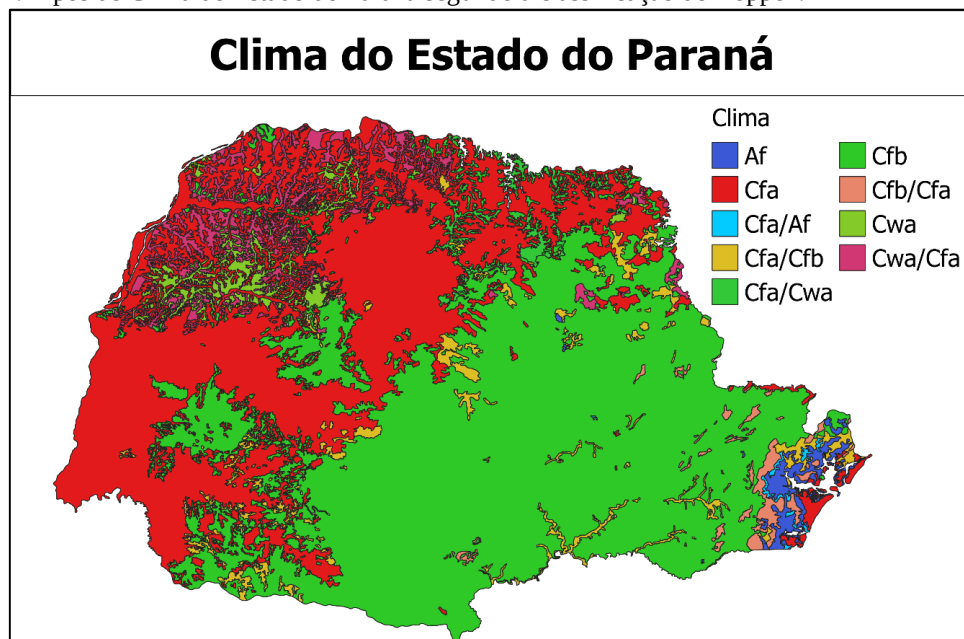
A distribuição destas formações vegetais é influenciada, dentre outros fatores, pelo clima das regiões onde se encontram (ELGUINDI et al., 2014; GALLARDO et al., 2013). Considerações sobre o clima do Estado são discutidas na próxima seção.

2.3 CLIMA DO PARANÁ

O clima do Paraná é influenciado por diversos fatores. Dentre eles, podemos citar a localização do Estado em uma região de transição entre o clima tropical e subtropical brasileiro, o relevo acidentado marcado pela presença da Serra do Mar, Escarpa Devoniana e Serra da Esperança, e a influência de massas de ar oceânicas e continentais (SILVA et al., 2015).

Segundo a classificação climática de Koppen, o Estado do Paraná é abrangido maioritariamente pelo Clima Oceânico Temperado (Cfb) e pelo Clima Subtropical Úmido (Cfa), com pequenas áreas de clima tropical úmido (Af) e Clima temperado úmido com inverno seco e verão quente (Cwa) (Figura 2.3.1).

Figura 2.3.1. Tipos de Clima do Estado do Paraná segundo a classificação de Koppen.



Adaptado de: SIMEPAR (2008). Editado em QGIS 3.2.3

Além da latitude, que determina a ocorrência de um clima subtropical na maior parte do Estado, as massas de ar também têm importante papel nos regimes de temperatura e precipitação. Na região Sul do Brasil quatro correntes de ar tem influência determinante no clima: massa de ar Equatorial Continental (mEc), massa de ar Tropical do Atlântico Sul (mTa), massa de ar Tropical Continental (mTc) e massa de ar Polar Atlântica (mPa) (MONTEIRO, 2001; TORRES; MACHADO, 2008).

A mTa tem influência principalmente sobre o litoral do Estado, diminuindo sua força à medida que avança para dentro do continente (BORSATO; DE SOUZA FILHO, 2010; CRUZ, 2007). Em conjunto com o relevo da Serra do Mar, essa massa de ar quente e úmida é responsável pelos maiores índices pluviométricos do Estado, com ocorrência de chuvas orográficas (FRITZSONS et al., 2011).

Durante o verão, mEc e mTc atuam com maior intensidade (BORSATO; DE SOUZA FILHO, 2008, 2010), provocando maiores temperaturas nas regiões norte, noroeste e oeste do Estado. A mEc, massa de ar quente e úmida que se forma na Região Amazônica, é responsável por grandes quantidades de chuva, principalmente quando ocorre a formação de Sistemas Frontais com massas polares (conhecidas popularmente como “frentes frias”) e Zonas de Convergência do Atlântico Sul (REBOITA et al., 2010).

Durante o inverno, o Estado sofre maior influência da mPa, uma massa de ar originalmente fria e seca, mas que ganha umidade à medida que se desloca sobre o oceano (TORRES; MACHADO, 2008), o que gera a possibilidade de ocorrência de geadas, principalmente em zonas de altas altitudes. As regiões de baixa latitude do Estado apresentam então um clima mais frio e com maior pluviosidade; enquanto regiões de altas latitudes apresentam um clima mais quente, mas com menor pluviosidade devido à ausência de umidade da mEc. Além das massas de ar, a temperatura também pode variar de acordo com a altitude (FRITZSONS; MANTOVANI; AGUIAR, 2008), o que explica as baixas temperaturas na região dos Campos Gerais e dos Campos de Palmas.

Os fatores que determinam o clima de uma região interagem entre si de forma complexa, fazendo com que o clima sofra alterações ao longo do tempo. Uma visão geral do paleoclima da região é abordada na próxima seção.

2.4 PALEOCLIMA E PALEOVEGETAÇÃO DO ESTADO DO PARANÁ

Podemos identificar na história do clima global períodos de glaciações e interglaciações, influenciados principalmente por ciclos solares que fazem com que o clima seja mais úmido e quente ou mais seco e frio (BROCCOLI; MANABE, 1987; IMBRIE et al., 1993; PETIT et al., 1999). A obtenção de informações paleoecológicas e paleoambientais fornecem importantes dados para a conservação de ecossistemas (BEHLING; PILLAR, 2007).

Como a vegetação natural é a melhor forma de expressão do clima de uma região (GALLARDO et al., 2013), são vários os estudos paleopalinológicos que buscam entender como a vegetação no Sul do Brasil respondeu a esta dinâmica do clima (BEHLING, 1997, 1998, 2002; BEHLING et al., 2004; CRUZ et al., 2007; DA SILVA; PASSOS, 2010; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHREITER, 1998; STEVAUX, 2000). De acordo com estes estudos, o Paraná já foi amplamente dominado por vegetação campestre, indicando um clima mais frio e seco que o atual, com florestas refugiadas em locais mais úmidos, como vales de rios. Durante os últimos 10 mil anos, com o aumento da temperatura e da umidade, as florestas passaram a avançar sobre a vegetação campestre em toda região Sul do Brasil, invertendo a situação: agora os campos é que estão refugiados em locais de menor temperatura e com solos mais pobres e rasos, como regiões de alta altitude.

Além de informações sobre o clima, os registros paleobiológicos também fornecem importantes informações sobre a distribuição de espécies no passado. Porém, estes registros costumam ser limitados. Modelos de distribuição de espécies podem complementar essas evidências fósseis, fornecendo previsões quantitativas de alta resolução de distribuições passadas, hipóteses ecológicas estatisticamente testáveis e avaliação estatística de fatores que determinam os limites de distribuição de espécies (SVENNING et al., 2011).

2.5 MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES

O conhecimento sobre a identidade e distribuição de espécies na Terra é ainda muito escasso, com muitas espécies ainda não descritas e catalogadas (CARDOSO et al., 2011; DINIZ-FILHO et al., 2013; HORTAL et al., 2014; WHITTAKER et al., 2005). Uma estratégia que pode amenizar o efeito destas lacunas no estudo da biodiversidade é estimar a distribuição geográfica real ou potencial de uma espécie, caracterizando os ambientes com condições

ambientais que são adequadas para a espécie e identificando onde e como estes ambientes adequados estão distribuídos no espaço (PEARSON, 2007).

As condições ambientais apropriadas para uma espécie podem ser caracterizadas usando uma abordagem mecanicista ou correlativa (KEARNEY, 2006; KEARNEY; WINTLE; PORTER, 2010; PEARSON, 2007). A abordagem mecanicista incorpora mecanismos fisiologicamente limitantes na tolerância das espécies às condições ambientais e requerem uma compreensão detalhada da resposta fisiológica das espécies aos fatores ambientais e, portanto, são difíceis de desenvolver para espécies menos conhecidas. Já a abordagem correlativa visa estimar as condições ambientais apropriadas associando os registros de ocorrência com camadas de variáveis ambientais que podem afetar a existência e fisiologia da espécie.

Como previsto por Bisby (2000), o grande desenvolvimento da tecnologia da informação transformou a Internet em um enorme sistema global de informações sobre biodiversidade. Bancos de dados como GBIF e SpeciesLink armazenam informações sobre os pontos de ocorrência de mais de um milhão de espécies, fornecendo valiosos dados que podem ser usados na caracterização de condições ambientais adequadas de determinada espécie através de uma abordagem correlativa.

A abordagem correlativa de distribuição de espécie tem sido chamada por vários nomes, como “modelagem de distribuição de espécies”, “modelagem de nicho ecológico ou nicho ambiental”, “modelagem de adequação de habitat” e “modelagem de envelope bioclimático” (PEARSON, 2007; RICKLEFS, 2010). Independentemente do nome usado, o processo de modelagem é essencialmente o mesmo e os fundamentos teóricos dos modelos são semelhantes, tendo como base os conceitos de nicho propostos por Grinnell e Hutchinson (GUISAN; THUILLER, 2005).

Grinnell (1917) descreveu o ambiente ocupado pela ave *Toxostoma redivivum*, caracterizando como nicho as condições ambientais que permitiam sua sobrevivência. Hutchinson (1957) definiu nicho como sendo um hipervolume, um espaço multidimensional, dentro do qual existem diversos eixos que representavam as diferentes variáveis ambientais, tanto físicas quanto biológicas, que permitem a sobrevivência de uma dada espécie e limitam sua abundância e distribuição. Hutchinson ainda diferenciou nicho fundamental de nicho realizado. O nicho fundamental engloba todas as condições e recursos que permitem uma determinada espécie existir e reproduzir-se na ausência de outras espécies, enquanto o nicho

realizado refere-se à porção do nicho fundamental onde também se considera a presença de predadores e competidores. Os resultados gerados pelas ferramentas de modelagem se aproximam tanto do conceito de nicho de Grinnell (GUISAN; ARAU, 2006) quanto do conceito de nicho fundamental de Hutchinson (SOBERÓN, 2014).

Mesmo existindo uma mesma fundamentação teórica, baseada nos conceitos de nicho de Grinnell e de Hutchinson, existem vários modelos que utilizam diferentes métodos para estimar as condições ambientais adequadas para uma espécie (PEARSON, 2007). Dentre estes modelos destaca-se o Maxent, um dos pacotes de programas mais populares usados para estimar a distribuição de espécies, sendo citado em mais de 1000 trabalhos publicados desde 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013). Além de gerar mapas de distribuição potencial de espécies no presente, passado e futuro, o Maxent também apresenta as estatísticas de validação do modelo, avalia quais variáveis ambientais são mais importantes para a previsão do modelo e determina limites de adequabilidade (*“thresholds”*) que podem ser usados para criação de um mapa binário que mostra pontos do mapa adequados para a espécie. A próxima seção contém mais detalhes sobre o Maxent.

2.6 O MAXENT

O Maxent é um pacote de programas capaz de caracterizar a probabilidade de distribuição de uma espécie utilizando dados incompletos, procurando encontrar a distribuição mais dispersa ou mais próxima do uniforme (com máxima entropia), levando em conta as restrições impostas pelas informações sobre os pontos de ocorrência da espécie e as variáveis ambientais (ELITH et al., 2006).

A construção dos modelos no Maxent tem como base o conceito de entropia de Shannon (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006), que na Teoria da Informação é uma medida de incerteza. Quanto mais uniforme a distribuição, maior a incerteza sobre a probabilidade de ocorrência dos eventos dentro deste sistema, portanto, maior sua entropia. O Maxent inicia a execução do algoritmo considerando que a probabilidade de distribuição da espécie é uniforme dentro da área de estudo (*background*), ou seja, que a distribuição possui máxima entropia.

O Maxent então contrasta os pontos de ocorrência com os dados das variáveis ambientais utilizando *Features*, que são transformações matemáticas das variáveis ambientais (ELITH et al., 2011). Por padrão, o Maxent 3.5.1 utiliza quatro funções matemáticas para construir os *features*: *linear*, *quadratic*, *product* e *hinge*, além de uma função categórica quando

são utilizadas variáveis ambientais qualitativas. Estes *features* impõem restrições ao modelo (MORALES; FERNÁNDEZ; BACA-GONZÁLEZ, 2017), determinando áreas com maior probabilidade de ocorrência da espécie, diminuindo a entropia. Esta redução da entropia ocasionada pelas restrições impostas pelos *Features* é medida pelo Ganho. Portanto, o ganho pode ser considerado uma medida de quanto o modelo gerado se encaixa nos pontos de ocorrência utilizados como dados de treino. O Maxent inicia assumindo que a distribuição é totalmente uniforme no espaço geográfico. Neste caso, o modelo gerado não é nada verossimilhante aos dados de treino, portanto o ganho é igual a 0. A medida que a distribuição vai se ajustando aos pontos de ocorrência utilizados no treino, o ganho vai aumentando.

No Maxent o ganho é igual ao log da probabilidade média, menos uma constante que faz com que o ganho da distribuição uniforme seja igual a zero. Por exemplo, quando o ganho é igual a 2, isso significa que a verossimilhança do modelo com as amostras de presença é 7.4 ($Exp(2)$) maior do que se fosse comparada com pixels aleatórios do *background* (PHILLIPS, 2017).

Os *Features* criados pelo Maxent não possuem o mesmo peso de contribuição na construção dos modelos. O peso dos *Features* é determinado por λ : quanto maior o valor de λ , maior a contribuição do *Feature* para que o modelo gerado se encaixe nos dados de treino. Para maximizar o aumento de Ganho, o Maxent testa iterativamente vários valores de λ . As iterações são interrompidas quando o aumento do ganho entre uma iteração e outra é menor que o valor definido em *Convergence threshold* (valor padrão é 0.00001) ou quando é atingido o número máximo de iterações definida em *Maximum iterations* (valor padrão é 500).

Desta forma, o cálculo de valor de probabilidade de um pixel de saída no formato *Raw output* é dado por:

$$P(x) = \frac{\exp[(\sum(fx)) - L]}{Z}$$

Onde $P(x)$ é o valor bruto (*raw output*) de probabilidade de um pixel de saída, fx é a contribuição de cada *Feature*, L é uma constante que garante estabilidade numérica (linearPredictorNormalizer) e Z uma constante que garante que a soma de todos os pixels do *background* que foram utilizados como amostra (*background sample*) seja igual à 1.

Na versão 3.4.1 do Maxent o formato de saída padrão é *Cloglog* (PHILLIPS et al., 2017), enquanto em versões anteriores o formato de saída padrão era *Logistic*. A transformação para *Cloglog* está ligada à teoria dos modelos de processos pontuais não homogêneos de Poisson, onde os pontos de ocorrência são considerados como amostras de locais onde a espécie foi reportada, e não como sendo todos os locais onde a espécie ocorre (GUILLERA-ARROITA; LAHOZ-MONFORT; ELITH, 2014; WARTON; SHEPHERD, 2010). No Maxent, a transformação de *Raw* para *Cloglog output* é dada por:

$$Cloglog = 1 - \exp(-\exp(H) \times P(x))$$

Onde H é o valor de entropia e $P(x)$ é o valor de saída de *raw output*. Os valores de contribuição de cada *Feature* e das constantes podem ser encontrados no arquivo de saída LAMBDAS gerado pelo Maxent. Wilson (2009) produziu um tutorial que permite utilizar estes valores para simular o cálculo de *Raw output* e *Logistic output* no Excel, o que facilita a compreensão de como o Maxent funciona. Embora seja considerado um algoritmo complexo, o Maxent tem sido utilizado nas mais diversas áreas da biologia, o que é discutido na próxima seção.

Mais detalhes sobre o funcionamento e resultados gerados pelo Maxent podem ser encontrados no manual criado para o programa (Apêndice A).

2.7 APLICAÇÕES DO MAXENT

Os resultados gerados pelo Maxent possuem as mais diversas aplicações, sendo utilizados na reconstrução da distribuição de espécies no passado (COOPER et al., 2016; ROCES-DÍAZ et al., 2018; SOBRAL-SOUZA; LIMA-RIBEIRO; SOLFERINI, 2015; WANG et al., 2017), análise dos impactos das mudanças climáticas na distribuição de espécies (MANISH et al., 2016; WANG et al., 2014; ZHAO et al., 2018), no delineamento de políticas de conservação (GUO et al., 2016; LI et al., 2016; SOBRAL-SOUZA et al., 2018; ZWIENER et al., 2017a), na identificação de áreas de risco suscetíveis a doenças (BELKHIRIA et al., 2018; DUCHEYNE et al., 2018) e espécies invasoras (BRADLEY; WILCOVE; OPPENHEIMER, 2010; LAMSAL et al., 2018), na descoberta de novas populações de espécies consideradas raras (FOIS et al., 2015; MCCUNE, 2016), na modelagem de registros arqueológicos para estimar áreas adequadas para populações humanas durante o paleolítico (GIAMPOUDAKIS et al.,

2017) e até mesmo na estimativa de distribuição de criptídeos (animais lendários ou mitológicos), como o pé-grande (LOZIER; ANIELLO; HICKERSON, 2009).

Por ser um pacote de programas de uso gratuito e *open source* desde 2017 (PHILLIPS et al., 2017), capaz de construir modelos de distribuição de espécies sem a necessidade de pontos de ausência, sendo utilizado nas mais diversas áreas da Biologia, que permite ajustes nos parâmetros de execução e que possui um grupo de discussão ativo no *Google Groups*, o Maxent foi o *software* escolhido para construção dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná.

3 JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS

Considerando que o Paraná é um vasto campo – ainda pouco explorado - de estudos de Biogeografia Histórica por mesclar elementos tropicais e subtropicais em sua flora, com ocorrência de formações vegetais disjuntas e relictuais, sendo uma área de encontro entre dois *Hotspots*; e que ferramentas de Modelagem de Distribuição de Espécies são capazes de fornecer valiosas informações sobre ecossistemas e biomas; o objetivo geral deste trabalho foi estimar a distribuição das formações vegetais do Estado do Paraná em cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (21ka), Holoceno Médio (6ka), presente e projeções otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070. Os objetivos específicos, referentes aos artigos produzidos, foram:

- Elaborar tutoriais de pré-processamento de dados para uso em Modelagem de Distribuição de Espécies utilizando ferramentas *open source*.
- Construir modelos de distribuição das formações vegetais do Estado do Paraná em cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (21ka), Holoceno Médio (6ka), presente e projeções otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070
- Identificar alterações de vegetação que ocorreram entre um cenário temporal e outro de acordo com os modelos gerados.
- Identificar áreas climaticamente adequadas para ocorrências de ecótonos.
- Identificar áreas climaticamente estáveis.
- Avaliar a eficiência das Unidades de Conservação do Estado do Paraná na proteção de áreas climaticamente estáveis.
- Comparar a eficiência das Unidades de Conservação do Estado do Paraná na proteção de áreas climaticamente estáveis em cenários otimista e pessimista de alterações climáticas.
- Indicar áreas prioritárias para conservação relacionadas a remanescentes de vegetação nativa fora de Unidades de Conservação e que se encontram em áreas climaticamente estáveis.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 PONTOS DE OCORRÊNCIA

As formações vegetais foram baseados no vetor de fitogeografia do Paraná disponibilizado pelo Instituto de Terras, Cartografia e Geologia do Paraná (ITCG, 2010) que tem como referência os trabalhos de Maack (1948).

Para cada formação vegetal foi selecionado um conjunto de espécies com distribuição concentrada no Estado do Paraná, tendo como base informações do *site* Flora do Brasil 2020 (Apêndice B). Os pontos de ocorrência destas espécies foram obtidos dos bancos de dados de biodiversidade GBIF e SpeciesLink. Utilizando o Microsoft Excel e o Google Earth Pro 7.3.2, estes pontos de ocorrência foram checados e validados, havendo remoção de duplicatas e correção de dados errados ou incompletos. Alguns pontos foram eliminados para que nenhum ponto ficasse a menos de 10km de distância de outros pontos, tratamento sugerido por Boria et al. (2014) para diminuir os efeitos da autocorrelação espacial na performance do modelo. No total foram obtidos 433 pontos de ocorrência: 101 pontos de ocorrência de Estepe (39 espécies), 63 pontos de Savana (15 espécies), 89 pontos de Floresta Estacional Semidecidual (10 espécies), 120 de Floresta Ombrófila Mista (12 espécies) e 60 pontos de Floresta Ombrófila Densa (24 espécies).

4.2 DOWNLOAD DE VARIÁVEIS BIOCLIMÁTICAS E PRÉ-TRATAMENTO DOS DADOS

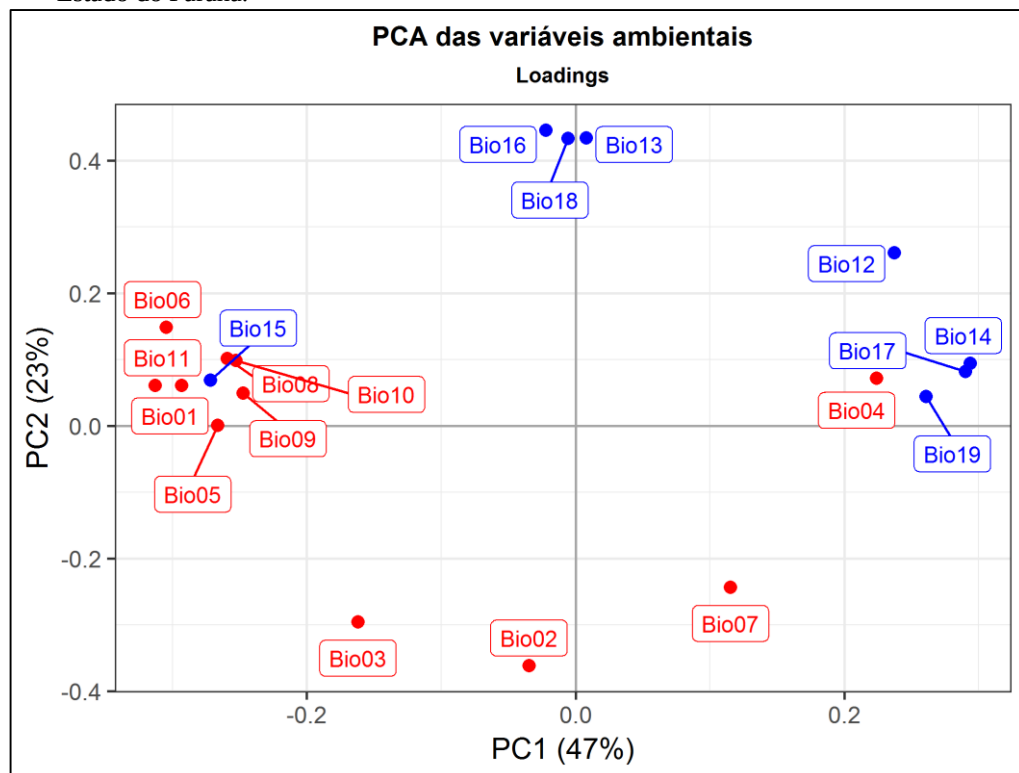
O *download* das variáveis bioclimáticas do tempo atual, do Holoceno Médio e do tempo futuro (2070, RCPs 2.6 e 8.5) foi feito no *site* WorldClim (<http://worldclim.org>), sendo utilizada a versão 2.0 para os tempos atuais e a versão 1.4 para as projeções para o passado e futuro, todas com 30 arco-segundos de resolução (aproximadamente 1km x 1km). Como a unidade de medida das variáveis relacionadas a temperatura da versão 1.4 é “°C x 10”, as variáveis de temperatura da versão 2.0 foram multiplicadas por 10 utilizando a Calculadora Raster do QGIS 3.4.3. As variáveis bioclimáticas do Último Máximo Glacial foram obtidas no *site* CHELSA (<http://chelsa-climate.org>), onde é possível encontrar dados para o Último Máximo Glacial na resolução de 30 arco-segundos.

O pré-tratamento dos dados envolveu: corte dos mapas para a região do Estado do Paraná (-54.76, -26.79 : -47.94, -22.44), padronização do *NoData Value* (-9999) e conversão

dos arquivos de GeoTiff para ASC. Todos estes procedimentos foram feitos utilizando scripts da ferramenta GDAL no OSGeo4W Shell.

As 19 variáveis bioclimáticas foram submetidas a uma Análise de Componentes Principais (Figura 4.2.1), que mostrou que muitas das variáveis têm uma forte correlação. Baseado nisso, o conjunto de variáveis foi reduzido para 6 variáveis que podem ter impacto na distribuição da vegetação no Estado: Bio07 (faixa anual de temperatura), Bio10 (média de temperatura do trimestre mais quente), Bio11(média de temperatura do trimestre mais frio), Bio15 (sazonalidade de precipitação), Bio16 (precipitação do trimestre mais úmido) e Bio17 (Precipitação do trimestre mais seco). As descrições das 19 variáveis bioclimáticas pode ser encontrada em O'Donnell e Ignizio (2012).

Figura 4.2.1. PCA das variáveis bioclimáticas relacionadas a temperatura (vermelho) e precipitação (azul) no Estado do Paraná.



Fonte: O autor.

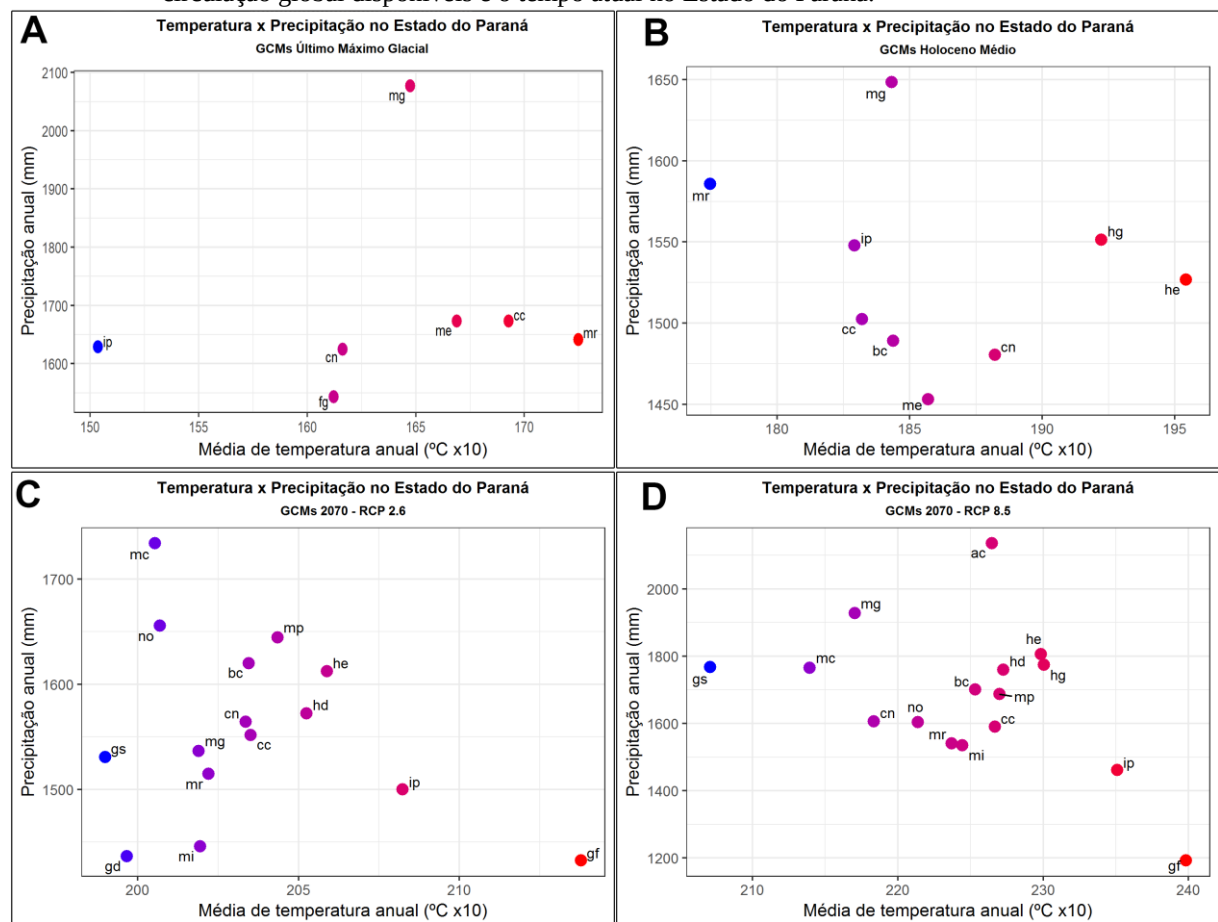
Nota: Plot apenas dos Loadings.

4.3 ESCOLHA DOS MODELOS DE CIRCULAÇÃO GERAL (GCMs)

Para as projeções para o passado e para o futuro, foram escolhidos os Modelos de Circulação Global (GCM, sigla em inglês para *General Circulation Model*) que projetam cenários mais extremos em relação a temperatura e precipitação no Estado (Tabela 5.2.1).

Utilizando a Calculadora Raster do QGIS 3.2.3, foram calculadas as diferenças de média de temperatura anual (Bio01) e de precipitação anual (Bio12) entre o tempo e cada um dos GCMs disponibilizados pelo WorldClim. Utilizando a ferramenta “Estatísticas Zonais” do QGIS 3.2.3, foram extraídas as médias destas diferenças para cada GCM. No R 3.5.1, estas médias foram utilizadas para gerar gráficos de dispersão (Figura 4.3.1), para analisar quais GCMs apresentavam valores mais extremos.

Figura 4.3.1. Diferença de média de temperatura (Bio01) e precipitação anual (Bio12) entre os modelos de circulação global disponíveis e o tempo atual no Estado do Paraná.



Fonte: O autor.

Notas: **A:** Diferença entre presente e Último Máximo Glacial; **B:** Diferença entre presente e Holoceno Médio; **C:** Diferença entre presente e projeção otimista para 2070 (RCP 2.6); **D:** Diferença entre presente e projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5).

O GCM escolhido para o Último Máximo Glacial foi o IPSL-CM5A-LR (ip), que projeta um cenário mais frio e mais seco que o atual para a região, projeção compatível com dados paleopalinológicos na região (BEHLING, 1997; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHETTER, 1998). Foi mantido o mesmo GCM para o Holoceno Médio. Para o futuro, foram definidos dois cenários de projeção: um otimista, com menores variações de temperatura e precipitação, onde foi utilizado o GCM GISS-E2-R (gs) (RCP2.6); e um pessimista, com

maiores variações, utilizando o modelo GFDL-CM3 (gf) para o futuro (RCP8.5). A utilização de uma gama de GCMs são mais oportunas em estudos ecológicos, pois, considerar os cenários mais otimistas e pessimistas pode ser importante em negociações políticas, onde a comparação entre eles pode evidenciar a importância da diminuição de emissão de CO₂ (HARRIS et al., 2013, 2014; PORFIRIO et al., 2014; VARELA; LIMA-RIBEIRO; TERRIBILE, 2015).

4.4 CONSTRUÇÃO DOS MODELOS NO MAXENT

O Maxent 3.4.1 foi o *software* escolhido para construção dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Paraná. O Maxent é capaz de caracterizar a probabilidade de distribuição de uma espécie associando pontos de ocorrência à variáveis ambientais, procurando encontrar a distribuição com maior entropia, ou seja, aquela mais uniforme (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006). Citado em mais de 1000 trabalhos publicados desde 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013), é de uso gratuito e se tornou *open source* em 2017 (PHILLIPS et al., 2017), permitindo ajustes em seus parâmetros de configuração e possuindo um grupo de discussão ativo no Google Groups (<https://groups.google.com/d/forum/MAXENT>).

O algoritmo foi executado com as configurações padrões exceto: a opção *Random seed* selecionada para que a cada réplica fosse utilizado um conjunto diferente de pontos de teste; as opções *Create response curves* e *Write plot data* marcadas para que fossem gerados arquivos DAT, que posteriormente foram exportados para o R 3.5.1 para gerar gráficos de curvas de resposta de maior resolução que os gerados pelo Maxent; o valor de *Maximum iterations* que foi definido para 5000, para que o número de iterações fosse suficiente para testar o maior número possível de valores de lambda (peso dado a contribuição das variáveis ambientais), aumentando o valor de ganho dos modelos; e a opção *Write background predictions* que foi marcada para que fossem criados arquivos CSV com informações sobre os pontos utilizados como *background*, que posteriormente foram utilizados no cálculo da métrica de validação *True Skill Statistic* (TSS).

4.5 VALIDAÇÃO DOS MODELOS

Para validação dos modelos, foram executadas 100 réplicas no Maxent, usando a análise *bootstrap* com 30% dos pontos definidos como pontos de teste e o restante como treino. As métricas utilizadas para validação foram a *Area Under the ROC Function* (AUC) (FIELDING;

BELL, 1997), calculado pelo próximo Maxent, o *True Skill Statistics* (TSS) (ALLOUCHE; TSOAR; KADMON, 2006) e o *Boyce Index* (BOYCE et al., 2002; HIRZEL et al., 2006), calculados no R 3.5.1 utilizando os *outputs* do Maxent.

O AUC cria um gráfico relacionando a fração de pontos de ocorrência encontrados dentro de áreas com valores acima do *threshold* e a quantidade de pixels acima do *threshold*. Quanto maior a área do gráfico abaixo da curva, maior a capacidade preditiva do modelo. Modelos com AUC entre 0.5 e 0.6 são considerados péssimos, entre 0.6 e 0.7 ruins, entre 0.7 e 0.8 regulares, entre 0.8 e 0.9 bons e maiores que 0.9 excelentes.

O TSS calcula valores de sensibilidade (fração de pontos de ocorrência localizados em pixels com valores acima do *threshold* escolhido) e especificidade (fração de pixels do background abaixo do valor de *threshold* escolhido) para indicar a capacidade preditiva do modelo ($TSS = \text{Sensibilidade} + \text{especificidade} - 1$). Valores próximos de +1 refletem a boa capacidade preditiva do modelo e valores próximos de 0 e negativos indicam baixa capacidade.

Enquanto AUC e TSS dividem a área de estudo em duas classes (adequada/não adequada), o método de Boyce divide a área de estudo em várias classes, utilizando estas classes para calcular, para cada classe, a frequência predita (P) e a frequência esperada se o modelo fosse gerado de maneira aleatória (E). Um bom modelo tem classes de alta adequabilidade com $P > E$ e classes de baixa adequabilidade com $P < E$. O índice de Boyce mede a correlação entre a razão P/E e a média de valor de adequabilidade de cada classe. Valores próximos de +1 indicam boa capacidade preditiva do modelo e valores próximos de 0 e negativos indicam baixa capacidade.

4.6 CURVAS DE RESPOSTAS DAS FORMAÇÕES VEGETAIS ÀS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Foram geradas curvas de respostas das formações vegetais à cada variável ambiental de maneira isolada, que mostram como a variação de cada variável afeta a probabilidade de presença da espécie. Os arquivos de saída DAT do Maxent (*_only.dat) foram exportados para o R 3.5.1, onde foram construídos gráficos de melhor resolução que os gerados pelo Maxent.

4.7 ESTIMATIVA DE ÁREAS CLIMATICAMENTE ADEQUADAS PARA ECÓTONOS.

Os mapas de adequabilidade foram transformados em mapas binários de presença/ausência utilizando como *threshold* o valor de *tau* correspondente à saída Cloglog do Maxent (0.632). Este é o valor mínimo determinado para os pixels considerados com condições ótimas para a espécie (PHILLIPS et al., 2017). Definimos como áreas climaticamente adequadas para ocorrência de ecótonos os pixels com valores acima do *threshold* para uma ou mais formações vegetais, ou seja, áreas identificadas como ótimas para mais de um tipo de vegetação. As áreas climaticamente adequadas para ecótonos identificados neste trabalho se aproximam do conceito de ecótono definido pelo Manual Técnico de Vegetação Brasileira (IBGE, 2012), descrito como áreas de tensão entre duas ou mais regiões fitoecológicas ou tipos de vegetação, que é semelhante a uma das primeiras definições dada por Clements (1905). Desta forma, consideramos como áreas climaticamente adequadas para ecótonos não só uma simples transição, mas sim regiões onde há grande probabilidade de coexistência de diferentes tipos de vegetação.

4.8 ALTERAÇÃO DA VEGETAÇÃO AO LONGO DO TEMPO

Para construção dos mapas concatenamos os modelos utilizando o método utilizado por Wang et al. (2017), onde para cada pixel a formação vegetal com maior valor de adequabilidade foi definida como a vegetação encontrada naquela área, com exceção dos pixels caracterizados como ecótonos. Para quantificar as alterações de vegetação, foram calculadas as áreas onde houve persistência de um mesmo tipo de vegetação ou substituição de um tipo por outro. Gráficos mostrando a dinâmica vegetacional ao longo do tempo foram construídos no R 3.5.1.

4.9 ESTIMATIVA DE ÁREAS CLIMATICAMENTE ESTÁVEIS E EFICIÊNCIA DE ÁREAS DE PROTEÇÃO AMBIENTAL

Para transformar os mapas de adequabilidade em mapas binários de presença/ausência nós utilizamos o valor de *threshold* correspondente ao *Maximum training sensitivity plus specificity*: pixels com valores acima deste valor são considerados adequados e abaixo deste valor são inadequados. Este *threshold* gera um mapa mais conservador (menor número de pixels adequados) ao mesmo tempo em que se tem poucos pontos de treino fora de áreas adequadas, sendo capaz de otimizar a discriminação entre pontos de presença e pseudo-ausência (LIU; WHITE; NEWELL, 2013).

Para identificar as CSAs, os mapas dos diferentes cenários temporais foram sobrepostos. Dividimos as CSAs em antigas – com áreas adequadas para um mesmo tipo de vegetação durante o LGM, MID e tempo atual; e recentes – com áreas adequadas para um mesmo tipo de vegetação durante o Holoceno Médio e o tempo atual. Também foram identificadas potenciais CSAs considerando o cenário otimista e pessimista para o futuro.

Para calcular a eficiência das PAs na proteção de CSAs no presente e frente as alterações climáticas projetadas pelos cenários otimista e pessimista para 2070, foi utilizado o *shapefile* das Unidades de Conservação do Brasil disponibilizado pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE - <https://mapas.ibge.gov.br/tematicos/unidades-de-conservacao.html>). Foram calculados os mesmos índices de Sobral-Souza et al. (2018): (i) índice de proteção – porcentagem de vegetação do Estado do Paraná protegida por PAs; (ii) índice de CSA – porcentagem de vegetação do Paraná classificada como CSA; (iii) índice de proteção de CSA – porcentagem de CSAs protegidas por PAs; (iv) índice de eficiência de PAs – a porcentagem de área de PAs que abrigam CSAs.

4.10 ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA CONSERVAÇÃO

Também adaptamos o método de Sobral-Souza et al. (2018). Porém, ao invés de utilizar apenas remanescentes florestais, utilizamos um *shapefile* de remanescentes florestais e não florestais de Mata Atlântica mapeados em 2016 (<http://mapas.sosma.org.br>) para verificar quais potenciais CSAs no futuro que se encontram desprotegidos coincidem com remanescentes de Mata Atlântica. Criamos um *buffer* em torno destes fragmentos com a mesma resolução das variáveis ambientais – 1km, a fim de ligar remanescentes próximos.

Definimos três categorias de prioridade de conservação: Muito alta – remanescentes dentro de CSAs considerando um cenário pessimista de alterações climáticas; Alta – remanescentes dentro de CSAs antigos em um cenário otimista de alterações climáticas; e Média – remanescentes dentro de CSAs recentes em um cenário otimista de alterações climáticas.

5 RESULTADOS

Os resultados estão organizados em três seções correspondentes aos artigos científicos:

5.1. Preprocessing environmental layers for Species' Distribution Modeling using open source tools (QGIS and R).

5.2. Resposta da distribuição espacial da vegetação no Estado do Paraná (Sul do Brasil) às alterações climáticas desde o Último Máximo Glacial e projeções para o futuro.

5.3: Eficiência de áreas de proteção ambiental em uma rara região de contato entre dois *Hotspots* no Sul do Brasil: uma visão espaço-temporal.

5.1 PREPROCESSING ENVIRONMENTAL LAYERS FOR SPECIES' DISTRIBUTION MODELING USING OPEN SOURCE TOOLS (QGIS AND R)

ABSTRACT: The Species' Distribution Modeling (SDM) has been widely used to generate biogeographic information of great value for ecology, evolutionary biology and conservation. The researcher who works with SDM has to face a massive amount of spatial data, as climatic, bioclimatic, topographic and pedological variables. These data must be in the same format, projection, extent and resolution. The preparing and processing of environmental layers spend most of the time of a SDM project. As the search for suitable tools and tutorials can take even more time, we create some tutorials with fast ways to prepare and process spatial data and environmental layers using open source tools (QGIS and R). The tutorials we introduced here allow preprocessing environmental variables in a fast and easy way using free open source tools. These tutorials show how to process several files at once in seconds, leading researchers, especially beginners, to save time and efforts.

KEYWORDS: tutorial, bioclimatic variables, standardization, maxent, environmental layers.

INTRODUCTION

The Species' Distribution Modeling (SDM) associates species occurrence points and environmental variables to estimate the potential distribution of species. The SDM has been widely used to generate biogeographic information of great value for ecology, evolutionary biology and conservation (PEARSON, 2007).

Due to advances in information technology, there is a great amount of biological information and modeling algorithms available on Internet (BISBY, 2000; ELITH et al., 2006; HAMPTON et al., 2013). The researcher who works with SDM has to deal with a massive amount of spatial data (SORANNO; SCHIMEL, 2014), as climatic, bioclimatic, topographic, and pedological variables.

The Maxent software package estimates species' distributions by finding the distribution of maximum entropy (i.e. closest to uniform). It is one of the most popular SDM tool, with over 1000 applications published since 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013). The software became *open source* in 2017 (PHILLIPS et al., 2017) and it has an active discussion group on Google Groups (<https://groups.google.com/d/forum/MAXENT>).

SDM software's, as Maxent, require standardization of the spatial data, and the environmental layers must be in the same format, projection, extent and resolution. The most commonly tools used to prepare data are ARC-GIS (KURIA; NGUMI; NJENGA, 2017; MEDLEY, 2010), Quantum GIS (AMICI et al., 2014; MONTENEGRO et al., 2017), DIVA-GIS (HIJMANS et al, 2001) and R (HIJMANS; ELITH, 2017). Researchers spends too much time processing data when they don't have appropriate tools (VILELA; VILLALOBOS, 2015), what makes the choice of tools an important decision-making that can result in a significant time saving.

As the preparing and processing of environmental layers spend most of the time of a SDM project (HIJMANS; ELITH, 2017), and the search for suitable tools and tutorials can take even more time, we create some tutorials with fast ways to prepare and process spatial data and environmental layers using the open source tools QGIS and R. With the tutorials, the researcher will be able to process several data quickly and simultaneously. This data pre-processing includes conversion of vectors to raster to use as categorical environmental variable, cut of environmental layers to the same geographical extent, format and resolution conversions, correlation analyses to discard environmental variables with high correlation, and the preview frequency histograms from environmental variables using the entire area, occurrence points and background sample extracted by Maxent.

PRE-PROCESSING DATA

The tutorials are available in Portuguese and English versions (<https://doi.org/10.5281/zenodo.2781467>). To demonstrate the performance of the methods presented in tutorials, we selected at first 19 current bioclimatic variables available in World Clim (<http://worldclim.org/version2>) with resolution of 30 arc-sec and a soil vector from Brazil (https://downloads.ibge.gov.br/downloads_geociencias.htm). We used available tools in QGIS and R to pre-process these environmental variables, making the variables useful to use in SDM software's as Maxent or OpenModeller.

To simulate species occurrences, we generated 100 random points inside a polygon that represents a phytogeographic unit from State of Paraná (Southern Brazil), methodology also used by Carnaval & Moritz (2008) in Atlantic Forest. We used these points to make a frequency histogram from pixels where there are occurrence points, using the layer 'Annual Average Temperature' as example.

RESULTS AND DISCUSSION

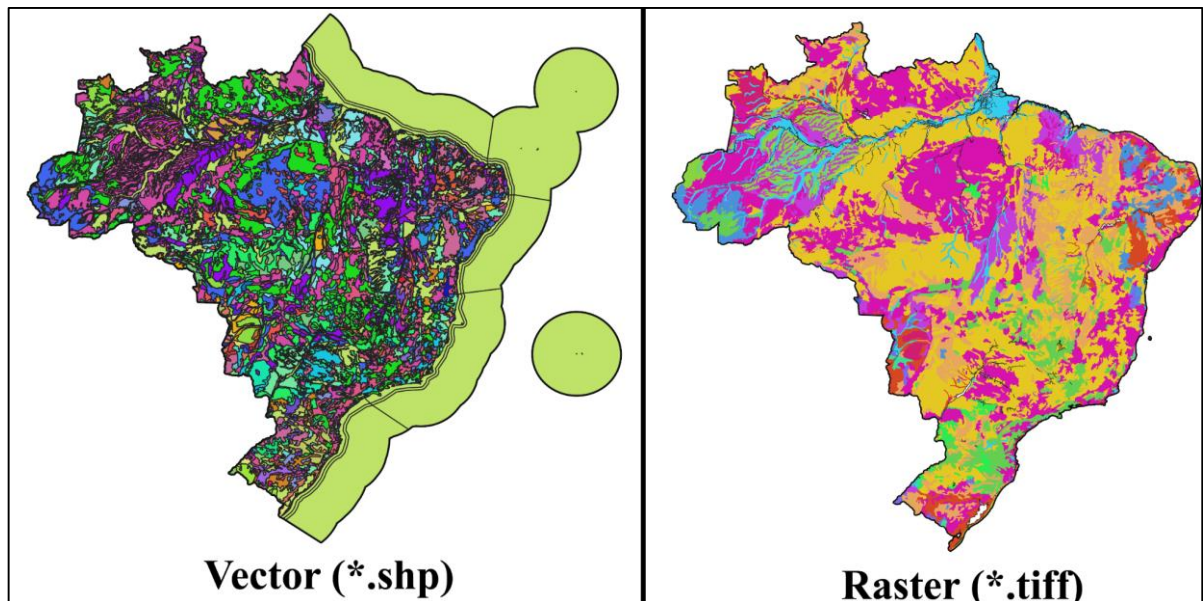
Convert vector to raster (Rasterisation)

SDM applications, as Maxent, works with two sorts of environmental variables: continuous and categorical. In continuous variables, each pixel represents an arbitrary quantitative value, like average temperature or precipitation, whereas in categorical variables each pixel represents a discrete value, which is associated with a given category, like soil or vegetation type (Phillips & Dudík, 2008).

Continuous variables are usually available in raster format, that are computational maps in a matrix representation, format required by the most of SDM software. Categorical variables are usually in vector format, represented by polygons, points and lines. As vector layers are incompatible with SDM software, it is necessary converting vector to raster format.

Although categorical variables, like vegetation and soil type, are commonly used as environmental predictors to build SDM (GOGOL-PROKURAT, 2011; GUO et al., 2017; HEMSING; BRYN, 2012; MONTENEGRO et al., 2017; PAQUIT et al., 2017; YATES et al., 2010), there is no available information about how the conversion was done when the files are available only in vector format. In our tutorial, we introduce a method to convert a vector file to a raster file using QGIS (2.19.9). We also converted the vector layer of Brazilian soil type to a raster layer (Figura 5.1.1), making the categorical variable useful in SDM software.

Figura 5.1.1. Conversion of a vector layer (Brazilian soil type – Categorical variable) to a raster layer.



Fonte: O autor.

Nota: Original vector file (on the left) and result raster file (on the right).

Cut layers by mask

The extent of study area has a high influence in SDM results when the model uses pseudo-absence points instead of absence points (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013; VANDERWAL et al., 2009). The study area extent should make biological sense and have had been available to specie during a relevant time period (BARVE et al., 2011).

SDM software require files with the exactly same geographic extension and resolution (PHILLIPS, 2017). Any error in any decimal place is enough to interrupt the run of model. In our tutorial, we propose a fast way to cut and convert format and resolution of several files. For this, we suggest the use of OSGeo4W Shell, an application based on scripts, associated and installed with QGIS. The advantage of use scripts in OSGeo4W Shell is the capacity of process several files at once quickly, which ensures all environmental layers will be the exactly same extent and resolution, avoiding errors.

The 19 bioclimatic variables downloaded from World Clim that initially covered the whole globe (-180.0, -90.0 : 180.0, 90.0) and the raster from Brazilian soil type (-74.0, -35.8 : -25.7, 7.1) have together 18.1 GB, all with resolution of 30 arc-sec. After cutting using a vector from Parana State (-54.7583, -26.7833 : -47.9416, -22.4416) as mask, the size of the 20 files decreased to 63.5 MB. The process took only few seconds after running the script in OSGEO4W. Since the study area extent is a point often ignored in researches with SDM

(SAUPE et al., 2012), the possibility of cutting several layers quickly enables the test of several different extensions and the choice of the one more suitable to build a distribution model of specie.

Conversion of environmental layers

While OpenModeller supports as predictor variable a wide range of layer raster formats, as GeoTiff (.tif), AAIGrid (.asc), GIF (.gif) and GRID (.grd), Maxent supports only rasters in AAIGrid (.asc) or GRID (.grd) formats.

Since the files from World Clim are now available in GeoTiff format, we converted GeoTiff files to AAIGrid files, format supported by both OpenModeller and Maxent, using a script in OSGeo4W, which also is available in our tutorial. The process of conversion took only few seconds and increased the size of files from 63.5 MB to 118 MB.

Using the same script, you can add a command to decrease the layer resolution. It avoids you need download the files in several resolutions: you can just download the highest-resolution environmental variables and, if necessary, decreasing them. The choice of more suitable resolution depends on the area extent, seeing that the high resolution data processing for a large area can be computationally exhausting (RENNER; WARTON, 2013).

Correlation Analysis

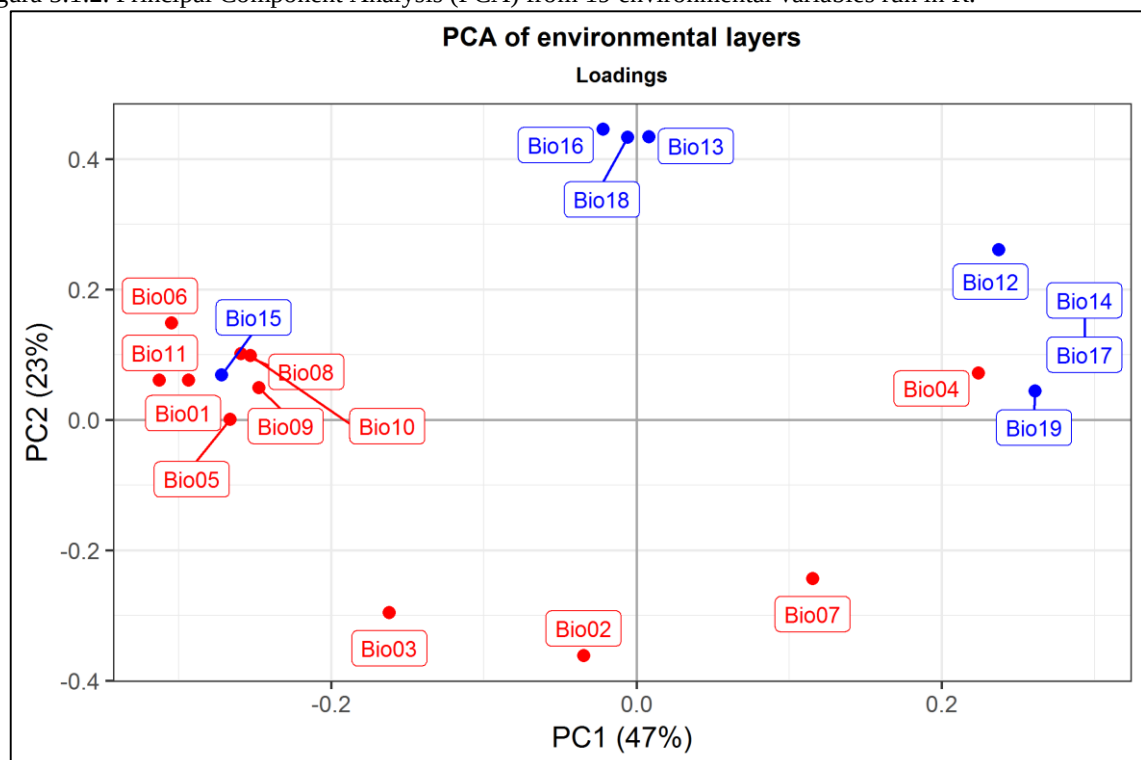
When there is not enough knowledge about the specie ecology, the researcher can put in Maxent all the available variables and letting the algorithm defines which are those more important (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013), because Maxent results show off stable when facing to variables with high correlation (ELITH et al., 2011).

When there is enough knowledge, in addition to select the environmental variables ecologically relevant to specie (AUSTIN, 2002), the researcher should remove the variables with high correlation. Some researches use correlation analysis, as Principal Component Analysis (PCA) or Pearson correlation for this purpose (KUMAR; STOHLGREN, 2009; LOZIER; ANIELLO; HICKERSON, 2009; MINGYANG et al., 2008; YANG et al., 2013; YATES et al., 2010).

Some researchers also use the PCA to create new environmental variables, reducing the set of initial variables to a series of predictor variables that retains the highest proportions of original information (BARVE et al., 2011; CRUZ-CÁRDENAS et al., 2014; KRITICOS; JAROŠIK; OTA, 2014; MOYA; JACOME; YOO, 2017). Since the interpretation of these new variables derived from PCA may be complicated (ZENG; LOW; YEO, 2016), the researcher that choose this methodology must be careful.

In the tutorials, we show how to make correlation analysis of environmental variables in R (3.4.2), using scripts adapted from Vancine (2016). Three correlation analysis are available: Pearson Correlation, PCA and Factor Analysis. The Figure 5.1.2 shows a model of PCA result from 19 bioclimatic variables from World Clim.

Figura 5.1.2. Principal Component Analysis (PCA) from 19 environmental variables run in R.

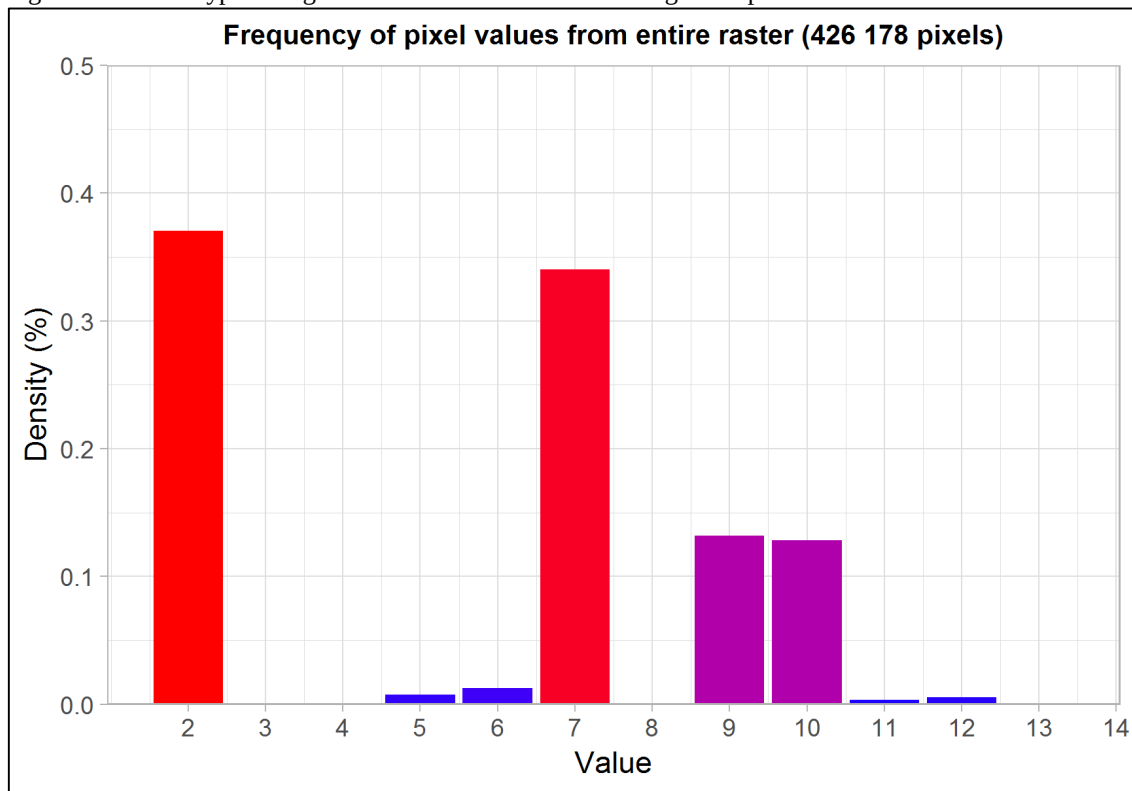


Fonte: O autor.

Frequency histograms from Environmental layers

Since researcher must choose environmental variables that makes sense ecologically to specie, he can analyze the distribution of variable values in study area by frequency histograms. As example, we have made a histogram using the soil type raster previously created and cut, it to know what the most common soil type in study area (Figure 5.1.3).

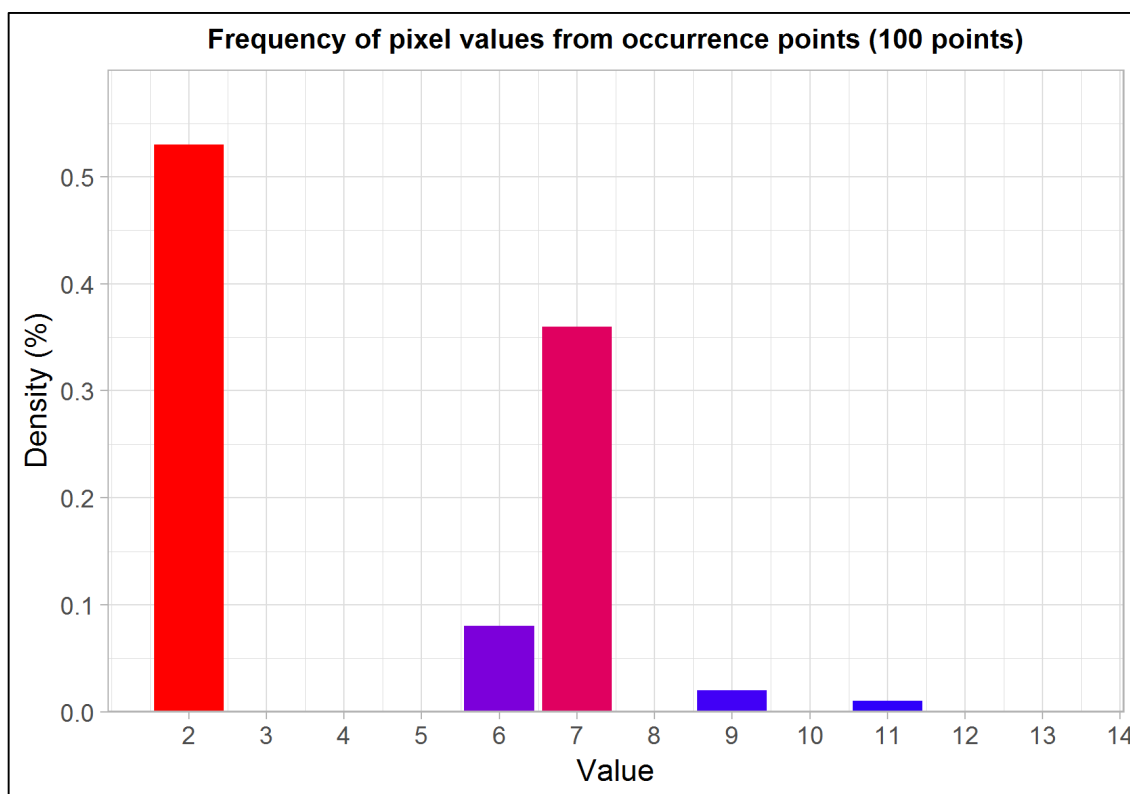
Figura 5.1.3. Soil type histogram from entire raster made using R script from our tutorial.



Fonte: O autor.

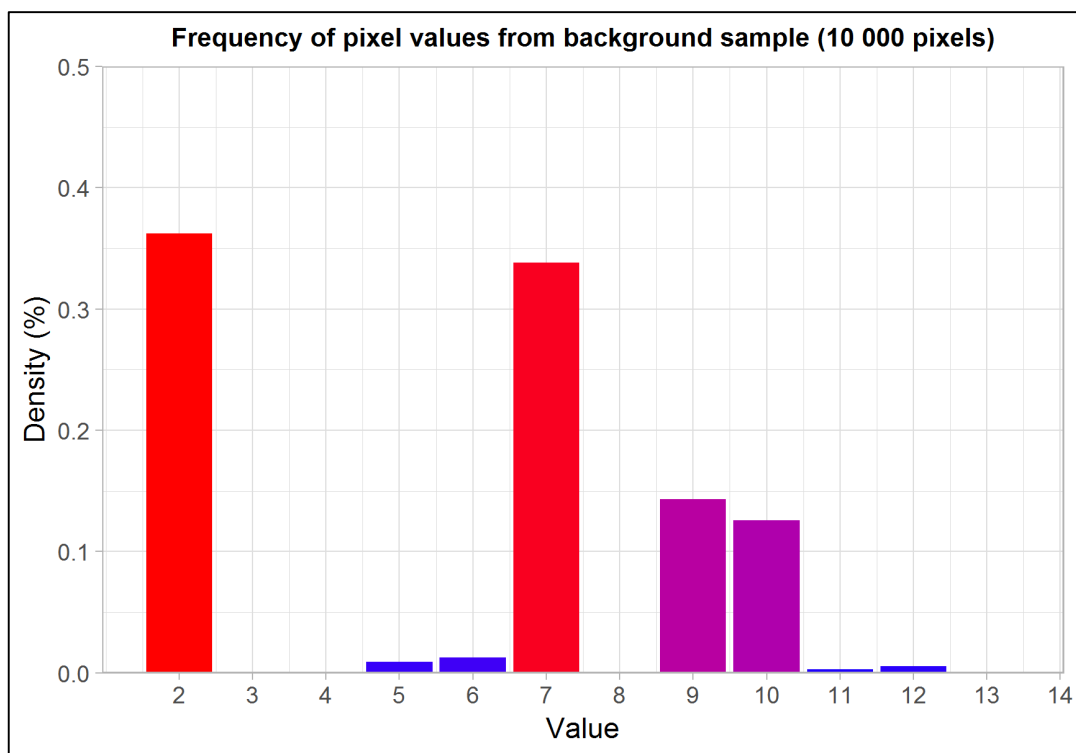
We have also made histograms from the pixels where there are occurrence points (Figure 5.1.4) and from pixels that Maxent extracted as “Background sample” (Figure 5.1.5).

Figura 5.1.4. Soil type histogram from occurrence points made using R script from our tutorial



Fonte: O autor.

Figura 5.1.5. Soil type histogram from Maxent background sample made using R script from our tutorial.



Fonte: O autor.

The most common soil type in the study area is the number 2 (Figure 5.1.3) and the occurrence points are also concentrate in the soil represented by number 2 (Figure 5.1.4).

To build a SDM faster, Maxent extracts a sample of environmental variables and contrasts it against the occurrence points, instead of contrasting against all the points from raster (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013). By default, Maxent extracts 10000 points as background sample, being this default value used in the most of SDM researches (ADHIKARI; BARIK; UPADHAYA, 2012; BRAUNISCH et al., 2013; BUCHANAN et al., 2011; KURIA; NGUMI; NJENGA, 2017; MOYA; JACOME; YOO, 2017; RÖDDER et al., 2010; YANG et al., 2013).

The 10000 points can be enough sample to Maxent build good distribution models (PHILLIPS; DUDÍK, 2008) , mainly when the sample represents a large portion of study area (BARBET-MASSIN et al., 2012). To make sure that the points really are an enough sample, we suggest comparing the histogram from entire raster to the histogram from background sample when the study area has a large extent and high resolution. The histogram from background sample extracted by Maxent (Figure 5.1.5) shows that the points provide a representative sample.

CONCLUSION

Cut, converting, standardizing and analyzing environmental variables are frequent tasks demanded of researcher that work with SDM. The tutorials we introduced here allow preprocessing environmental variables in a fast and easy way using free open source tools to time saving in research. Available both and English and Portuguese language, these tutorials show how processing several files at once in seconds, taking researcher, especially beginners, saving time and efforts.

ACKNOWLEDGMENT

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

REFERENCES

ADHIKARI, D.; BARIK, S. K.; UPADHAYA, K. Habitat distribution modelling for

reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. **Ecological Engineering**, v. 40, p. 37–43, 2012.

AMICI, V. et al. Ecological niche modelling with herbarium data: a framework to improve Natura 2000 habitat monitoring. **Applied Ecology and Environmental Research**, v. 12, n. 3, p. 645–659, 2014.

AUSTIN, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 101–118, 2002.

BARBET-MASSIN, M. et al. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 327–338, 2012.

BARVE, N. et al. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810–1819, 2011.

BISBY, F. A. The quiet revolution: biodiversity informatics and the internet. **Science**, v. 289, n. 5488, p. 2309–2312, 2000.

BRAUNISCH, V. et al. Selecting from correlated climate variables: A major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. **Ecography**, v. 36, n. 9, p. 971–983, 2013.

BUCHANAN, G. M. et al. Identifying the potential wintering sites of the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* using remote sensing. **Ostrich**, v. 82, n. 2, p. 81–85, 2011.

CRUZ-CÁRDENAS, G. et al. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables principales como variables predictoras. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 85, n. 1, p. 189–199, 2014.

ELITH, J. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129–151, 2006.

ELITH, J. et al. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 1, p. 43–57, 2011.

GOGOL-PROKURAT, M. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. **Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America**, v. 21, n. 1, p. 33–47, 2011.

GUO, Y. et al. Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios. **Scientific Reports**, v. 7, n. 7, p. 46221, 2017.

HAMPTON, S. E. et al. Big data and the future of ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 11, n. 3, p. 156–162, 2013.

HEMSING, L. O.; BRYN, A. Three methods for modelling potential natural vegetation (PNV) compared:.. methodological case study from south-central Norway. **Norsk Geografisk**

Tidsskrift, v. 66, n. 1, p. 11–29, 2012.

HIJMANS, R. J. et al. Computer Tools for Spatial Analysis of Plant Genetic Resources Data: DIVA-GIS. **Plant Genetic Resources Newsletter**, n. 127, p. 15–19, 2001.

HIJMANS, R. J.; ELITH, J. **Species distribution modeling with R**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>>. Acesso em: 17 mar. 2018.

KRITICOS, D. J.; JAROŠIK, V.; OTA, N. Extending the suite of BIOCLIM variables : a proposed registry system and case study using principal components analysis. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 9, p. 956–960, 2014.

KUMAR, S.; STOHLGREN, T. J. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. **Journal of Ecology and the Natural Environment**, v. 1, n. 4, p. 94–98, 2009.

KURIA, M. W.; NGUMI, V. W.; NJENGA, P. K. MaxEnt Modeling for Predicting a Suitable Habitat for a Threatened and Endangered Medicinal Plant Species *Strychnos henningsii* in Kenya. **International Journal of Innovative Research and Knowledge**, v. 2, n. 11, p. 61–78, 2017.

LOZIER, J. D.; ANIELLO, P.; HICKERSON, M. J. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: Anything goes with ecological niche modelling. **Journal of Biogeography**, v. 36, n. 9, p. 1623–1627, 2009.

MEDLEY, K. A. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 122–133, 2010.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MINGYANG, L. et al. Modeling potential habitats for alien species *Dreissena polymorpha* in Continental USA. **Acta Ecologica Sinica**, v. 28, n. 9, p. 4253–4258, 2008.

MONTENEGRO, C. et al. Niche modelling of endangered philippine birds using GARP and MAXENT. **Proceedings of the 7th International Conference Confluence 2017 on Cloud Computing, Data Science and Engineering**, p. 547–551, 2017.

MOYA, W.; JACOME, G.; YOO, C. Past, current, and future trends of red spiny lobster based on PCA with MaxEnt model in Galapagos Islands, Ecuador. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 13, p. 4881–4890, 2017.

PAQUIT, J. C. et al. Maxent modeling of the habitat distribution of the critically endangered *Pterocarpus indicus* Willd. forma *indicus* In Mindanao, Philippines. **Journal of Biodiversity & Environmental Sciences**, v. 10, n. 3, p. 2222–3045, 2017.

PEARSON, R. G. Species ' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. **American Museum of Natural History**, v. 1, p. 1–50, 2007.

PHILLIPS, S. J. et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 887–893, 2017.

PHILLIPS, S. J. **A Brief Tutorial on Maxent**. Disponível em: <https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/Maxent_tutorial2017.pdf>. Acesso em: 13 mar. 2018.

PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M. Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, v. 31, n. December 2007, p. 161–175, 2008.

RENNER, I. W.; WARTON, D. I. Equivalence of MAXENT and Poisson Point Process Models for Species Distribution Modeling in Ecology. **Biometrics**, v. 69, n. 1, p. 274–281, 2013.

RÖDDER, D. et al. Fading of the last giants: an assessment of habitat availability of the Sunda gharial *Tomistoma schlegelii* and coverage with protected areas. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 20, n. 6, p. 678–684, 2010.

SAUPE, E. E. et al. Variation in niche and distribution model performance : The need for a priori assessment of key causal factors. **Ecological Modelling**, v. 237–238, p. 11–22, 2012.

SORANNO, P. A.; SCHIMEL, D. S. Macrosystems ecology: big data, big ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 12, n. 1, p. 3–3, 2014.

VANCINE, M. H. **Tutorial de Análises Preliminares e Gráficas no R para Modelos de Nicho Ecológico**. Rio Claro: UNESP, 2016.

VANDERWAL, J. et al. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling : How far should you stray from what you know ? **Ecological Modelling**, v. 220, n. 4, p. 589–594, 2009.

VILELA, B.; VILLALOBOS, F. LetsR: A new R package for data handling and analysis in macroecology. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 10, p. 1229–1234, 2015.

YANG, X. et al. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. **Ecological Engineering**, v. 51, p. 83–87, 2013.

YATES, C. J. et al. Assessing the impacts of climate change and land transformation on *Banksia* in the South West Australian Floristic Region. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 1, p. 187–201, 2010.

ZENG, Y.; LOW, B. W.; YEO, D. C. J. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A case study using invasive crayfish. **Ecological Modelling**, v. 341, p. 5–13, 2016.

5.2 RESPOSTA DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA VEGETAÇÃO NO ESTADO DO PARANÁ (SUL DO BRASIL) ÀS ALTERAÇÕES CLIMÁTICAS DESDE O ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL E PROJEÇÕES PARA O FUTURO

RESPONSE OF SPATIAL VEGETATION DISTRIBUTION IN PARANÁ (SOUTHERN BRAZIL) TO CLIMATE CHANGES: FROM THE LAST GLACIAL MAXIMUM (LGM) TO THE FUTURE

RESUMO: O mosaico de vegetação encontrado no Estado do Paraná (Sul do Brasil) formado por florestas, estepe e savanas foi resultado de flutuações climáticas ocorridas durante o Quaternário, o que torna o Paraná um interessante campo de estudos sobre a dinâmica de distribuição da vegetação em relação ao clima, podendo fornecer valiosas informações sobre a resposta de ecossistemas terrestres às alterações climáticas futuras. Neste trabalho, utilizamos o Maxent para construir modelos de distribuição das formações vegetais do Estado do Paraná em cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (LGM), Holoceno Médio (MID), presente e projeções otimista e pessimista para 2070. Os modelos do passado mostram um domínio de Estepe durante o LGM, com expansão de florestas durante o MID, o que é consistente com dados paleopalinológicos. A projeção otimista para 2070 mostra uma expansão de florestas, sobretudo sobre Estepe e Savana. Na projeção pessimista para 2070 quase todo o Estado é formado por áreas mais adequadas apenas para um tipo de vegetação: Floresta Estacional Semidecidual. Estas modificações na paisagem causadas pelas alterações climáticas podem causar impactos ecológicos e econômicos irreversíveis, o que reforça a necessidade de políticas de redução de gases que contribuem para o aquecimento global. Estes resultados permitiram delinear a história fitogeográfica do Paraná, contribuindo para um melhor entendimento de como o clima afeta a distribuição de diferentes tipos de vegetação.

PALAVRAS-CHAVE: modelagem de distribuição de espécies, maxent, paleodistribuição, aquecimento global.

ABSTRACT: The mosaic vegetation that cover Paraná State (Southern Brazil) comprising forests, grasslands and savannas was result of past climate fluctuations during the Quaternary, making Paraná an interesting field of study about the dynamic of vegetation distribution in response to climate, being able to provide valuable data about the response of terrestrial ecosystems to future climate changes. Here, we used Maxent to build distribution models of the vegetation types of Paraná in five temporal scenarios: Last Glacial Maximum (LGM), Mid Holocene (MID), current time, and optimistic and pessimistic projections for 2070. Models of past show a domain of grasslands during LGM, with forest expansion during the MID, which is consistent with paleopalinological data. Optimistic future projection shows a forest expansion, mainly over Steppe and Savanna. In the pessimistic future projection, almost the entire Paraná is covered with suitable areas for only a vegetation type: Semideciduous Seasonal Forest. Those landscape modifications caused by climate changes can induce irreversible ecological and economic impacts, reinforcing the need for policies to reduce gases that contribute to global warming. These results allowed making a delineation of the phytogeographic history of Paraná, contributing to a better understanding of how the climate affects the distribution of different vegetation types.

KEYWORDS: species distribution modelling, maxent, paleodistribution, global warming.

INTRODUÇÃO

Flutuações climáticas durante o período Quaternário, em especial os ciclos glaciais e interglaciais no Pleistoceno, provocaram grandes alterações na distribuição dos organismos em todo o mundo (BUENO et al., 2017; HEWITT, 2000). Estudos paleopalinológicos sugerem que o mosaico de vegetação encontrado no Sul do Brasil formado por florestas, campos (Estepe) e savanas foi resultado destas oscilações climáticas, com alternância entre períodos quentes/úmidos e frios/secos (BEHLING, 1997, 1998; BEHLING et al., 2004; BEHLING; NEGRELLE, 2001; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHUITTER, 1998).

Estudos sobre a dinâmica de distribuição da vegetação em relação ao clima no passado podem fornecer importantes informações sobre a resposta de ecossistemas terrestres às alterações climáticas futuras (BLOIS et al., 2013; NOLAN et al., 2018). Segundo o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) a temperatura do planeta pode aumentar até 4.8°C até 2100 (IPCC, 2014), sendo a América do Sul o continente com maiores riscos de extinções causadas pelas alterações climáticas (URBAN, 2015) e a Mata Atlântica um dos três *Hotspots* de biodiversidade mais vulneráveis aos efeitos do aquecimento global (BELLARD et al., 2014). Em ecossistemas terrestres, o desmatamento é provavelmente a maior causa de extinções (NEWBOLD et al., 2015; SALA et al., 2000), mas em alguns casos as alterações climáticas podem ter um impacto igual ou até maior na perda de biodiversidade (SELWOOD; MCGEOCH; MAC NALLY, 2014), especialmente dentro de *Hotspots* (MALCOLM et al., 2006).

O conhecimento sobre a identidade e distribuição de espécies ainda apresenta muitas lacunas (CARDOSO et al., 2011; DINIZ-FILHO et al., 2013; HORTAL et al., 2014), o que agrava a perda de biodiversidade. Uma estratégia que pode amenizar os efeitos destas lacunas no conhecimento sobre a biodiversidade e ao mesmo tempo gerar informações sobre a distribuição da vegetação em relação ao clima é a Modelagem de Distribuição de Espécies (SDM). A SDM é um método computacional que permite estimar a distribuição potencial de uma espécie, caracterizando os ambientes com condições ambientais que são adequadas para a espécie e identificando onde e como estes ambientes adequados estão distribuídos no espaço (PEARSON, 2007).

Uma das ferramentas de SDM mais populares é o Maxent. Além de estimar a distribuição de espécies no presente, o Maxent também é capaz de fazer projeções da

distribuição no passado e no futuro (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006), o que ajuda a entender o padrão de distribuição atual de espécies e pressupor como as espécies irão responder às mudanças climáticas futuras (CORDELLIER; PFENNINGER, 2009; FICETOLA et al., 2010; PETERSON; MARTINEZ-MEYER; GONZALEZ-SALAZAR, 2004).

Embora ferramentas de SDM sejam mais comumente utilizadas na análise de distribuição de espécies, elas também podem fornecer valiosas informações sobre ecossistemas e biomas. Sobral-Souza, Lima-Ribeiro e Solferini (2015) identificaram conexões entre a Amazônia e a Mata Atlântica durante o Último Máximo Glacial. Manish et al. (2016) estimaram que a perda de espécies endêmicas causada pelas alterações climáticas pode provocar alterações na estrutura e funcionamento de ecossistemas nos Himalaias. Wang et al. (2017) reconstruíram a história fitogeográfica da China, concluindo que a distribuição da vegetação chinesa foi fortemente influenciada por atividades humanas. Sobral-Souza et al. (2018) testaram a eficiência de áreas de proteção Ambiental da Mata Atlântica e da Amazônia na proteção de áreas climaticamente estáveis.

O Estado do Paraná (Sul do Brasil) ocupa uma posição interessante sob o ponto de vista fitogeográfico, mesclando elementos tropicais e subtropicais em sua flora, com ocorrência de formações vegetais disjuntas e relictuais, o que torna o Estado um vasto campo – ainda pouco explorado - de estudos de Biogeografia Histórica (KAEHLER et al., 2014). O mosaico de vegetação do Paraná é formado por diferentes florestas entremeadas por formações herbáceas e arbustivas, resultante das diferentes condições edafoclimáticas encontradas na região (RODERJAN et al., 2002), havendo uma grande diversidade e taxa de endemismo (MAIA; GOLDENBERG, 2014; PEREIRA; LABIAK, 2018; RITTER; RIBEIRO; MORO, 2010).

O Paraná também se destaca por ser uma região de contato entre dois *Hotspots* de biodiversidade, a Mata Atlântica e a porção mais austral do Cerrado (MYERS et al., 2000), sendo propício para formação de ecótonos (BATISTA; BASTOS, 2014; BIANCHI; BENTO; KERSTEN, 2012; CAXAMBÚ; GERALDINO; SOLVALAGEM, 2015; MORO; GOMES; PEREIRA, 2012). Estas regiões de tensão entre dois ou mais tipos de vegetação possuem grande valor para conservação por abrigarem uma grande diversidade de espécies e por serem laboratórios naturais que ajudam a entender processos evolutivos e ecológicos relacionados a especiação, fluxo gênico e adaptação (KARK, 2012; KARK et al., 2007; SMITH et al., 1997).

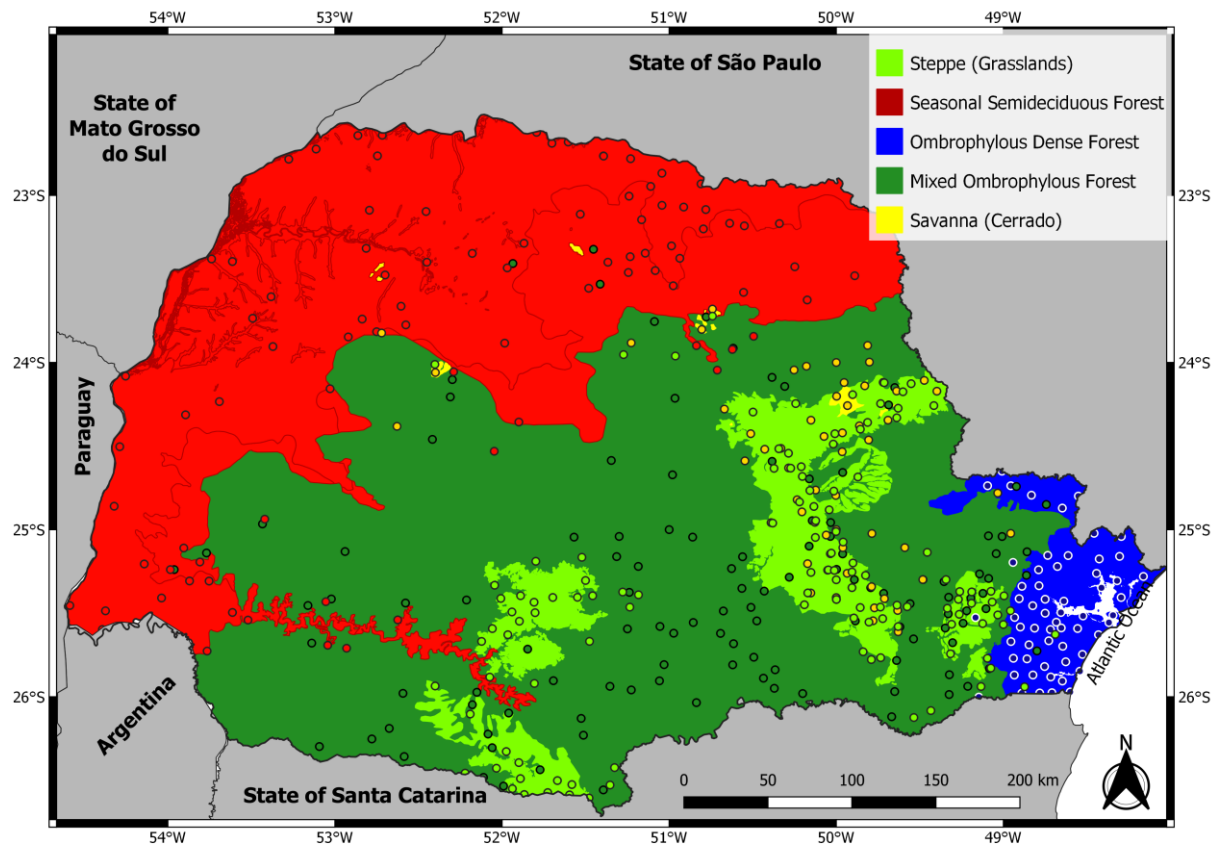
Neste estudo, utilizamos as formações vegetais do Estado do Paraná como modelo para investigar como a distribuição espacial de diferentes tipos de vegetação responde às alterações climáticas. Especificamente, (1) demonstramos a capacidade da SDM no estudo da distribuição espacial de diferentes tipos de vegetação em relação ao clima, (2) reconstruímos a distribuição da vegetação durante o Último Máximo Glacial (LGM – 21ka) e Holoceno Médio (MID – 6ka) e comparamos estes resultados com dados paleopalinológicos disponíveis para o Estado, (3) identificamos áreas climaticamente adequadas para ocorrência de ecótonos, e (4) calculamos as alterações de cada tipo de vegetação desde o LGM até projeções otimista e pessimista para 2070.

MATERIAL E MÉTODOS

Formações vegetais

Para construção dos modelos, consideramos a divisão fitogeográfica estabelecida por Maack (1948), que descreveu a vegetação original do Paraná antes de sua substituição por áreas agrícolas e de pastagens (DA SILVA; PASSOS, 2010), onde reconheceu 5 tipos de formações vegetais (Figura 5.2.1): Floresta Ombrófila Densa (ODF), que cobre a porção leste do Estado e é caracterizada por um estrato arbóreo com dossel elevado, formado por árvores que podem atingir 40 metros de altura; Floresta Ombrófila Mista (MOF), que ocupa as porções planálticas do Estado, caracterizada pela presença de Araucárias, “o pinheiro-do-paraná” (*Araucaria angustifolia*); Floresta Estacional Semidecidual (SSF), localizada nas regiões oeste e norte, que também possui estrato arbóreo com dossel elevado, mas que perde parcialmente suas folhas nos meses mais secos; Estepe (STE), campos que formam a vegetação mais antiga do Estado e que ocupam as regiões de maiores altitudes, formados por espécies rasteiras e arbustivas; e Savana (SAV), porção mais austral do Bioma Cerrado, caracterizado por plantas lenhosas arbóreas e arbustivas.

Figura 5.2.1. Formações Vegetais do Estado do Paraná definidas originalmente por Maack (1948) e pontos de ocorrência utilizados na construção dos modelos de distribuição no Maxent 3.4.1.



Fonte: O autor.

Pontos de ocorrência das formações vegetais

Para representar cada formação vegetal foi selecionado um conjunto de espécies com distribuição concentrada no Estado do Paraná, tendo como base informações do *site* Flora do Brasil 2020 (floradobrasil.jbrj.gov.br/). Foi dada prioridade para espécies endêmicas do Paraná, seguida por espécies com distribuição limitada ao Sul do Brasil e aos Estados de São Paulo e Mato Grosso do Sul, que fazem fronteira com o Estado do Paraná.

Os pontos de ocorrência destas espécies foram obtidos dos bancos de dados de biodiversidade GBIF e SpeciesLink. Estes pontos foram checados e validados, havendo remoção de duplicatas e correção de dados errados ou incompletos. Alguns pontos foram eliminados para que nenhum ponto ficasse a menos de 10km de distância dos outros pontos, tratamento sugerido por Boria et al. (2014) para diminuir os efeitos da autocorrelação espacial na performance do modelo. No total foram obtidos 433 pontos de ocorrência (Figura 5.2.1): 101 pontos de ocorrência de Estepe (39 espécies), 63 pontos de Savana (15 espécies), 89 pontos

de Floresta Estacional Semidecidual (10 espécies), 120 de Floresta Ombrófila Mista (12 espécies) e 60 pontos de Floresta Ombrófila Densa (24 espécies).

Variáveis ambientais e cenários de alterações climáticas

O *download* das variáveis bioclimáticas do tempo atual, do Holoceno Médio e do tempo futuro (2070, RCPs 2.6 e 8.5) foi feito no *site* WorldClim (<http://worldclim.org>), sendo utilizada a versão 2.0 para os tempos atuais e a versão 1.4 para as projeções para o passado e futuro, todas com 30 arco-segundos de resolução (aproximadamente 1km x 1km). Como a unidade de medida das variáveis relacionadas a temperatura da versão 1.4 é “°C x 10”, as variáveis de temperatura da versão 2.0 foram multiplicadas por 10 utilizando a Calculadora Raster do QGIS 3.4.3. As variáveis bioclimáticas do Último Máximo Glacial foram obtidas no *site* CHELSA (<http://chelsa-climate.org>), onde é possível encontrar dados para o Último Máximo Glacial na resolução de 30 arco-segundos.

O conjunto de 19 variáveis bioclimáticas foi reduzido para 6 variáveis que podem ter impacto na distribuição da vegetação no Estado: Bio07 (faixa anual de temperatura), Bio10 (média de temperatura do trimestre mais quente), Bio11 (média de temperatura do trimestre mais frio), Bio15 (sazonalidade de precipitação), Bio16 (precipitação do trimestre mais úmido) e Bio17 (Precipitação do trimestre mais seco).

Para as projeções para o passado e para o futuro, foram escolhidos os Modelos de Circulação Global (GCM, sigla em inglês para *General Circulation Model*) que projetam cenários mais extremos em relação a temperatura e precipitação no Estado (Tabela 5.2.1). O GCM escolhido para o Último Máximo Glacial foi o IPSL-CM5A-LR (ip), que projeta um cenário mais frio e mais seco que o atual para a região, projeção compatível com dados paleopalinológicos do Estado (BEHLING, 1997; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHUITTER, 1998). Foi mantido o mesmo GCM para o Holoceno Médio. Para o futuro, foram definidos dois cenários de projeção: um otimista, com menores variações de temperatura e precipitação, onde foi utilizado o GCM GISS-E2-R (gs) (RCP2.6); e um pessimista, com maiores variações, utilizando o modelo GFDL-CM3 (gf) para o futuro (RCP8.5). A utilização de uma gama de GCMs são mais oportunas em estudos ecológicos, pois, considerar os cenários mais otimistas e pessimistas pode ser importante em negociações políticas, onde a comparação entre eles pode evidenciar a importância da diminuição de emissão de CO₂ (HARRIS et al., 2013, 2014; PORFIRIO et al., 2014; VARELA; LIMA-RIBEIRO; TERRIBILE, 2015).

Tabela 5.2.1. Média anual de temperatura (Bio 01) e Precipitação Anual (Bio 12) para o Estado do Paraná durante os cinco cenários temporais utilizados na modelagem. GCM's: ip: IPSL-CM5A-LR; gs: GCM GISS-E2-R; gf: GFDL-CM3.

Projection (GCM)	Annual Mean Temperature (Bio 01)	Annual Precipitation (Bio 12)	
Current	18.9 °C	1552 mm	
Last Glacial Maximum (ip)	4.8 °C lower than current	47 mm lower than current	
Mid-Holocene (ip)	0.6 °C lower than current	4.2 mm lower than current	
2070 – RCP 2.6 (gs)	1 °C higher than current	21 mm lower than current	
2070 – RCP 8.5 (gf)	5.1 °C higher than current	360 mm lower than current	

Fonte: O autor.

Construção dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná

O Maxent 3.4.1 foi o *software* escolhido para construção dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Paraná. Este algoritmo é capaz de caracterizar a probabilidade de distribuição de uma espécie associando pontos de ocorrência a variáveis ambientais, procurando encontrar a distribuição com maior entropia, ou seja, aquela mais uniforme (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006). Citado em mais de 1000 trabalhos publicados desde 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013), é de uso gratuito e se tornou *open source* em 2017 (PHILLIPS et al., 2017), permitindo ajustes em seus parâmetros de configuração e possuindo um grupo de discussão ativo no Google Groups (<https://groups.google.com/d/forum/MAXENT>).

Para validação dos modelos, foram executadas 100 réplicas no Maxent, usando a análise *bootstrap* com 30% dos pontos definidos como pontos de teste e o restante como treino. As métricas utilizadas para validação foram a *Area Under the ROC Function* (AUC) (FIELDING; BELL, 1997), calculado pelo próprio Maxent, o *True Skill Statistics* (TSS) (ALLOUCHE; TSOAR; KADMON, 2006) correspondente ao *threshold Maximum training sensitivity plus specificity* e o *Boyce Index* (BOYCE et al., 2002), calculados no R 3.5.1 utilizando os *outputs* do Maxent.

Curvas de respostas das formações vegetais às variáveis ambientais

Foram geradas curvas de respostas das formações vegetais à cada variável ambiental de maneira isolada, que mostram como a variação de cada variável afeta a probabilidade de presença da espécie. Os arquivos de saída DAT do Maxent (*_only.dat) foram exportados para o R 3.5.1, onde foram construídos gráficos de melhor resolução que os gerados pelo Maxent.

Estimativa de áreas climaticamente adequadas para ecótonos.

Os mapas de adequabilidade foram transformados em mapas binários de presença/ausência utilizando como *threshold* o valor de *tau* correspondente à saída Cloglog do Maxent (0.632). Este é o valor mínimo determinado para os pixels considerados com condições ótimas para a espécie (PHILLIPS et al., 2017). Definimos como áreas climaticamente adequadas para ocorrência de ecótonos os pixels com valores acima do *threshold* para uma ou mais formações vegetais, ou seja, áreas identificadas como ótimas para mais de um tipo de vegetação. As áreas climaticamente adequadas para ecótonos identificados neste trabalho se aproximam do conceito de ecótono definido pelo Manual Técnico de Vegetação Brasileira (IBGE, 2012), descrito como áreas de tensão entre duas ou mais regiões fitoecológicas ou tipos de vegetação, que é semelhante a uma das primeiras definições dada por Clements (1905). Desta forma, consideramos como áreas climaticamente adequadas para ecótonos não só uma simples transição, mas sim regiões onde há grande probabilidade de coexistência de diferentes tipos de vegetação.

Alteração da vegetação ao longo do tempo

Para construção dos mapas concatenamos os modelos utilizando o método utilizado por Wang et al. (2017), onde para cada pixel a formação vegetal com maior valor de adequabilidade foi definida como a vegetação encontrada naquela área, com exceção dos pixels caracterizados como ecótonos. Para quantificar as alterações de vegetação, foram calculadas as áreas onde houve persistência de um mesmo tipo de vegetação ou substituição de um tipo por outro. Gráficos mostrando a dinâmica vegetacional ao longo do tempo foram construídos no R 3.5.1.

Dados paleoambientais

Dados paleoambientais publicados em outros trabalhos foram utilizados para avaliar a performance dos modelos construídos para o passado. No total foram utilizados 7 registros

paleoambientais do Último Máximo Glacial (≈ 21 ka) e 12 registros do Holoceno Médio (≈ 6 ka).

RESULTADOS

As estatísticas de validação (Tabela 5.2.1) sugerem boa performance de todos os modelos. As formações vegetais com distribuição mais restrita (Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Densa) obtiveram melhor performance de acordo com as métricas quando comparadas com as formações vegetais com distribuição mais ampla (Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual).

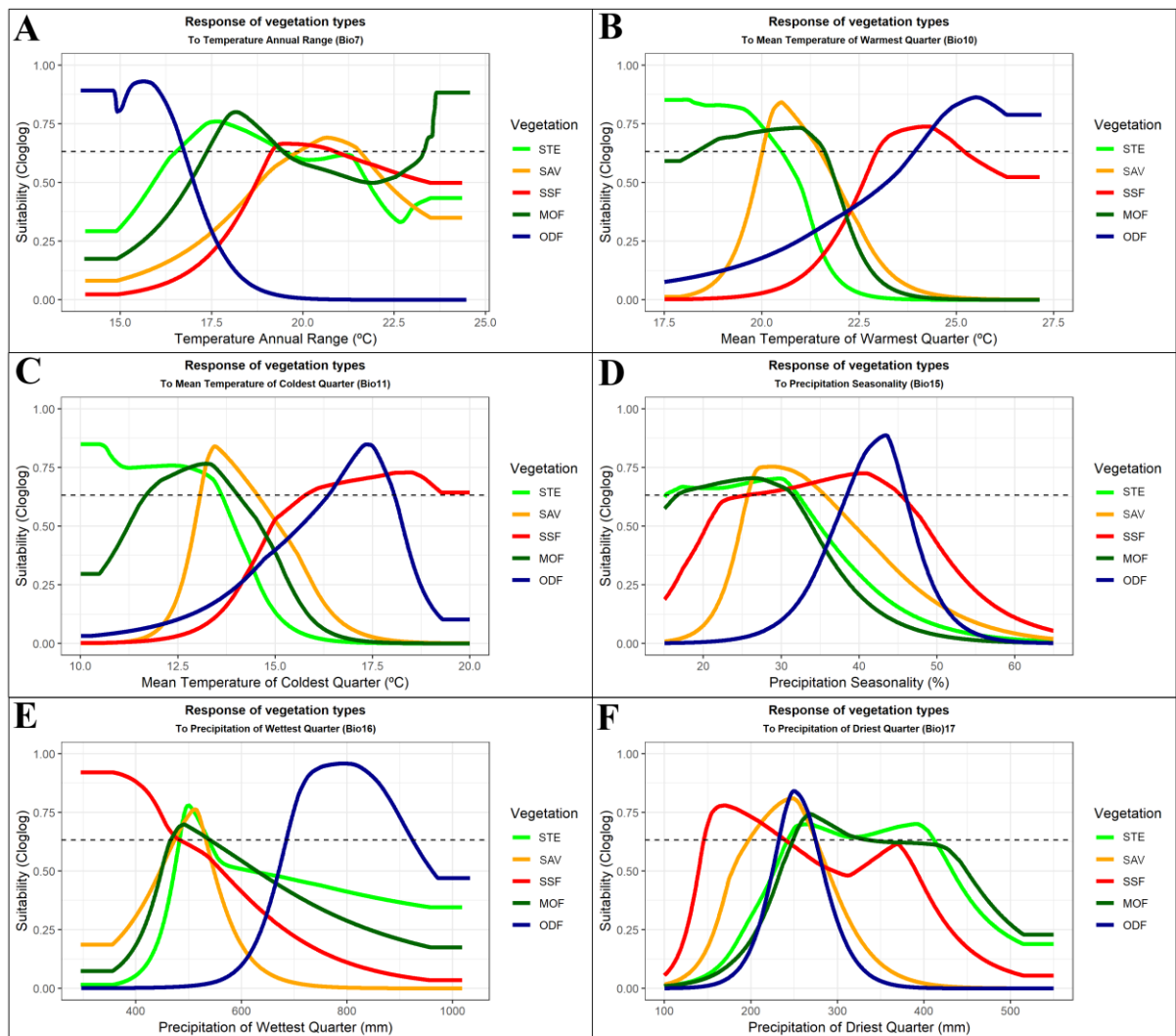
Tabela 5.3.1. Estatísticas de validação dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná: *Area Under the Roc Function* (AUC), *True Skill Statistics* (TSS) calculado com base no threshold *Maximum training sensitivity plus specificity* e *Boyce Index*.

<i>Vegetation</i>	<i>AUC Train</i>	<i>AUC Test</i>	<i>TSS</i>	<i>Boyce Index</i>
<i>Steppe (SG)</i>	0.92	0.91	0.76	0.79
<i>Savanna (SAV)</i>	0.93	0.92	0.75	0.81
<i>Mixed Ombrophylous Forest (MOF)</i>	0.87	0.84	0.61	0.76
<i>Semideciduous Seasonal Forest (SSF)</i>	0.85	0.80	0.57	0.72
<i>Ombrophylous Dense Forest (ODF)</i>	0.98	0.97	0.90	0.75

Fonte: O autor.

As curvas de resposta (Figura 5.2.2) mostram como a variação de cada variável ambiental afeta a probabilidade de presença de cada formação vegetal. A linha tracejada marca o valor de tau, que na saída Cloglog é igual a 0.632, valor mínimo dado para pixels considerados com condições ótimas para cada formação vegetal. Em relação às variáveis de temperatura (temperatura do trimestre mais quente (Bio10) e mais frio (Bio11)), Estepe obteve maior valor de adequabilidade nos locais mais frios, seguido por Savana e Floresta Ombrófila Mista em locais de temperatura mais amenas, e Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual em regiões mais quentes. Quanto à precipitação (precipitação do trimestre mais úmido (Bio16) e mais seco (Bio17)), Floresta Estacional Semidecidual teve maior valor de adequabilidade em locais de menor pluviosidade, seguido por Savana, Floresta Ombrófila Mista e Estepe em locais de pluviosidade intermediária, e Floresta Ombrófila Densa em locais de maior precipitação.

Figura 5.2.2. Curvas de respostas das formações vegetais às variáveis bioclimáticas utilizadas para construção dos modelos no Maxent.

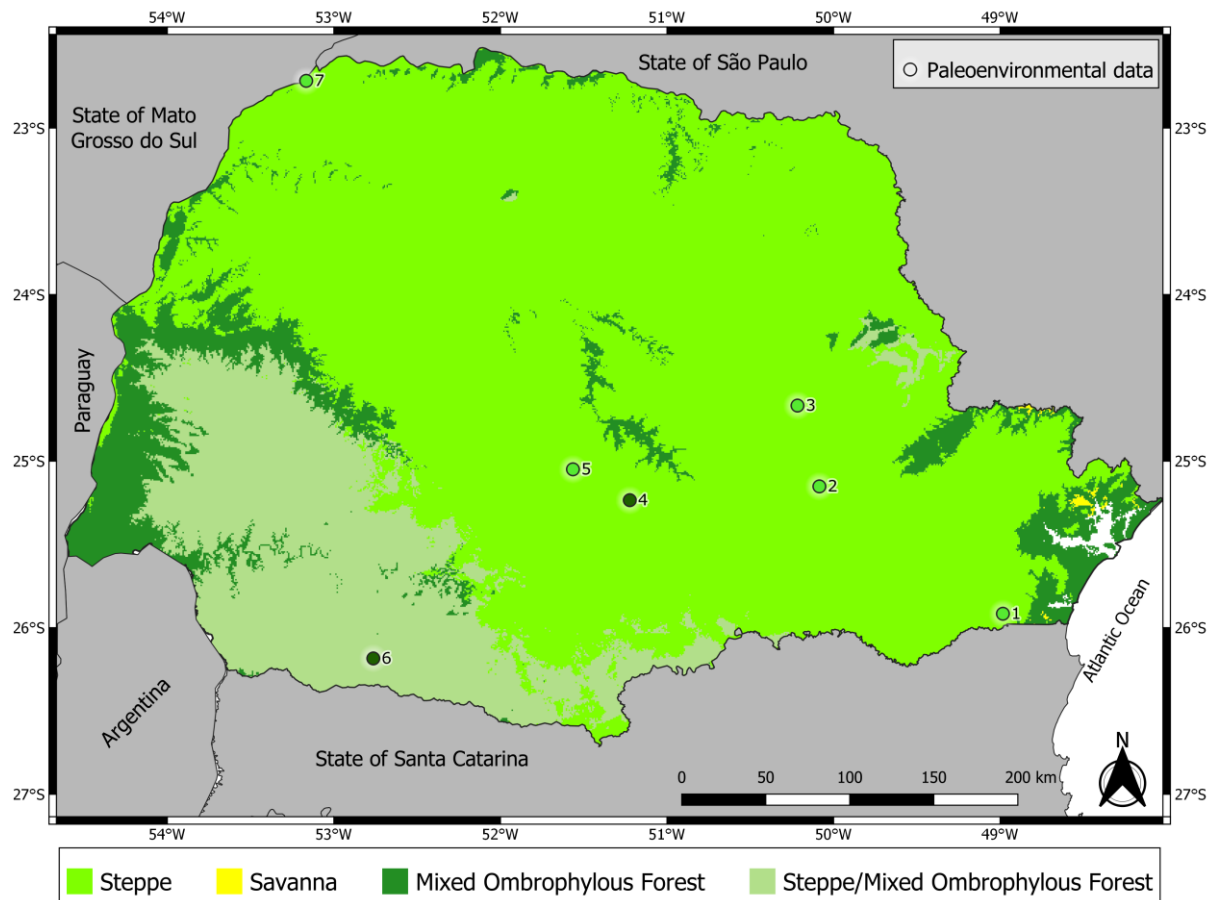


Fonte: O autor.

Notas: A linha tracejada marca o valor de tau (0.632) correspondente à saída Cloglog, valor mínimo determinado para pixels com condições ambientais consideradas ótimas pelo Maxent. **A:** Faixa anual de temperatura (Bio07); **B:** Média de temperatura do trimestre mais quente (Bio10); **C:** Média de temperatura do trimestre mais frio (Bio11); **D:** Sazonalidade de precipitação (Bio15); **E:** Precipitação do trimestre mais úmido (Bio16); **F:** Precipitação do trimestre mais seco (Bio17). (STE: Estepe; SAV: Savana; SSF: Floresta Estacional Semidecidual; MOF: Floresta Ombrófila Mista; ODF: Floresta Ombrófila Densa).

Os modelos de distribuição das Formações Vegetais mostram uma prevalência de vegetação campestre durante o Último Máximo Glacial (Figura 5.2.3) em quase todo o Estado, exceto no oeste e sudoeste do Estado, regiões identificadas como de alta adequabilidade para Estepe e Floresta Ombrófila Mista; e no litoral do Estado, com Floresta Ombrófila Mista sendo a vegetação com maior valor de adequabilidade nesta região.

Figura 5.2.3. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o Último Máximo Glacial (21ka).

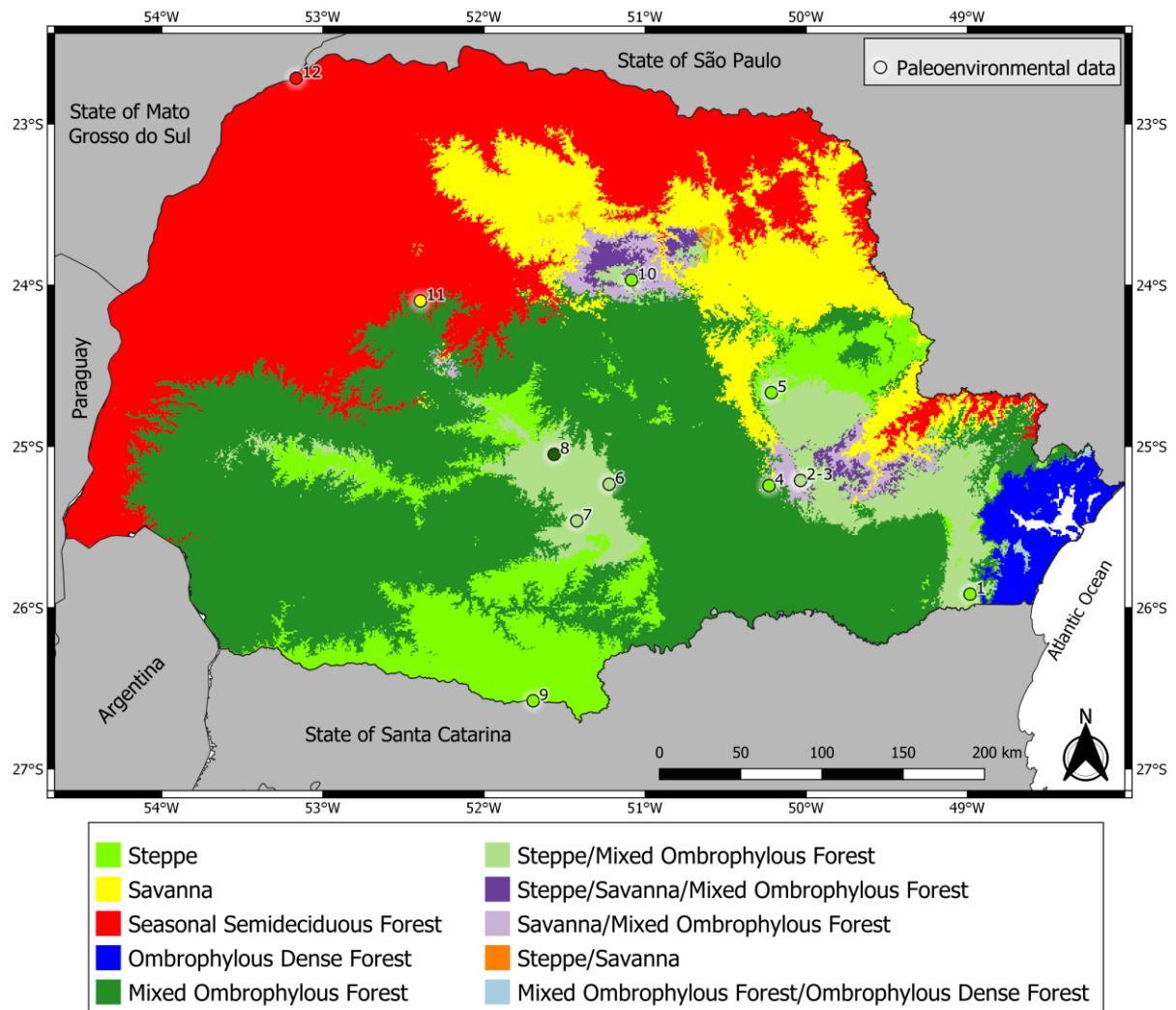


Fonte: O autor.

Notas: Áreas identificadas como tendo condições ótimas (>0.632) para dois ou mais tipos de vegetação foram consideradas como áreas climaticamente adequadas para ecótonos. Pontos indicam dados paleoambientais: 1. Serra de Araçatuba – 14.8 ka (BEHLING, 2007); 2. Escarpa Devoniana – 34.5 e 18.6 ka (SILVA, 2018); 3. Serra dos Campos Gerais – 12.4 ka (BEHLING, 1997); 4. Serra da Esperança – 13.6 ka (SILVA, 2018); 5. Turvo – 14.5 ka (RASBOLD; PAROLIN; CAXAMBU, 2016); 6. Pato Branco – 13.4 ka (BERTOLDO; PAISANI; OLIVEIRA, 2014); 7. Porto Rico – 23 ka (STEVAUX, 2000).

Durante o Holoceno Médio (Figura 5.2.4), existe um avanço de Floresta Estacional Semidecidual sobre as regiões Noroeste e Norte em direção ao centro do Estado. O litoral, onde durante o LGM havia domínio de Floresta Ombrófila Mista, passa a ser ocupado pela Floresta Ombrófila Densa. Savana, praticamente ausente durante o LGM, aparece na região Norte e Centro Oriental, havendo algumas áreas climaticamente adequadas para formação de ecótonos entre Savana, Floresta Ombrófila Mista e Estepe

Figura 5.2.4. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o Holoceno Médio (6ka).

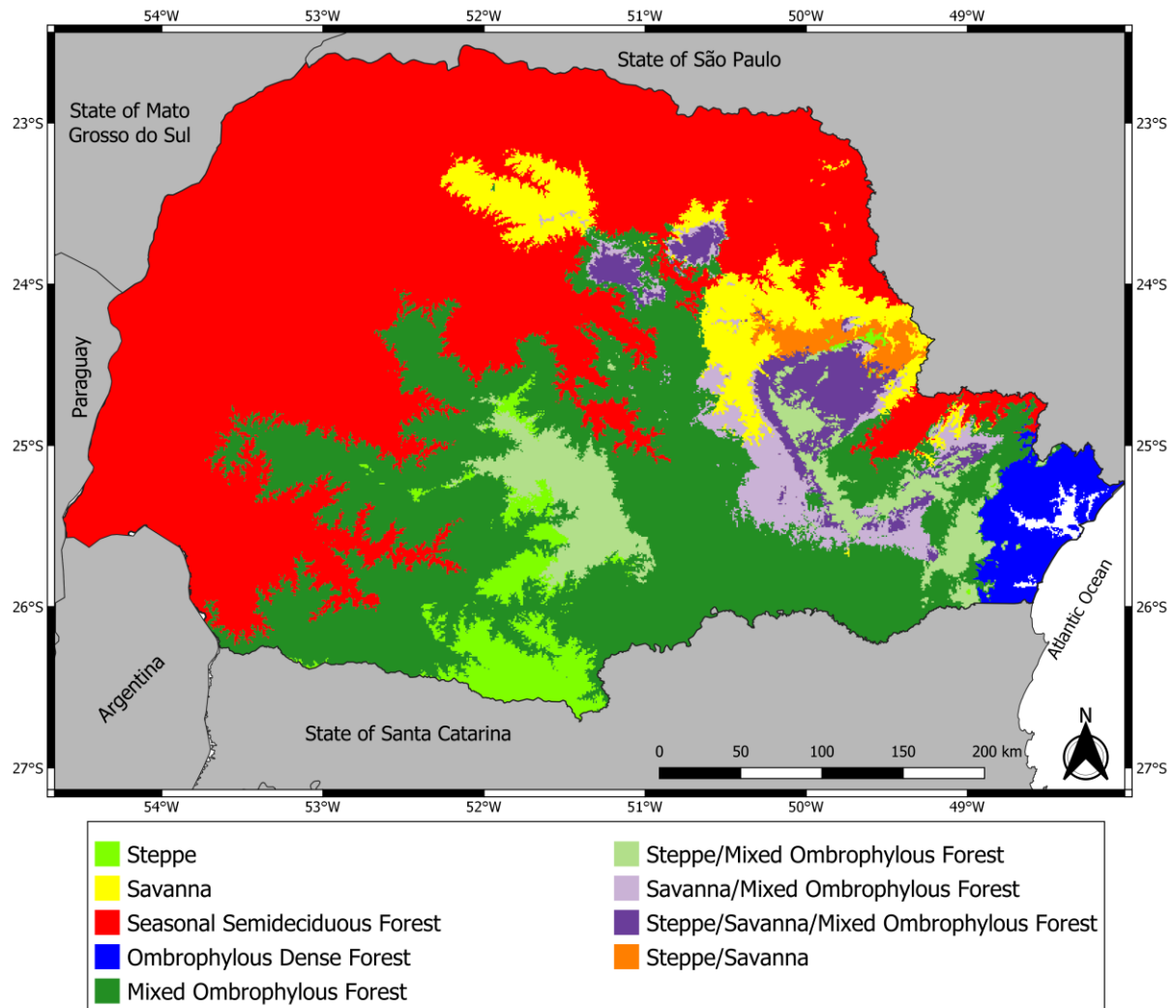


Fonte: O autor.

Notas: Áreas identificadas como tendo condições ótimas (>0.632) para dois ou mais tipos de vegetação foram consideradas como áreas climaticamente adequadas para ecótonos. Pontos indicam dados paleoambientais: 1. Serra de Araçatuba – 2 ka (BEHLING, 2007); 2. Lagoa Dourada – 5 ka (MELO et al., 2003); 3. Escarpa Devoniana – 6 ka (SILVA, 2018); 4. Lagoa Dourada – 7 ka (LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHUITTER, 1998); 5. Serra dos Campos Gerais – 9.6 ka (BEHLING, 1997); 6. Serra da Esperança – 5 ka (SILVA, 2018); 7. Guarapuava – 6.7 ka (PASSOS; CAMARGO FILHO, 2015); 8. Turvo – 6 ka (RASBOLD; PAROLIN; CAXAMBU, 2016); 9. Palmas – 4.2 ka (SILVA, 2018); 10. Serra do Cadeado – 5.4 ka (PAROLIN et al., 2017); 11. Campo Mourão – 7.3 ka (LADCHUK; PAROLIN; BAUERMANN, 2016); 12. Porto Rico – 6 ka (STEVAUX, 2000).

No modelo para o tempo atual (Figura 5.2.5) podemos ver que o avanço de áreas adequadas para Floresta Estacional Semidecidual continuou em direção ao centro do Estado. No litoral, as áreas continuaram apresentando maior valor de adequabilidade para Floresta Ombrófila Densa. Pode-se notar um aumento da região adequada para ecótonos formados por Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Mista na região centro-oriental do Estado. Esta região coincide com a Escarpa Devoniana, uma importante área de proteção ambiental.

Figura 5.2.5. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para o tempo atual.

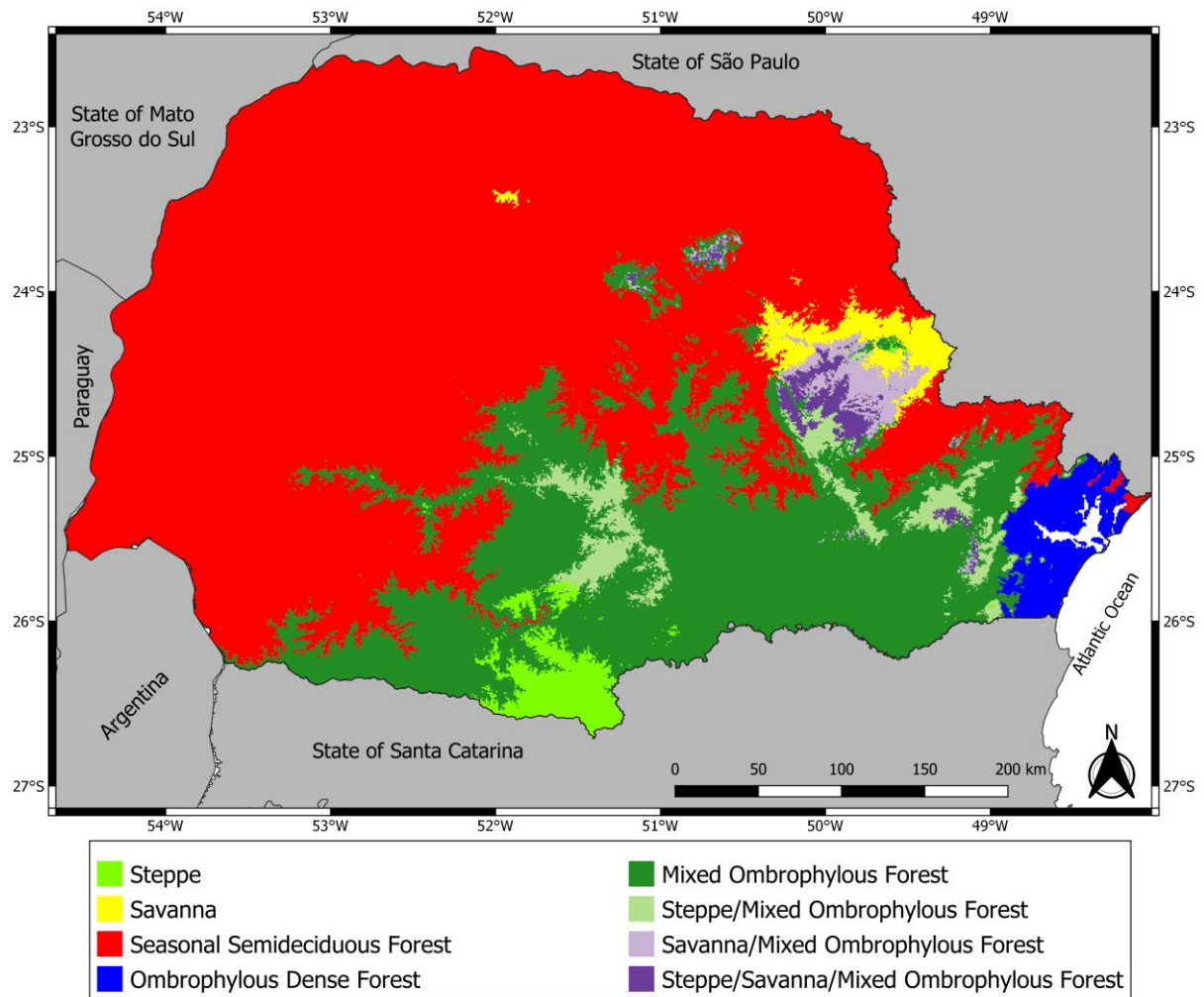


Fonte: O autor.

Nota: Áreas identificadas como tendo condições ótimas (>0.632) para dois ou mais tipos de vegetação foram consideradas como áreas climaticamente adequadas para ecótonos.

A projeção otimista para 2070 (Figura 5.2.6) mostra uma grande expansão de áreas mais adequadas para Floresta Estacional Semidecidual. Consequentemente, há uma redução de áreas adequadas para outros tipos de vegetação, principalmente Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Mista, o que ocasiona também uma redução de áreas adequadas para ecótonos. No litoral ainda há persistência de áreas adequadas para Floresta Ombrófila Densa.

Figura 5.2.6. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para projeção otimista para 2070 (RCP 2.6).

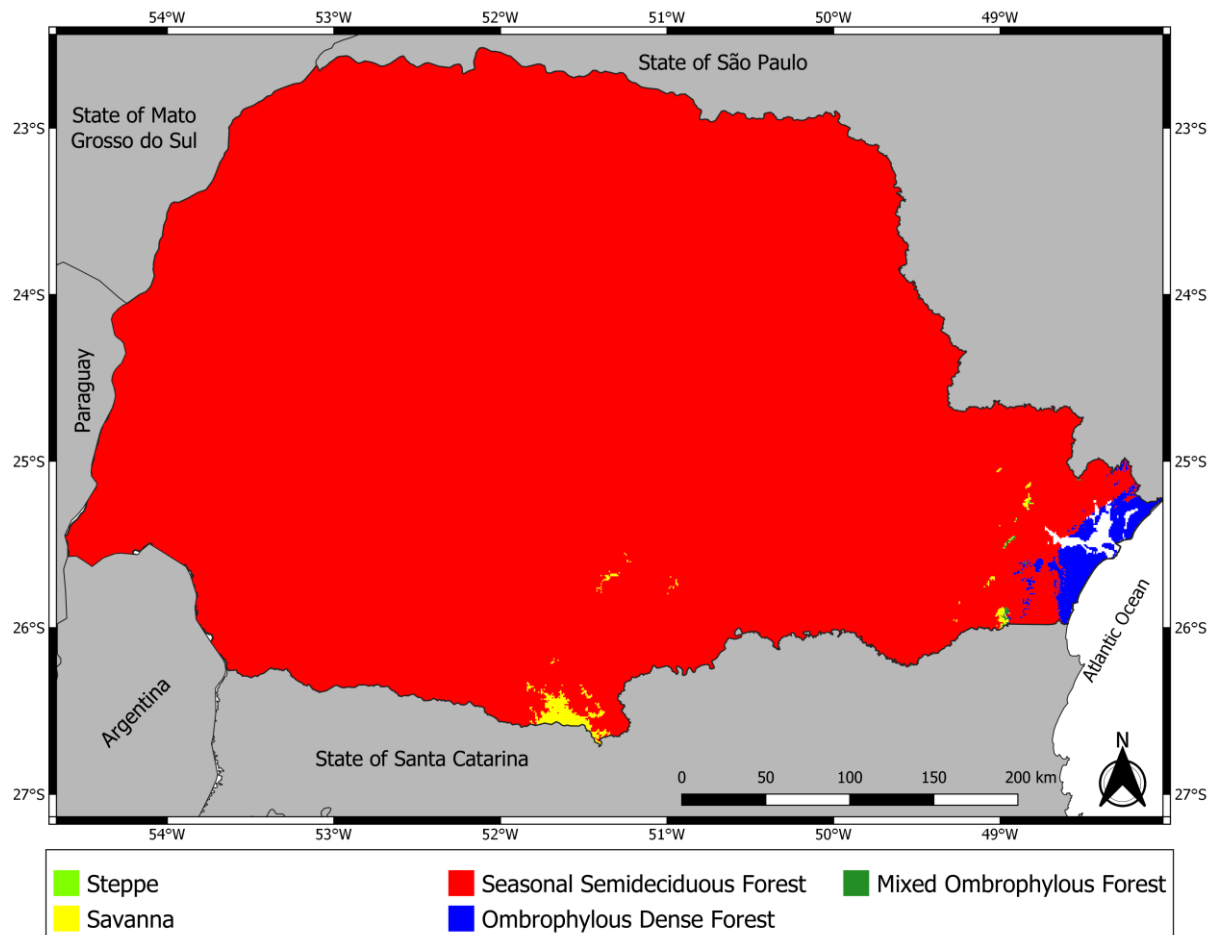


Fonte: O autor.

Nota: Áreas identificadas como tendo condições ótimas (>0.632) para dois ou mais tipos de vegetação foram consideradas como áreas climaticamente adequadas para ecótonos.

Já a projeção pessimista para 2070 (Figura 5.2.7) mostra um cenário catastrófico, com quase todo o Estado composto por áreas com maior valor de adequabilidade apenas para Floresta Estacional Semidecidual, com ocorrência apenas de Floresta Ombrófila Densa restrita ao litoral e algumas manchas isoladas de Savana, Floresta Ombrófila Mista e Estepes em regiões de altas altitudes.

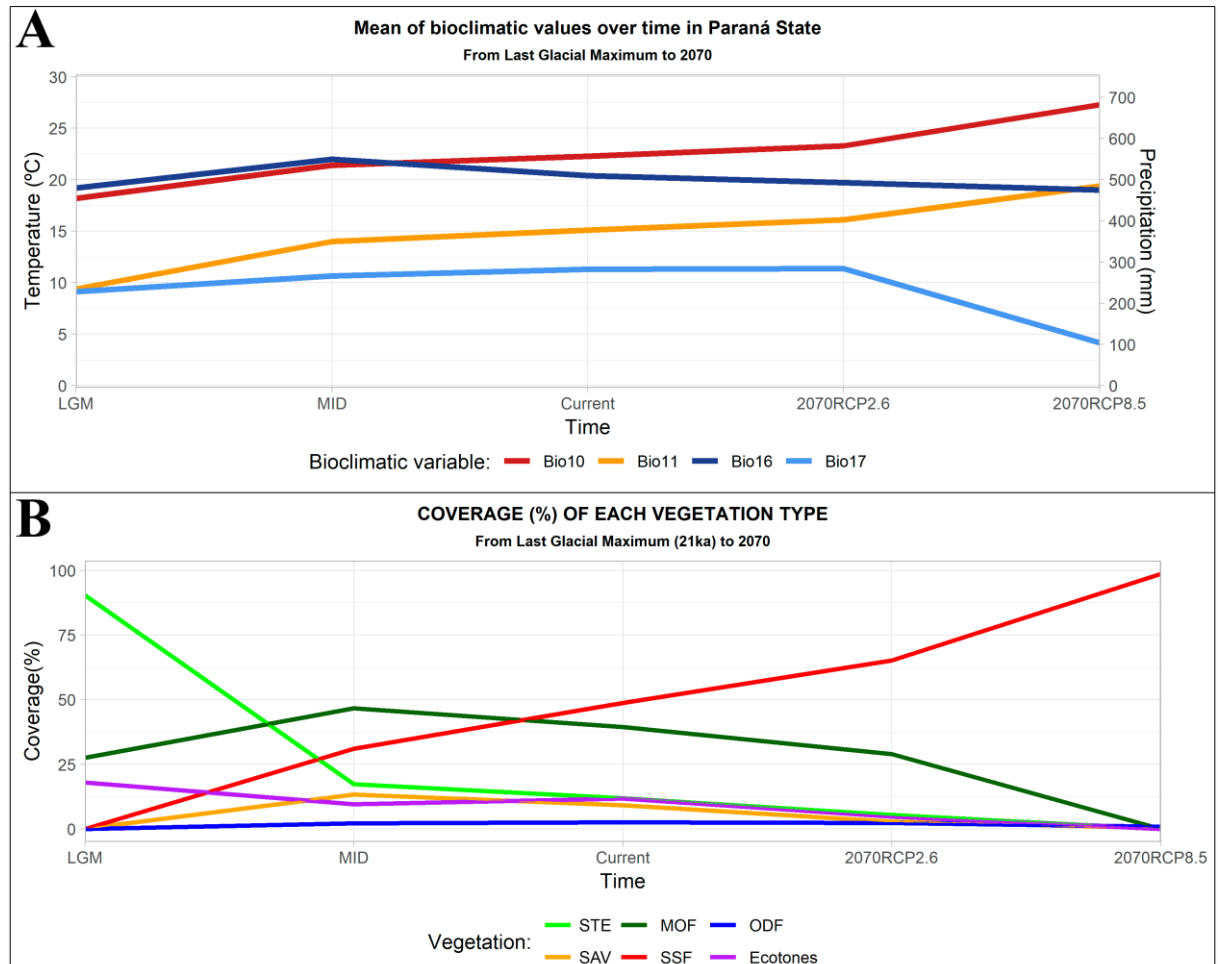
Figura 5.2.7. Modelo de Distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná para projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5).



Fonte: O autor.

Esta expansão de Floresta Estacional Semidecidual ao longo do tempo acompanha o aumento de temperatura e a diminuição de precipitação que ocorreram do LGM até os dias atuais e que são esperadas pelas projeções otimista e pessimista para 2070 (Figura 5.2.8A). Esta expansão de Floresta Semidecidual ocasionada pelo aumento de temperatura e pela redução de precipitação é balanceada pela redução de outros tipos de vegetação, principalmente Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Mista (Figura 5.2.8B). Como a maioria das áreas adequadas para ecótonos é formada por estes tipos de vegetação, as projeções para o futuro estimam uma redução destas áreas.

Figura 5.2.8. **A:** Média das variáveis bioclimáticas utilizadas no modelo relacionadas à temperatura (°C) e precipitação (mm) durante o Último Máximo Glacial (LGM), Holoceno Médio (MID), Atual (Current) e nas projeções para 2070 otimista (2070RCP2.6) e pessimista (2070RCP8.5). **B:** Percentual de área do Estado do Paraná identificada como coberta por cada Formação Vegetal em cada cena temporal.

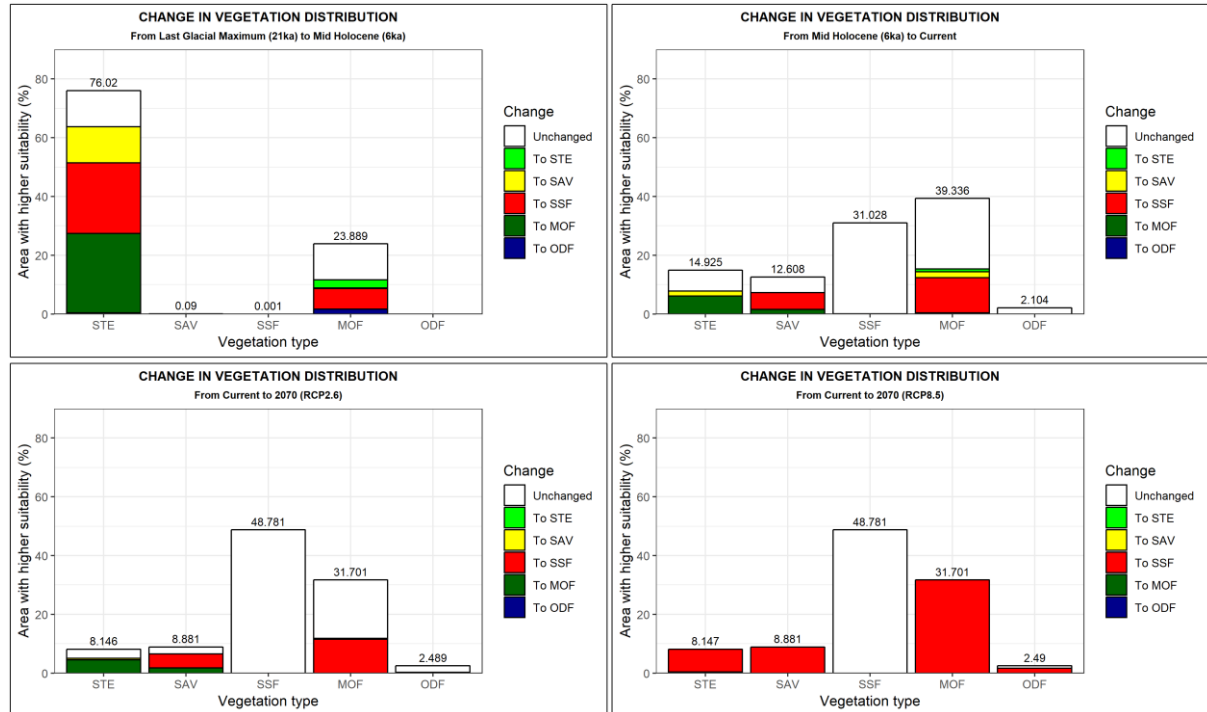


Fonte: O autor.

Notas: **A.** Bio10: temperatura do trimestre mais quente; Bio11: temperatura do trimestre mais frio; Bio16: precipitação do trimestre mais úmido; Bio17: precipitação do trimestre mais seco. **B.** STE: Estepe, SAV: Savana, MOF: Floresta Ombrófila Mista, SSF: Floresta Estacional Semidecidual, ODF: Floresta Ombrófila Densa, Ecotones: áreas de tensão entre dois ou mais tipos de vegetação. A soma de áreas cobertas por todas as formações vegetais resulta em um valor maior que 100% devido à presença de mais de um tipo de vegetação dentro de ecótonos.

A Figura 5.2.9 mostra o percentual de área do Estado do Paraná identificada como de maior adequabilidade para cada formação vegetal e as substituições de vegetação entre um cenário temporal e outro.

Figura 5.2.9. Percentual de área identificada como de maior adequabilidade para cada Formação Vegetal e suas alterações **(A)** do Último Máximo Glacial para o Holoceno Médio, **(B)** do Holoceno Médio para o tempo atual, **(C)** do tempo atual para a projeção otimista de 2070 e **(D)** do tempo atual para a projeção pessimista de 2070.



Fonte: O autor.

Notas: STE: Estepe, SAV: Savana, MOF: Floresta Ombrófila Mista, SSF: Floresta Estacional Semidecidual, ODF: Floresta Ombrófila Densa, Ecotone: áreas de tensão entre duas ou mais formações vegetais. A soma de áreas cobertas por todas as formações vegetais resulta em um valor igual a 100% por considerar apenas os pixels com maior valor de adequabilidade, descartando a presença de mais de um tipo de vegetação dentro de ecótonos.

DISCUSSÃO

As curvas de resposta das formações vegetais às variáveis bioclimáticas estão de acordo com as descrições de Roderjan et al. (2002) e de outros estudos que mostram que a Floresta Ombrófila Densa está localizada em regiões de alta precipitação durante o ano (MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011), Floresta Ombrófila Mista em regiões de clima frio e úmido (FRITZSON; WREGG; MANTOVANI, 2018), Savana em regiões de clima mais frio dentro do Paraná (BUSTAMANTE et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2014), Estepe em regiões de altas altitudes onde encontram refúgio em um clima ainda mais frio (IGANCI et al., 2011) e Floresta Estacional Semidecidual em locais de altas temperaturas e com um período seco definido (HIGUCHI et al., 2013). A caracterização das respostas da vegetação ao clima são importantes para avaliar os impactos de alterações climáticas em ecossistemas terrestres (SEDDON et al., 2016), sendo este trabalho o primeiro a descrever as respostas destes tipos de vegetação utilizando dados gerados por SDM.

Além das curvas de resposta, a boa capacidade preditiva dos modelos é reafirmada por dados paleoambientais. Em geral, os modelos construídos para o passado são consistentes com as reconstruções paleoambientais feitas por outros trabalhos por meio de dados paleopalinológicos e fitólitos. Estes estudos mostram que durante o LGM (21ka) o Paraná era dominado por Estepe, com alguns poucos registros de Floresta Ombrófila Mista. Durante o MID (6ka), estes estudos revelam um avanço das florestas sobre os campos, havendo substituição de Estepe por Floresta Ombrófila Densa na região litorânea e por Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual no interior do continente. Esta integração de dados gerados por SDM com dados paleopalinológicos constitui um importante avanço na paleobiologia, onde modelos de distribuição podem complementar evidências fósseis contribuindo com uma perspectiva ecológica quantitativa (SVENNING et al., 2011).

Além do clima, outros fatores como a presença e posterior extinção de animais e a chegada dos primeiros humanos ao Estado podem ter contribuído para alterações na vegetação. Registros da megafauna pleistocênica no Paraná incluem preguiças (Megatheriidae e Mylodontidae), proboscídeos (Gomphotheriidae), perissodáctilos (Tapiridade), equinos (Equidae) e toxodontes (Toxodontidae) (DA SILVA; SEDOR; RIBEIRO, 2012; SEDOR, 2014; SEDOR; BORN; SANTOS, 2004). A atividade de pastagem destes grandes herbívoros pode ter favorecido ainda mais o domínio de Estepe durante o clima frio e seco LGM, mesmo em regiões com condições climáticas favoráveis a Floresta Ombrófila Mista nas regiões oeste, sudoeste e litorânea do Estado, já que o pisoteio de plantas lenhosas juvenis dificulta o crescimento de florestas e favorece a dominância de vegetação aberta (CAHOON et al., 2012; MALHI et al., 2016; ZIMOV et al., 1995). A presença de meristema basal, reservas subterrâneas de nutrientes, grande quantidade de brotos, baixa estatura e rápido crescimento são exemplos de adaptações que permitem que as plantas tolerem e resistam tanto a um clima frio e seco quanto a atividade de pastagem de grandes herbívoros (COUGHENOUR, 1985). A riqueza de espécies em estepes com atividade de pastagem moderada é maior do que em estepes sem atividade de pastagem (ANDRADE et al., 2015; FEDRIGO et al., 2018), o que ressalta a importância de considerar esta história evolutiva na conservação dos estepes.

A extinção da megafauna, que pode estar ligada a alterações climática e ações antrópicas (LORENZEN et al., 2011), pode ter dois efeitos antagônicos sobre a paisagem: a diminuição de atividade de pastagem permite o crescimento e formação de florestas fechadas (ASNER; LEVICK, 2012; DOUGHTY; FAURBY; SVENNING, 2016); enquanto a diminuição de

herbivoria permite o acúmulo de material vegetal inflamável, o que contribui para um aumento na ocorrência de incêndios e formação de vegetação aberta (GILL et al., 2009; RULE et al., 2012). A força destes efeitos sobre a paisagem depende do tipo de vegetação e do clima local: ecossistemas mais secos tendem a aumentar a ocorrência de incêndios e ecossistemas mais úmidos tendem a formação de florestas fechadas (MALHI et al., 2016).

O uso de fogo pelos primeiros humanos também pode ter provocado alterações na paisagem. Os primeiros registros de ameríndios no Sul do Brasil datam de 10 mil anos atrás (HADLER; DIAS; BAUERMANN, 2013), e os registros paleobiológicos mostram um aumento de incêndios em regiões campestres do Paraná durante o MID ao mesmo tempo em que se nota um aumento de formações florestais nas demais regiões (BEHLING, 1997; BEHLING et al., 2004). As atuais espécies que formam a vegetação de Estepe e Savana possuem várias adaptações ao fogo, como gemas protegidas abaixo do nível do solo e indução de floração e abertura de frutos após a passagem do fogo (FIDELIS; PIVELLO, 2011). Assim como a atividade de pastagem, o fogo também é um distúrbio que é capaz de manter a alta riqueza de espécies e impedir o avanço de florestas sobre os campos (BEHLING et al., 2007; FIDELIS et al., 2010; OVERBECK et al., 2005).

Embora os primeiros ameríndios possam ter retardado a expansão de florestas sobre o Estepe em algumas regiões através do fogo, em outras a presença de populações indígenas pode ter favorecido o avanço de florestas. Modelos de paleodistribuição e análises de isótopos de Carbono no solo mostram que houve uma rápida e ampla expansão de Floresta Ombrófila Mista entre 1410 e 900 anos atrás na região Sul do Brasil, época em que o clima era desfavorável para este tipo de vegetação, sendo que os locais de expansão coincidem com registros arqueológicos de assentamentos de povos indígenas na região (ROBINSON et al., 2018).

Outro fator que reforça a boa capacidade preditiva dos modelos é a semelhança entre o modelo gerado para o tempo atual (Figura 5.2.5) e o mapa fitogeográfico descrito por Maack (1948; Figura 5.2.1), considerado o mais importante registro da vegetação do Paraná por ter sido descrito antes da substituição da vegetação natural por áreas agrícolas e de pastagem (DA SILVA; PASSOS, 2010). Pela primeira vez, identificamos áreas climaticamente adequadas para formação de ecótonos na região, que são de grande importância para conservação e para o estudo de processos evolutivos e ecológicos (KARK, 2012; KARK et al., 2007; SMITH et al., 1997). Destaca-se a região da Escarpa Devoniana, um degrau topográfico com topos de até

1290m de altitude e desníveis que chegam a 450 metros (MAACK, 2002), onde é possível ver uma grande área de tensão entre Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Mista (Figura 5.2.5, área em roxo).

A Escarpa Devoniana constitui uma área de proteção ambiental e estudos florísticos nesta região confirmam a existência de uma vegetação campestre com manchas de Savana e capões e matas de galeria formadas por Floresta Ombrófila Mista (CARMO; ASSIS, 2012; CARMO; MORO; NOGUEIRA, 2010; DA SILVA; PASSOS, 2010; MORO; CARMO, 2010; RITTER; RIBEIRO; MORO, 2010; TAKEDA; MORO; KACZMARECH, 1996). Porém, esta região de grande valor ecológico encontra-se sob risco. Durante dois anos tramitou na Assembleia Legislativa do Estado do Paraná o Projeto de Lei (PL) 527/2016, que visava diminuir a Área de Proteção Ambiental (APA) da Escarpa Devoniana (PARANÁ, 2016). A PL propunha reduzir a APA da Escarpa Devoniana de 392 mil hectares para 156 mil hectares, uma redução de aproximadamente 68%, tendo como justificativa que os atuais limites restringem muito o uso de terras por produtores rurais. A perda de biodiversidade em áreas não protegidas é maior que em áreas protegidas (GRAY et al., 2016), mesmo em áreas próximas aos limites administrativos de unidades de conservação (DEFRIES et al., 2005; SPRACKLEN et al., 2015). Os dados do presente estudo reforçam a importância desta área de proteção, que se mostra de grande valor biológico, histórico e cultural por abrigar um mosaico de vegetação formado pela vegetação mais antiga do Estado (Estepe); pelo limite austral de um importante *Hotspot* de biodiversidade (Savana), formando um ecótono entre os dois *Hotspots* brasileiros, Mata Atlântica e Cerrado; e pela vegetação símbolo do Estado (Floresta Ombrófila Mista), onde se encontram espécies como o pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*) e a erva-mate (*Ilex paraguariensis*), que além de estarem simbolizadas na bandeira do Paraná também possuem importância econômica e medicinal (MARTINS-RAMOS; BORTOLUZZI; MANTOVANI, 2010).

Além do desmatamento, as alterações climáticas também se mostraram como um grande risco para a biodiversidade paranaense. As projeções para o futuro mostram cenários preocupantes. A projeção otimista para 2070 (RCP 2.6), objetivo do Acordo de Paris, que estima um aumento de temperatura global de 1°C até 2100, mostra uma expansão de áreas adequadas para Floresta Estacional Semidecidual, principalmente sobre a Savana e sobre a Floresta Ombrófila Mista, e um avanço de Floresta Ombrófila Mista sobre o Estepe. De fato,

as espécies já vem alterando suas distribuições para regiões mais afastadas do Equador e para locais de maiores altitudes (CHEN et al., 2011), onde as temperaturas são mais baixas.

Dentro de *Hotspots* o impacto das mudanças climáticas pode ser maior que o do desmatamento (MALCOLM et al., 2006), e a Mata Atlântica é um dos três *Hotspots* mais vulneráveis aos efeitos do aquecimento global (BELLARD et al., 2014). Estas alterações na paisagem causadas pelas alterações climáticas podem afetar atividades econômicas. Nos Himalaias, o aquecimento global pode diminuir a vegetação que serve de alimento para iaques (*Bos grunniens*), que são utilizados como animais de carga e são fontes de leite, carne e tecidos (MANISH et al., 2016). Nossos resultados mostram uma marcante redução de áreas adequadas para Estepe, que são muitas vezes utilizadas como áreas de pastagem natural.

A projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5), onde a temperatura global aumentaria cerca de 3.7°C até 2100, mostra um cenário ainda mais catastrófico, com quase todo o Estado sendo formado por áreas mais adequadas apenas para Floresta Estacional Semidecidual. Zwiener et al. (2017b) também estimam como provável que as alterações climáticas intensifiquem a homogeneização biótica dentro da Mata Atlântica, principalmente no interior do continente. Entretanto, a colonização de novos ambientes depende de uma série de fatores, como tamanho da população e capacidade de migração (AITKEN et al., 2008), sendo o conhecimento sobre a capacidade de migração de plantas em um cenário de rápidas alterações climáticas bastante limitado (CORLETT; WESTCOTT, 2013). A Floresta Estacional Semidecidual localiza-se em uma área predominantemente agrícola, sendo a formação vegetal mais fragmentada do Paraná (DETTKE; ORFRINI; MILANEZE-GUTIERRE, 2008). Em um cenário pessimista, a fragmentação pode ser ainda maior, com redução de até 58% de vegetação natural dentro de *Hotspots* (JANTZ et al., 2015), o que pode dificultar a expansão deste tipo de vegetação, mesmo em condições climáticas favoráveis.

Nolan et al. (2018) estimaram como alta a probabilidade de grandes alterações na composição e estrutura de vegetação em um cenário pessimista de alterações climáticas, o que afetaria o funcionamento de ecossistemas terrestres, que são vinculados a vegetação. Esta alteração na estrutura vegetacional e estes “vazios” deixados pela vegetação natural podem acabar sendo ocupados por espécies invasoras, já que alterações climáticas aumentam as chances de colonização e propagação de espécies exóticas (BRADLEY; WILCOVE; OPPENHEIMER, 2010; GALLARDO et al., 2017; LAMSAL et al., 2018; WALTHER et al.,

2009). Estas alterações na composição e estrutura de vegetação podem ser irreversíveis. Na África do Sul, a composição de uma vegetação campestre mudou drasticamente após ser convertida em uma plantação de *Pinus* (*Pinus elliotti*), uma espécie invasora comum de ser encontrada nos estepes do Sul do Brasil, mesmo após 17 anos de tentativas de restauração da vegetação original (ZALOUMIS; BOND, 2011).

Além das estatísticas de validação, outras inferências indiretas como as curvas de respostas e dados paleopalinológicos confirmam a boa performance preditiva dos modelos de distribuição das formações vegetais. Entretanto, a distribuição de espécies também depende de relações ecológicas complexas envolvendo tipo de solo, microclima, capacidade de dispersão, interações bióticas e impactos humanos (PEARSON, 2006; WANG et al., 2017; WISZ et al., 2013), onde cada espécie vai responder de maneira diferente a cada uma destas variáveis. A inclusão destas variáveis em modelos de distribuição de espécies é um importante desafio para o aperfeiçoamento e obtenção de modelos com resoluções ainda mais refinadas e mais próximos da realidade.

Neste trabalho, apresentamos pela primeira vez estimativas de distribuição das formações vegetais do Estado do Paraná no presente, passado e futuro utilizando para isso uma ferramenta de SDM. Obtivemos congruência com dados paleopalinológicos e com outros estudos sobre a distribuição da vegetação do Estado, o que ressalta a eficácia de ferramentas de SDM. As projeções para o futuro reforçam a necessidade de políticas de redução de emissão de gases que contribuem para o aquecimento global, que pode levar a extinção não só de espécies, mas de toda uma paisagem. Estes resultados permitiram fazer um delineamento da história fitogeográfica do Paraná, contribuindo para um melhor entendimento de como o clima afeta a distribuição de diferentes tipos de vegetação.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

REFERÊNCIAS

AITKEN, S. N. et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. **Evolutionary Applications**, v. 1, n. 1, p. 95–111, 2008.

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.

ANDRADE, B. O. et al. Grassland degradation and restoration: A conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. **Natureza e Conservacao**, v. 13, n. 2, p. 95–104, 2015.

ASNER, G. P.; LEVICK, S. R. Landscape-scale effects of herbivores on treefall in African savannas. **Ecology Letters**, v. 15, n. 11, p. 1211–1217, 2012.

BATISTA, V. G.; BASTOS, R. P. Anurans from a Cerrado-Atlantic Forest ecotone in Campos Gerais region, southern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 3, p. 574–582, 2014.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1–2, p. 109–121, 1997.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, n. 2, p. 143–156, 1998.

BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, n. 3–4, p. 277–297, 2004.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, fire and climate dynamics of Serra do Araçatuba in the Atlantic coastal mountains of Paraná State, southern Brazil. **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 16, n. 2–3, p. 77–85, 2007.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene Fire History in a Forest-Grassland Mosaic in Southern Brasil : Implications for Conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, n. 1, p. 81–90, 2007.

BEHLING, H.; NEGRELLE, R. R. B. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, Southern Brazil, during the late Quaternary. **Quaternary Research**, v. 56, n. 3, p. 383–389, 2001.

BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.

BERTOLDO, É.; PAISANI, J. C.; OLIVEIRA, P. E. DE. Registro de Floresta Ombrófila Mista nas regiões sudoeste e sul do Estado do Paraná, Brasil, durante o Pleistoceno / Holoceno. **Hoehnea**, v. 1, n. 41, p. 1–8, 2014.

BIANCHI, J. S.; BENTO, C. M.; KERSTEN, R. DE A. Epífitas vasculares de uma área de ecótono entre as Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no Parque Estadual do Marumbi, PR. **Estudos de Biologia**, v. 34, n. 82, p. 37–44, 2012.

BLOIS, J. L. et al. Modeling the climatic drivers of spatial patterns in vegetation composition since the Last Glacial Maximum. **Ecography**, v. 36, n. 4, p. 460–473, 2013.

- BORIA, R. A. et al. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological Modelling**, v. 275, p. 73–77, 2014.
- BOYCE, M. S. et al. Evaluating resource selection functions. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 281–300, 2002.
- BRADLEY, B. A.; WILCOVE, D. S.; OPPENHEIMER, M. Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. **Biological Invasions**, v. 12, n. 6, p. 1855–1872, 2010.
- BUENO, M. L. et al. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 403–414, 2017.
- BUSTAMANTE, M. et al. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 655–671, 2012.
- CAHOON, S. M. P. et al. Large herbivores limit CO₂ uptake and suppress carbon cycle responses to warming in West Greenland. **Global Change Biology**, v. 18, n. 2, p. 469–479, 2012.
- CARDOSO, P. et al. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, v. 144, n. 11, p. 2647–2655, 2011.
- CARMO, M. R. B. DO; ASSIS, M. A. DE. Caracterização florística e estrutural das florestas naturalmente fragmentadas no Parque Estadual do Guartelá, município de Tibagi, Estado do Paraná. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 1, p. 133–145, 2012.
- CARMO, M. R. B. DO; MORO, R. S.; NOGUEIRA, M. K. F. DE S. A vegetação florestal nos Campos Gerais. In: **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: UEPG, 2010.
- CAXAMBÚ, M. G.; GERALDINO, H. C. L.; SOLVALAGEM, A. C. M. Ferns and Lycophytes in Two Areas of Ecotone between Seasonal Semideciduous Forest and Mixed Ombrophilous Forest in Campo Mourão, Paraná, Brazil. **Open Journal of Forestry**, v. 05, n. 02, p. 195–209, 2015.
- CHEN, I. C. et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 1024–1026, 2011.
- CLEMENTS, F. E. **Research methods in ecology**. Lincoln: The University publishing company, 1905.
- CORDELLIER, M.; PFENNINGER, M. Inferring the past to predict the future: Climate modelling predictions and phylogeography for the freshwater gastropod *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). **Molecular Ecology**, v. 18, n. 3, p. 534–544, 2009.
- CORLETT, R. T.; WESTCOTT, D. A. Will plant movements keep up with climate change? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 8, p. 482–488, 2013.
- COUGHENOUR, M. B. Graminoid Responses to Grazing by Large Herbivores: Adaptations,

Exaptations, and Interacting Processes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 72, n. 4, p. 852–863, 1985.

DA SILVA, D. D.; SEDOR, F. A.; RIBEIRO, A. M. *Equus* (*Amerhippus*) *neogaeus* Lund, 1840 (*Perissodactyla*, *Equidae*) no quaternário do Estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 3, p. 336–344, 2012.

DA SILVA, P. A. H.; PASSOS, E. A paisagem de Vila Velha e seu significado para a teoria dos refúgios e a evolução do Domínio Morfoclimático dos Planaltos das Araucárias. **RA'E GA - O Espaço Geográfico em Análise**, n. 19, p. 155–164, 2010.

DEFRIES, R. et al. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 19–26, 2005.

DETTKE, G. A.; ORFRINI, A. C.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. Composição florística e distribuição de epífitas vasculares em um remanescente alterado de Floresta Estacional Semidecidual no Paraná, Brasil. **Rodriguésia**, v. 59, p. 859–872, 2008.

DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 12, p. 689–695, 2013.

DOUGHTY, C. E.; FAURBY, S.; SVENNING, J. C. The impact of the megafauna extinctions on savanna woody cover in South America. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 213–222, 2016.

FEDRIGO, J. K. et al. Temporary grazing exclusion promotes rapid recovery of species richness and productivity in a long-term overgrazed Campos grassland. **Restoration Ecology**, v. 26, n. 4, p. 677–685, 2018.

FICETOLA, G. F. et al. Knowing the past to predict the future: Land-use change and the distribution of invasive bullfrogs. **Global Change Biology**, v. 16, n. 2, p. 528–537, 2010.

FIDELIS, A. et al. Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. **Plant Ecology**, v. 211, n. 1, p. 107–117, 2010.

FIDELIS, A.; PIVELLO, V. R. Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? **Biodiversidade Brasileira**, n. 2, p. 12–25, 2011.

FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38–49, 1997.

FRITZSONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Climatic Aspects Related To the Distribution of Brazilian Pine in the State of Santa Catarina. **Floresta**, v. 48, n. 4, p. 503, 2018.

GALLARDO, B. et al. Protected areas offer refuge from invasive species spreading under climate change. **Global Change Biology**, v. 23, n. 12, p. 5331–5343, 2017.

GILL, J. L. et al. Pleistocene Megafaunal Collapse, Novel Plant Communities, and Enhanced Fire Regimes in North America. **Science**, v. 326, n. 5956, p. 1100–1103, 2009.

GRAY, C. L. et al. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. **Nature Communications**, v. 7, n. 12306, p. 1–7, 2016.

HADLER, P.; DIAS, A. S.; BAUERMANN, S. Multidisciplinary Studies of Southern Brazil Holocene: Archaeological, Palynological and Paleontological Data. **Quaternary International**, v. 305, p. 119–126, 2013.

HARRIS, R. M. B. et al. To be or not to be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. **Ecological Management and Restoration**, v. 14, n. 3, p. 230–234, 2013.

HARRIS, R. M. B. et al. Climate projections for ecologists. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 621–637, 2014.

HEWITT, G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. **Nature**, v. 405, n. 6789, p. 907–913, 2000.

HIGUCHI, P. et al. Influência do clima e de rotas migratórias de espécies arbóreas sobre o padrão fitogeográfico de florestas na região sul do Brasil. **Ciencia Florestal**, v. 23, n. 4, p. 539–553, 2013.

HORTAL, J. et al. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, n. 1, p. 523–549, 2014.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, 2012.

IGANCI, J. R. et al. Campos de Cima da Serra: the Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 4, p. 378–393, 2011.

IPCC. **Climate Change 2014: Synthesis Report** IPCC. Geneva: IPCC. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full.pdf>.

JANTZ, S. M. et al. Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1122–1131, 2015.

KAEHLER, M. et al. **Plantas vasculares do Paraná**. Curitiba: Departamento de Botânica, 2014.

KARK, S. et al. The role of transitional areas as avian biodiversity centres. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 187–196, 2007.

KARK, S. Effects of Ecotones on Biodiversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity**. Oxford: Elsevier, 2012. p. 142–148.

LADCHUK, D. P. P. T.; PAROLIN, M.; BAUERMANN, S. G. Revista Brasileira de Geografia Física. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 9, n. 4, p. 1183–1196, 2016.

LAMSAL, P. et al. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change. **Ambio**, v. 47, n. 6, 2018.

LEDRU, M. P.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHREITER, M. L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. **Review Of Palaeobotany And Palynology**, v. 99, n. 2, p. 131–142, 1998.

LORENZEN, E. D. et al. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. **Nature**, v. 479, n. 7373, p. 359–364, 2011.

MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solos e vegetação do estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Biotecnologia**, v. 2, p. 102–200, 1948.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 3. ed. Curitiba: Imprensa Oficial, 2002.

MAIA, F. R. DA; GOLDENBERG, R. Melastomataceae from the “Parque Estadual do Guartelá”, Tibagi, Paraná, Brazil: species list and field guide. **Check List**, v. 10, n. 6, p. 1316, 2014.

MALCOLM, J. R. et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. **Conservation Biology**, v. 20, n. 2, p. 538–548, 2006.

MALHI, Y. et al. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 4, p. 838–846, 2016.

MANISH, K. et al. Modelling the impacts of future climate change on plant communities in the Himalaya: a case study from Eastern Himalaya, India. **Modeling Earth Systems and Environment**, v. 2, n. 2, p. 92, 2016.

MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: Implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 1, p. 153–168, 2011.

MARTINS-RAMOS, D.; BORTOLUZZI, R. L. C.; MANTOVANI, A. Plantas medicinais de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Altomontana, Urupema, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 12, n. 3, p. 380–397, 2010.

MELO, M. S. et al. Holocene paleoclimatic reconstruction based on the Lagoa Dourada deposits, southern Brazil. **Geologica Acta**, v. 1, n. 3, p. 289–302, 2003.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MORO, R. S.; CARMO, M. R. B. DO. A vegetação campestre nos Campos Gerais. In: **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: UEPG, 2010.

MORO, R. S.; GOMES, I. A.; PEREIRA, T. K. Selecting ecotonal landscape units on Meridional Plateau, Southern Brazil. **Bosque (Valdivia)**, v. 33, n. 3, p. 23–24, 2012.

- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.
- NEWBOLD, T. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, n. 7545, p. 45–50, 2015.
- NOLAN, C. et al. Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. **Science**, v. 361, n. 6405, p. 920–923, 2018.
- OLIVEIRA, P. T. S. et al. Trends in water balance components across the Brazilian Cerrado. **Water Resources Research**, v. 50, n. 9, p. 7100–7114, 2014.
- OVERBECK, G. E. et al. Fine-Scale Post-Fire Dynamics in Southern Brazilian Subtropical Grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 655–664, 2005.
- PARANÁ. **Assembleia Legislativa. Projeto de Lei Nº 527/2016. Altera os limites da APA da Escarpa Devoniana, na forma que especifica a presente Lei.** Disponível em: <http://portal.alep.pr.gov.br/modules/mod_legislativo_arquivo/mod_legislativo_arquivo.php?leiCod=66840&tipo=I>. Acesso em: 3 ago. 2017.
- PAROLIN, M. et al. Considerações Paleoambientais do Holoceno Médio por Meio de Fitólitos na Serra do Cadeado, Paraná. **Geography Department University of Sao Paulo**, v. 5, p. 96–103, 2017.
- PASSOS, J. R. DOS; CAMARGO FILHO, M. Identificação de Linha de Pedra em Guarapuava – PR. **Terra Plural**, v. 9, n. 1, p. 102–118, 2015.
- PEARSON, R. G. Climate change and the migration capacity of species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 3, p. 111–113, 2006.
- PEARSON, R. G. Species ' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. **American Museum of Natural History**, v. 1, p. 1–50, 2007.
- PEREIRA, J. B. DE S.; LABIAK, P. H. Checklist of ferns and lycophytes from the highlands of Pico Paraná State Park, Paraná, Brazil. **Rodriguésia**, v. 69, n. 2, p. 301–307, 2018.
- PETERSON, A; MARTINEZ-MEYER, E.; GONZALEZ-SALAZAR, C. Reconstructing the pleistocene geography of the Aphelocoma jays (Corvidae). **Diversity and Distributions**, v. 10, p. 237–246, 2004.
- PHILLIPS, S. J. et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 887–893, 2017.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, 2006.
- PORFIRIO, L. L. et al. Improving the Use of Species Distribution Models in Conservation Planning and Management under Climate Change. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e113749, 2014.
- RASBOLD, G. G.; PAROLIN, M.; CAXAMBU, M. G. Reconstrução paleoambiental de um

depósito sedimentar por análises multiproxy, turvo, estado do paran, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19, n. 2, p. 315–324, 2016.

RITTER, L. M. O.; RIBEIRO, M. C.; MORO, R. S. Composio florstica e fitofisionomia de remanescentes disjuntos de Cerrado nos Campos Gerais, PR, Brasil - limite austral do bioma. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 379–414, 2010.

ROBINSON, M. et al. Uncoupling human and climate drivers of late Holocene vegetation change in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–10, 2018.

RODERJAN, C. V. et al. As unidades fitogeogrficas do estado do paran, brasil. **Cincia & Ambiente**, v. 24, p. 75–92, 2002.

RULE, S. et al. The Aftermath of Megafaunal Extinction: Ecosystem Transformation in Pleistocene Australia. **Science**, v. 335, n. 2012, p. 1483–1486, 2012.

SALA, O. E. et al. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. **Science**, v. 287, n. 5459, p. 1770–1774, 2000.

SEDDON, A. W. R. et al. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. **Nature**, v. 531, n. 7593, p. 229–232, 2016.

SEDDON, F. A. **Fsseis do Paran**. Curitiba: Museu de Cincias Naturais, 2014.

SEDDON, F. A.; BORN, P. A.; SANTOS, F. M. S. DOS. Pleistocenic fossil of Scelidodon (Mylodontidae) and Tapirus (Tapiridae) at caves of Paran State (Southern Brazil). **Acta Biolgica Paranaense**, v. 33, n. 1,2,3,4, p. 121–128, 2004.

SELWOOD, K. E.; MCGEOCH, M. A.; MAC NALLY, R. The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 837–853, 2014.

SILVA, D. W. **Caracterizao paleoclimtica do Quaternrio Tardio em reas planlticas do Estado do Paran**. UEPG, 2018.

SMITH, T. B. et al. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. **Science**, v. 276, n. 5320, p. 1855–1857, 1997.

SOBRAL-SOUZA, T. et al. Efficiency of protected areas in Amazon and Atlantic Forest conservation: A spatio-temporal view. **Acta Oecologica**, v. 87, p. 1–7, 2018.

SOBRAL-SOUZA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; SOLFERINI, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, v. 29, n. 5, p. 643–655, 2015.

SPRACKLEN, B. D. et al. A global analysis of deforestation in moist tropical forest protected areas. **PLoS ONE**, v. 10, n. 12, p. 1–16, 2015.

STEVANUX, J. C. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River : Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. **Quaternary International**,

v. 72, n. 1, p. 73–85, 2000.

SVENNING, J. C. et al. Applications of species distribution modeling to paleobiology. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 21–22, p. 2930–2947, 2011.

TAKEDA, I. J. M.; MORO, R.; KACZMARECH, R. Análise florística de um enclave de cerrado no Parque do Guartelá, Tibagi, PR. **Publicatio UEPG, Ci.Biol.Saúde**, v. 2, n. 1, p. 21–31, 1996.

URBAN, M. C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, v. 348, n. 6234, p. 571–573, 2015.

VARELA, S.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; TERRIBILE, L. C. A short guide to the climatic variables of the last glacial maximum for biogeographers. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. 1–15, 2015.

WALTHER, G. R. et al. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 12, p. 686–693, 2009.

WANG, S. et al. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). **PLoS ONE**, v. 12, n. 4, p. 1–18, 2017.

WISZ, M. S. et al. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. **Biological Reviews**, v. 88, n. 1, p. 15–30, 2013.

ZALOUMIS, N. P.; BOND, W. J. Grassland restoration after afforestation: No direction home? **Austral Ecology**, v. 36, n. 4, p. 357–366, 2011.

ZIMOV, S. A. et al. Steppe-Tundra Transition : A Herbivore-Driven Biome Shift at the End of the Pleistocene. **The American Naturalist**, v. 146, n. 5, p. 765–794, 1995.

ZWIENER, V. P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 298–309, 2017.

5.3 EFICIÊNCIA DE ÁREAS DE PROTEÇÃO AMBIENTAL EM UMA RARA REGIÃO DE CONTATO ENTRE DOIS *HOTSPOTS* NO SUL DO BRASIL: UMA VISÃO ESPAÇO-TEMPORAL

EFFICIENCY OF PROTECTED AREAS IN A RARE CONTACT ZONE BETWEEN TWO HOTSPOTS IN SOUTHERN BRAZIL: A SPATIO-TEMPORAL VIEW

RESUMO: A perda de biodiversidade altera o funcionamento de ecossistemas, diminuindo sua capacidade de fornecer bens e serviços que garantem o bem-estar humano, o que evidencia a importância de áreas de proteção ambiental (PAs). Modelos de Distribuição de Espécies (SDM) têm sido utilizados para garantir a eficiência de PAs em um cenário de mudanças climáticas, identificando áreas climaticamente estáveis (CSAs). Neste estudo, construímos modelos de distribuição das formações vegetais do Estado do Paraná (Sul do Brasil), onde se localizam porções de dois *Hotspots* de biodiversidade (Mata Atlântica e Cerrado), a fim de avaliar a eficiência de PAs na proteção de CSAs em cenários otimista e pessimista de alterações climáticas, além de propor como áreas prioritárias para conservação remanescentes de vegetação nativa que estão dentro de CSAs e desprotegidas por PAs. A perda de CSAs pode chegar a 25% considerando um cenário otimista, diminuindo em 5.2% a eficiência das PAs. Em um cenário pessimista, a perda de CSAs pode chegar a 99%, levando a uma redução de 80% na eficiência de PAs. Algumas áreas identificadas neste trabalho como prioritárias para conservação coincidem com áreas prioritárias definidas por outros trabalhos e com áreas que necessitam de restauração de acordo com o Novo Código Florestal Brasileiro. O planejamento de novas PAs deve considerar uma variedade de critérios biológicos, incluindo a identificação de CSAs que garantem a funcionalidade destas áreas de conservação a longo prazo.

PALAVRAS-CHAVE: modelagem de distribuição de espécies, Maxent, alterações climáticas, conservação.

ABSTRACT: Biodiversity loss affects the functioning of ecosystems and thus decreases their capacity to provide goods and services that support human well-being, which highlights the importance of protected areas (PAs). Species Distribution Models (SDM) have been used to ensure the efficiency of PAs in a climate change scenario, identifying climatically stable areas (CSAs). Here, we built distribution models of the vegetation types of the State of Paraná (Southern Brazil), where there are situated portions of two Brazilian hotspots (Atlantic Forest and Cerrado), in order to evaluate the efficiency of PAs in the protection of CSAs in optimistic and pessimistic climate change scenarios and to propose as conservation priority areas the remnants of native vegetation inside CSAs and outside PAs. CSAs loss can reach 25% in an optimistic climate changes scenario and thus would decrease by 5.2% the PA efficiency. In a pessimistic scenario, CSA loss can reach 99% and thus would decrease by 80% the PA efficiency. Some conservation priority areas identified here overlap with priority areas identified in other researches and with areas in need of restoration according to the new Brazil's Forest Code. Planning for new PAs should consider a variety of biological criteria, including the identification of CSAs that ensure the long-term functionality of these areas.

KEYWORDS: species distribution modelling, Maxent, climate changes, preservation.

INTRODUÇÃO

Estamos vivendo uma crise de biodiversidade, onde as atuais taxas de extinções chegam a ser maiores que as taxas estimadas durante as Cinco Grande Extinções (BARNOSKY et al., 2011; CEBALLOS et al., 2015). Segundo o último relatório do World Wildlife Fund (WWF, 2018), as populações de vertebrados da região Neotropical sofreram um declínio de 89% entre 1970 e 2014. Em ecossistemas terrestres, o desmatamento é a maior causa de extinções (SALA et al., 2000; WWF, 2018), mas as alterações climáticas podem ter um impacto igual ou até maior na perda de biodiversidade (SELWOOD; MCGEOCH; MAC NALLY, 2014), inclusive dentro de *Hotspots* de biodiversidade (MALCOLM et al., 2006), que são regiões biogeográficas que abrigam uma grande quantidade de espécies endêmicas e que já perderam mais de 70% de sua cobertura original (MYERS et al., 2000).

No Brasil é possível encontrar dois *Hotspots*: a Mata Atlântica e o Cerrado, ambos altamente ameaçados pela fragmentação e pelas mudanças climáticas (BELLARD et al., 2014; KLINK; MACHADO, 2005; RIBEIRO et al., 2009; STRASSBURG et al., 2017; TERRIBILE et al., 2012). Esta perda de biodiversidade altera o funcionamento de ecossistemas, diminuindo sua capacidade de fornecer bens e serviços que garantem o bem-estar humano (CARDINALE et al., 2012), o que evidencia a necessidade de planos de conservação, como a criação de novas áreas de proteção ambiental (PAs) e aumento da efetividade das que já existem.

PAs costumam ser estáticas, protegendo populações em um espaço restrito durante um limitado período de tempo (RAYFIELD et al., 2008). Como as alterações climáticas estão acentuando a mudança na distribuição geográfica de espécies (PECL et al., 2017), modelos de distribuição de espécies têm sido utilizados para garantir a eficiência de PAs em um cenário de mudanças climáticas (CABEZA et al., 2004; GARDEN; O'DONNELL; CATTERALL, 2015; VELOZ et al., 2015). Estes modelos são utilizados para estimar a localização de áreas climaticamente estáveis (CSAs), que estão relacionadas a áreas de endemismo (HARRISON; NOSS, 2017; SANDEL et al., 2017) e áreas com grande riqueza de espécies (ARAÚJO et al., 2008; MARIN; HEDGES, 2016), tendo portanto grande valor para conservação (TERRIBILE et al., 2012).

Sobral-Souza et al. (2018) testaram a eficiência de PAs da Mata Atlântica e da Amazônia. Na Mata Atlântica, 22.7% da área foi identificada como climaticamente estável e destas apenas 7.1% se encontravam dentro de PAs. Este estudo foi realizado utilizando

variáveis ambientais com resolução de 0.5° (aproximadamente 50km) e as análises não incluíram fitofisionomias não florestais – como Estepe e fragmentos de Savana dentro da Mata Atlântica. Deste modo, os autores deste estudo ressaltam a importância de mais estudos considerando outras escalas.

O Estado do Paraná (Sul do Brasil) é coberto por um mosaico de vegetação formado por diferentes florestas entremeadas por formações herbáceas e arbustivas, resultante das flutuações climáticas do Quaternário (BEHLING, 1997, 1998; BEHLING et al., 2004; BEHLING; NEGRELLE, 2001; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHETTER, 1998) e que refletem as diferentes condições edafoclimáticas da região (RODERJAN et al., 2002). Com uma grande diversidade e taxa de endemismo (MAIA; GOLDENBERG, 2014; PEREIRA; LABIAK, 2018; RITTER; RIBEIRO; MORO, 2010), o Paraná é uma área de encontro entre os dois *Hotspots* brasileiros, situando-se em uma posição interessante sob o ponto de vista fitogeográfico, mesclando elementos tropicais e subtropicais em sua flora, com ocorrência de formações vegetais relictuais. Estas características tornam o Paraná um vasto campo – ainda pouco explorado - de estudos de biogeografia histórica (KAEHLER et al., 2014).

Neste estudo, utilizamos as formações vegetais do Estado do Paraná como modelo para investigar a eficiência de PAs na proteção de áreas climaticamente estáveis, comparando a eficiência atual com a eficiência estimada em cenários otimista e pessimista de alterações climáticas. Especificamente, (1) construímos modelos de distribuição das formações vegetais no passado, presente e futuro a fim de identificar áreas climaticamente estáveis no Paraná, (2) avaliamos a eficiência de PAs na proteção destas áreas, e (3) analisamos a sobreposição entre CSAs, PAs e remanescentes de Mata Atlântica para propor áreas prioritárias para conservação.

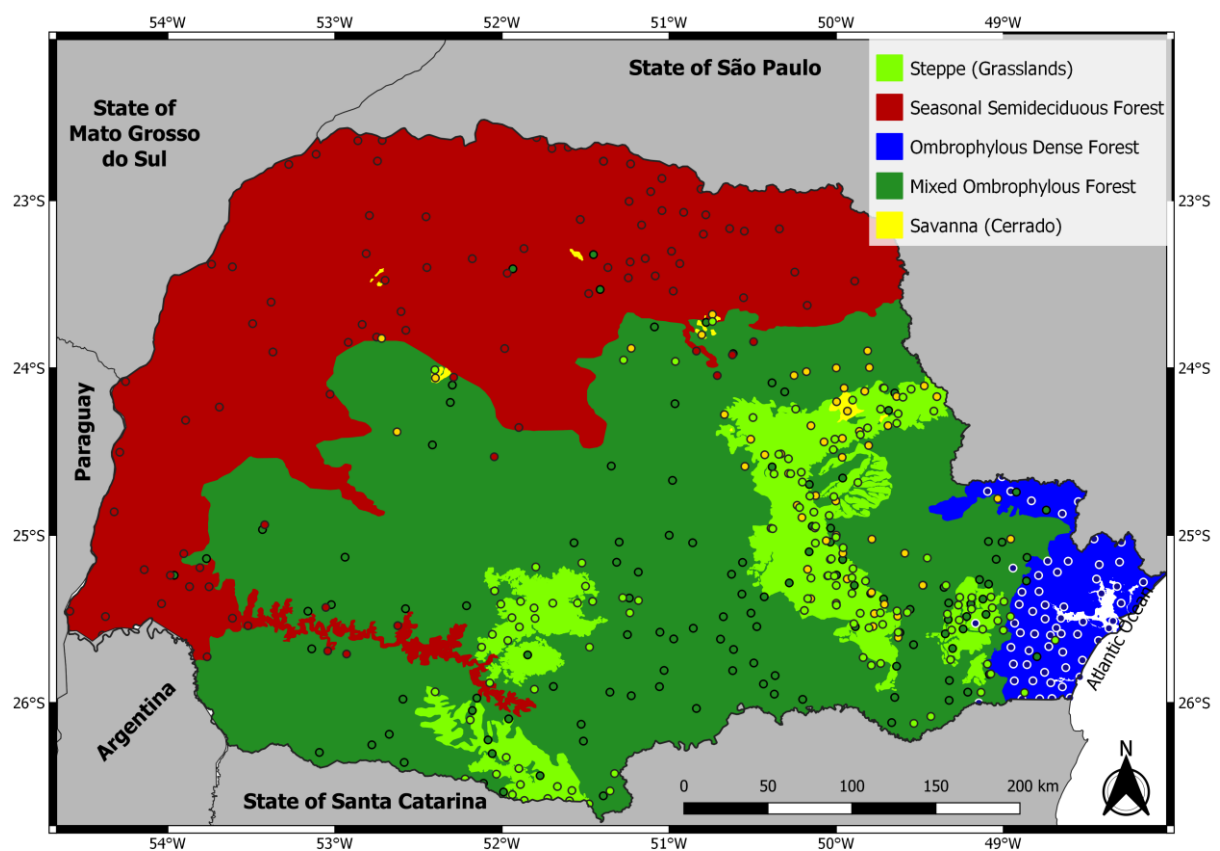
MATERIAL E MÉTODOS

Formações Vegetais

Foram construídos modelos de distribuição das formações vegetais (Figura 5.3.1) considerando a identificação fitogeográfica dada por Maack (1948), que descreveu a vegetação original do Paraná antes de sua substituição por áreas agrícolas e de pastagens (DA SILVA; PASSOS, 2010). Estas formações compreendem a Floresta Ombrófila Densa (ODF), localizada na porção leste do Estado e que é caracterizada por um estrato arbóreo com dossel elevado que pode atingir 40 metros de altura; Floresta Ombrófila Mista (MOF), caracterizada pela presença

de Araucárias, “o pinheiro-do-paraná” (*Araucaria angustifolia*); Floresta Estacional Semidecidual (SSF), localizada nas regiões oeste e norte, que também possui estrato arbóreo com dossel elevado, mas que perde parcialmente suas folhas nos meses mais secos; Estepe (STE), campos que ocupam as regiões de maiores altitudes, formados por espécies rasteiras e arbustivas; e Savana (SAV), porção mais austral do Bioma Cerrado, caracterizado por plantas lenhosas arbóreas e arbustivas.

Figura 5.3.1. Formações vegetais do Estado do Paraná definidas por Maack (1948) e pontos de ocorrência utilizados na construção dos modelos de distribuição no Maxent 3.4.1.



Fonte: O autor.

Para cada formação vegetal foi selecionado um conjunto de espécies com distribuição concentrada no Estado do Paraná, tendo como base informações do *site* Flora do Brasil 2020 (floradobrasil.jbrj.gov.br/). Foram utilizados dados de espécies endêmicas do Paraná ou com distribuição restrita ao Sul do Brasil (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e aos Estados que fazem fronteira ao norte do Paraná (São Paulo e Mato Grosso do Sul).

Os pontos de ocorrência destas espécies foram obtidos dos bancos de dados de biodiversidade GBIF e SpeciesLink. Estes pontos foram checados e validados, havendo remoção de duplicatas e correção de dados errados ou incompletos. Para diminuir os efeitos da

autocorrelação espacial na performance do modelo, alguns pontos foram eliminados para que a distância mínima entre um ponto e outro fosse de 10km (BORIA et al., 2014). No total foram obtidos 433 pontos de ocorrência (Figura 5.3.1): 101 pontos de ocorrência de Estepe, 63 pontos de Savana, 89 pontos de Floresta Estacional Semidecidual, 120 de Floresta Ombrófila Mista (12 espécies) e 60 pontos de Floresta Ombrófila Densa (24 espécies).

Variáveis ambientais e cenários de alterações climáticas

Foram utilizadas variáveis bioclimáticas de cinco cenários temporais: Último Máximo Glacial (LGM – 21ka), Holoceno Médio (MID – 6ka), presente e projeções otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070. As variáveis do MID, presente e projeções para 2070 foram obtidas no *site* WorldClim (<http://worldclim.org>), sendo utilizada a versão 2.0 para os tempos atuais e a versão 1.4 para as projeções para o passado e futuro, todas com 30 arco-segundos de resolução (aproximadamente 1km x 1km). Como a unidade de medida das variáveis relacionadas a temperatura da versão 1.4 é “°C x 10”, as variáveis de temperatura da versão 2.0 foram multiplicadas por 10 utilizando a Calculadora Raster do QGIS 3.4.3. Como o WorldClim não disponibiliza variáveis do LGM com 30 arco-segundos de resolução, estas foram obtidas no *site* CHELSA (<http://chelsa-climate.org>).

O conjunto de 19 variáveis bioclimáticas foi reduzido para 6 variáveis que podem ter impacto na distribuição da vegetação no Estado: Bio07 (faixa anual de temperatura), Bio10 (média de temperatura do trimestre mais quente), Bio11(média de temperatura do trimestre mais frio), Bio15 (sazonalidade de precipitação), Bio16 (precipitação do trimestre mais úmido) e Bio17 (Precipitação do trimestre mais seco).

Para as projeções para o passado e para o futuro, foram escolhidos os Modelos de Circulação Global (GCM, sigla em inglês para *General Circulation Model*) que projetam cenários mais extremos em relação a temperatura e precipitação no Estado. A utilização de uma gama de GCMs são mais oportunas em estudos ecológicos, pois, considerar os cenários mais otimistas e pessimistas pode ser importante em negociações políticas, onde a comparação entre eles pode evidenciar a importância da diminuição de emissão de CO₂ (HARRIS et al., 2013, 2014; PORFIRIO et al., 2014; VARELA; LIMA-RIBEIRO; TERRIBILE, 2015).

O GCM escolhido para o Último Máximo Glacial foi o IPSL-CM5A-LR (ip), que projeta um cenário mais frio e mais seco que o atual, projeção compatível com dados

paleopalinológicos na região (BEHLING, 1997; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHUITTER, 1998). Foi mantido o mesmo GCM para o Holoceno Médio. Para o futuro, foram definidos dois cenários de projeção, ambos com um clima mais quente e mais seco que o atual: um otimista, com menores variações de temperatura e precipitação, onde foi utilizado o GCM GISS-E2-R (gs) (RCP2.6); e um pessimista, com maiores variações, utilizando o modelo GFDL-CM3 (gf) para o futuro (RCP8.5). A projeção otimista para 2070 utilizada neste trabalho considera que a temperatura média do Paraná tenha um aumento de 1°C e a precipitação anual um decréscimo de 21 milímetros. Já a projeção pessimista considera um cenário onde a temperatura média do Paraná tem um aumento de 5.1°C e a precipitação anual sofre um decréscimo de 360 milímetros.

Construção dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná

Os modelos de distribuição das formações vegetais do Paraná foram construídos no Maxent 3.4.1. O Maxent é capaz de caracterizar a probabilidade de distribuição de uma espécie associando pontos de ocorrência a variáveis ambientais, procurando encontrar a distribuição com maior entropia, ou seja, aquela mais uniforme (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006). Citado em mais de 1000 trabalhos publicados desde 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013), é de uso gratuito e se tornou *open source* em 2017 (PHILLIPS et al., 2017), permitindo ajustes em seus parâmetros de configuração e possuindo um grupo de discussão ativo no Google Groups (<https://groups.google.com/d/forum/MAXENT>).

Para validação dos modelos, foram executadas 100 réplicas no Maxent, usando a análise *bootstrap* com 30% dos pontos definidos como pontos de teste e o restante como treino. As métricas utilizadas para validação foram a *area under the ROC function* (AUC) (FIELDING; BELL, 1997), calculado pelo próximo Maxent, o *True Skill Statistics* (TSS) (ALLOUCHE; TSOAR; KADMON, 2006) e o *Boyce Index* (BOYCE et al., 2002), calculados no R 3.5.1 utilizando os *outputs* do Maxent.

Definindo Áreas Climaticamente Estáveis

Para transformar os mapas de adequabilidade em mapas binários de presença/ausência nós utilizamos o valor de *threshold* correspondente ao *Maximum training sensitivity plus specificity*: pixels com valores acima deste valor são considerados adequados e abaixo deste valor são inadequados. Este *threshold* gera um mapa mais conservador (menor número de pixels

adequados) ao mesmo tempo em que se tem poucos pontos de treino fora de áreas adequadas, sendo capaz de otimizar a discriminação entre pontos de presença e pseudo-ausência (LIU; WHITE; NEWELL, 2013).

Para identificar as CSAs, os mapas dos diferentes cenários temporais foram sobrepostos. Dividimos as CSAs em antigas – com áreas adequadas para um mesmo tipo de vegetação durante o LGM, MID e tempo atual; e recentes – com áreas adequadas para um mesmo tipo de vegetação durante o Holoceno Médio e o tempo atual. Também foram identificadas potenciais CSAs considerando o cenário otimista e pessimista para o futuro.

Para calcular a eficiência das PAs no presente e frente as alterações climáticas projetadas pelos cenários otimista e pessimista para 2070, foi utilizado o *shapefile* das Unidades de Conservação do Brasil disponibilizado pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE - <https://mapas.ibge.gov.br/tematicos/unidades-de-conservacao.html>). Foram calculados os mesmos índices de Sobral-Souza et al. (2018): (i) índice de proteção – porcentagem de vegetação do Estado do Paraná protegida por PAs; (ii) índice de CSA – porcentagem de vegetação do Paraná classificada como CSA; (iii) índice de proteção de CSA – porcentagem de CSAs protegidas por PAs; (iv) índice de eficiência de PAs – a porcentagem de área de PAs que abrigam CSAs.

Definindo áreas prioritárias para conservação.

Também adaptamos o método de Sobral-Souza et al. (2018). Porém, ao invés de utilizar apenas remanescentes florestais, utilizamos um *shapefile* de remanescentes florestais e não florestais de Mata Atlântica mapeados em 2016 (<http://mapas.sosma.org.br>) para verificar quais potenciais CSAs no futuro que se encontram desprotegidos coincidem com remanescentes de Mata Atlântica. Criamos um buffer em torno destes fragmentos com a mesma resolução das variáveis ambientais – 1km, a fim de ligar remanescentes próximos.

Definimos três categorias de prioridade de conservação: Muito alta – remanescentes dentro de CSAs considerando um cenário pessimista de alterações climáticas; Alta – remanescentes dentro de CSAs antigos em um cenário otimista de alterações climáticas; e Média – remanescentes dentro de CSAs recentes em um cenário otimista de alterações climáticas.

RESULTADOS

Estatísticas de validação dos modelos de distribuição das formações vegetais

As estatísticas de validação (Tabela 5.3.1) indicam boa performance dos modelos. As formações vegetais com distribuição mais restrita (Estepe, Savana e Floresta Ombrófila Densa) obtiveram melhor performance quando comparadas com as formações vegetais com distribuição mais ampla (Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual).

Tabela 5.3.1. Estatísticas de validação dos modelos de distribuição das Formações Vegetais do Estado do Paraná: *Area Under the Roc Function* (AUC), *True Skill Statistics* (TSS) calculado com base no threshold *Maximum training sensitivity plus specificity* e *Boyce Index*.

Vegetation	AUC Train	AUC Test	TSS	Boyce Index
<i>Steppe (STE)</i>	0.92	0.91	0.76	0.79
<i>Savanna (SAV)</i>	0.93	0.92	0.75	0.81
<i>Mixed Ombrophylous Forest (MOF)</i>	0.87	0.84	0.61	0.76
<i>Semideciduous Seasonal Forest (SSF)</i>	0.85	0.80	0.57	0.72
<i>Ombrophylous Dense Forest (ODF)</i>	0.98	0.97	0.90	0.75

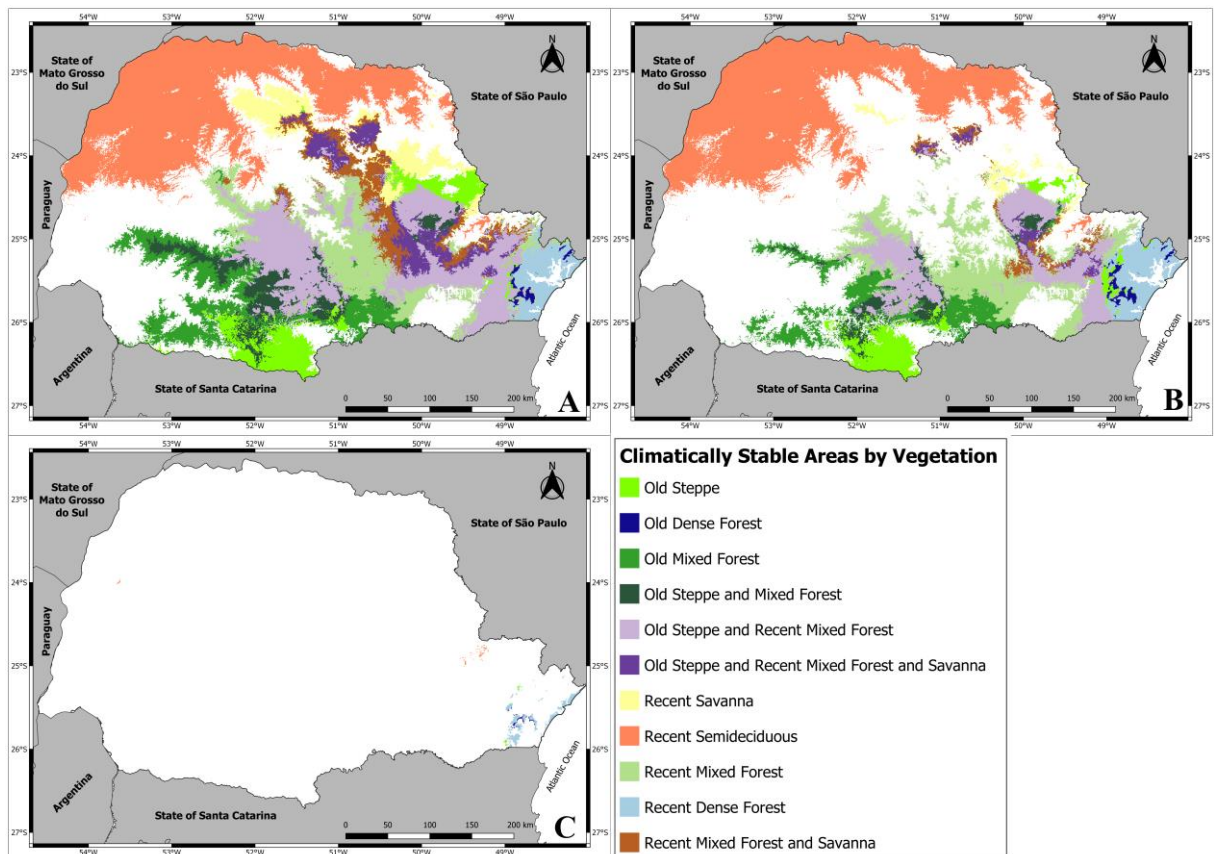
Áreas climaticamente estáveis (CSAs) e eficiência das áreas de proteção ambiental em cenários otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5).

Nossos resultados (Figura 5.3.2A) mostram que, para o tempo atual, a maior parte das áreas climaticamente estáveis são formadas por CSAs antigos de Estepe (47 605 km²) e CSAs recentes de Floresta Ombrófila Mista (52 118 km²) e Floresta Estacional Semidecidual (41 958 km²). CSAs antigos de Floresta Ombrófila Mista (20 362 km²) e CSAs recentes de Savana (22 348 km²) e Floresta Ombrófila Densa (4 997 km²) também foram identificados para o tempo atual.

Considerando um cenário otimista de alterações climáticas (Figura 5.3.2B), foi estimada uma perda de 73% de CSAs recentes de Savana, 46% de CSAs antigos de Estepe, 38% de CSAs antigos de Floresta Ombrófila Mista e 35% de CSAs recentes de Floresta Ombrófila Mista. Neste cenário não foram estimadas perdas significativas de CSAs recentes de Floresta Ombrófila Densa e Floresta Ombrófila Semidecidual. No cenário pessimista (Figura 5.3.2C), as CSAs ficaram restritas a pequenos fragmentos, com desaparecimento total de CSAs recentes

de Savana e CSAs antigas de Floresta Ombrófila Mista, além de perdas de 99% de CSAs antigas de Estepe e CSAs recentes de Florestas Ombrófila Mista e Estacional Semidecidual, e de 86% de CSAs recentes de Floresta Ombrófila Densa.

Figura 5.3.2. Áreas climaticamente Estáveis (CSA) de cada formação vegetal no Estado do Paraná, identificadas (A) do Último Máximo Glacial e Holoceno Médio até o tempo atual, (B) do Último Máximo Glacial e Holoceno Médio até a projeção otimista para 2070 (RCP 2.6), e (C) até a projeção pessimista para 2070 (RCP 8.5).



Fonte: O autor.

Nota: Foram consideradas CSAs antigas as áreas adequadas para uma mesma formação vegetal desde o Último Máximo Glacial (21ka) enquanto CSAs recentes foram aquelas adequadas desde o Holoceno Médio (6ka).

Os índices calculados (Tabela 5.3.2) mostram que atualmente 10.5% da área total do Paraná é protegida por PAs, sendo 85% da área destas PAs eficientes na proteção de CSAs. A perda de áreas climaticamente estáveis pode chegar a 25% considerando um cenário otimista, diminuindo em 5.2% a eficiência das PAs. Em um cenário pessimista, a perda de CSAs pode chegar a 99%, levando a uma redução de 80% na eficiência de PAs.

Tabela 5.3.2. Área total do Estado do Paraná, Índice de proteção (percentual de área protegida por áreas de proteção ambiental), Índice de CSA (percentual de área do Estado identificada como área climaticamente estável), Índice de proteção de CSA (percentual de área climaticamente estável protegida por áreas

de proteção ambiental) e Índice de Eficiência de PA (percentual de área de áreas de proteção ambiental que abrigam áreas climaticamente estáveis).

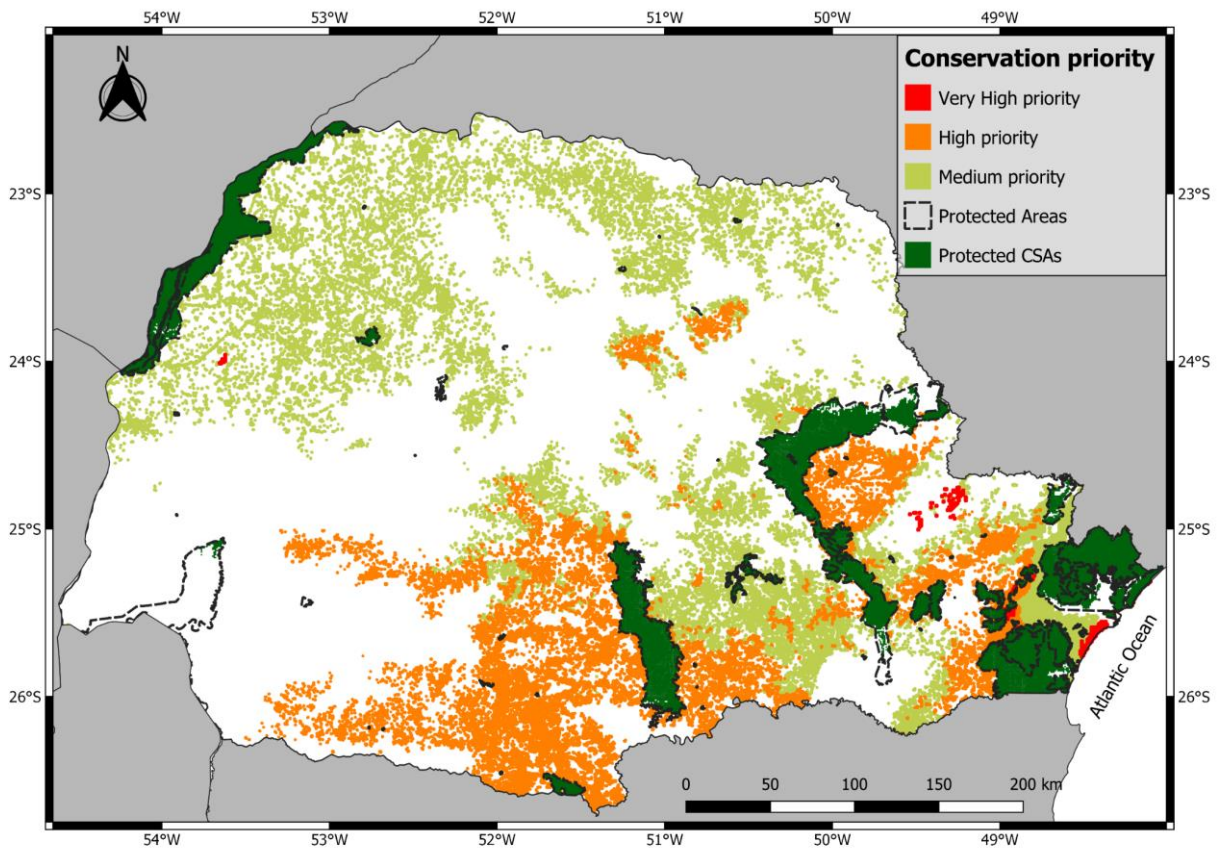
	Current	Optimistic scenario (2070 – RCP 2.6)	Pessimistic scenario (2070 – RCP 8.5)
Paraná Area (km ²)	199 311	199 311	199 311
Protected Area (km ²)	21 013	21 013	21 013
Climatic Stable Area (km ²)	136 109	101 944	1 313
Protection Index (%)	10.5	10.5	10.5
CSA Index (%)	68.3	51.1	0.7
CSA Protection Index (%)	13.2	12.4	0.8
PA Efficiency Index (%)	85	80.2	5.3

Fonte: O autor.

Áreas prioritárias para conservação.

Foram definidas como áreas prioritárias os remanescentes de vegetação nativa dentro de CSAs e fora de PAs (Figura 5.3.3). As áreas de Muito Alta Prioridade para conservação, que consideram as CSAs persistentes no cenário pessimista para o futuro, são formadas por remanescentes de Floresta Ombrófila Densa e Florestas Estacional Semidecidual. As áreas de Alta Prioridade para conservação, que abrangem as CSAs antigos persistentes no cenário otimista, são formadas principalmente por remanescentes de Estepe. As áreas de Média Prioridade para conservação, que abrangem as CSAs recentes persistentes no cenário otimista, são formadas por Florestas Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa e Savana.

Figura 5.3.3. Novas áreas de proteção propostas para abranger remanescentes de Mata Atlântica dentro de áreas climaticamente estáveis considerando cenários otimista (RCP 2.6) e pessimista (RCP 8.5) para 2070 e que se encontram fora dos limites administrativos de PAs.



Fonte: O autor.

Notas: Áreas de muito alta prioridade abrangem CSAs persistentes no cenário pessimista para o futuro, Áreas de Alta Prioridade abrangem CSAs antigos persistentes no cenário otimista e Áreas de Média Prioridade abrangem CSAs recentes persistentes no cenário otimista.

DISCUSSÃO

Áreas climaticamente estáveis podem facilitar a persistência de espécies durante grandes alterações climáticas, possuindo um papel importante na compreensão da história evolutiva recente da vida na Terra e sendo importantes em planos de conservação em um cenário de rápidas alterações climáticas (KEPPEL et al., 2012, 2015). A grande taxa de endemismo encontrada em *Hotspots* está fortemente relacionada à estabilidade climática destas regiões (HARRISON; NOSS, 2017). Nos trópicos, a maior diversidade encontrada em áreas climaticamente estáveis reforça a “Hipótese do Tempo” (MARIN; HEDGES, 2016), que atribui a maior diversidade encontrada nos trópicos a existência de linhagens mais antigas. A estabilidade climática também é capaz de explicar a enorme diversidade de plantas encontrada fora de ecossistemas tropicais úmidos (COWLING et al., 2015).

Neste trabalho, a maior parte das CSAs antigas foram constituídas por Estepe, decorrente da ampla distribuição deste tipo de vegetação no modelo para o LGM. Vários estudos paleopalinológicos mostram que a vegetação campestre já foi dominante no Paraná durante o Pleistoceno Tardio, quando o clima era mais frio e seco que o atual, persistindo mesmo com o aumento das temperaturas e da umidade durante o Holoceno Médio (BEHLING, 1997, 1998, 2007; BEHLING et al., 2004; BEHLING; NEGRELLE, 2001; LEDRU; SALGADO-LABOURIAU; LORSCHUITTER, 1998; STEVAUX, 2000). A vegetação campestre está entre os ecossistemas com maior riqueza de espécies do mundo (WILSON et al., 2012), e as maiores taxas de endemismo se encontram em regiões campestres climaticamente estáveis (SANDEL et al., 2017).

Além de possuírem uma grande riqueza de espécies, o Estepe também pode atenuar os efeitos das alterações climáticas. Formações vegetais campestres possuem uma alta taxa de acúmulo de matéria orgânica, armazenam a maior parte de sua biomassa abaixo do nível do solo e têm uma taxa de decomposição de matéria orgânica mais lenta, o que os torna muito importantes no sequestro e no armazenamento de Carbono (ANDRADE et al., 2015; O'MARA, 2012). Na Califórnia, a vegetação campestre é considerada um reservatório de Carbono mais seguro que florestas, que em épocas de seca são alvos de incêndios e passam de reservatórios para fontes de liberação de Carbono na atmosfera (DASS et al., 2018). Apesar de sua grande riqueza de espécies e seu potencial em mitigar os efeitos das alterações climáticas, os campos localizados na região Sul do Brasil costumam ser negligenciados e tratados com menor importância em políticas de conservação, tendo como principal ameaça a agropecuária (OVERBECK et al., 2007). Nossos resultados mostram que além da conversão de vegetação natural em áreas agrícolas e de pastagem, as alterações climáticas também constituem uma ameaça para a vegetação campestre, com perda de 46% de CSAs de Estepe em um cenário otimista para o futuro e 99% em um cenário pessimista. Embora a vegetação campestre possua adaptações que poderiam permitir uma maior tolerância ao clima mais seco esperado para o futuro (COUGHENOUR, 1985; CRAINE et al., 2013), o rápido aumento de temperatura pode dificultar a persistência deste tipo de vegetação.

Todos os outros tipos de vegetação apresentaram apenas CSAs recentes, com exceção de Floresta Ombrófila Mista que também apresentou algumas CSAs antigas nas regiões sudoeste e centro-sul do Paraná. Estes resultados também são corroborados por outros estudos paleopalinológicos, que mostram que o aumento de temperatura e de umidade durante o

Holoceno Médio permitiu a expansão destes tipos de vegetação. (BEHLING, 1997, 1998, 2007; BEHLING et al., 2004; BEHLING; NEGRELLE, 2001; DA SILVA; PASSOS, 2010). Em um cenário otimista de alterações climáticas, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa não apresentaram perdas significativas de CSAs. A Floresta Estacional Semidecidual está localizada em locais de altas temperaturas e com um período seco definido (HIGUCHI et al., 2013), portanto, o aumento de temperatura e a diminuição de precipitação projetada para o futuro podem beneficiar a expansão deste tipo de vegetação. Já a Floresta Ombrófila Densa está localizada em regiões de alta precipitação durante o ano (MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011), onde ocorrem as chuvas orográficas, que não sofre grandes alterações de acordo com a projeção utilizada no cenário otimista para 2070.

As projeções considerando um cenário pessimista de alterações climáticas são catastróficas, sendo estimada uma grande perda de CSAs para todos os tipos de vegetação. Dentro de *Hotspots* o impacto das mudanças climáticas pode ser maior que o do desmatamento (MALCOLM et al., 2006), sendo a Mata Atlântica um dos três *Hotspots* mais vulneráveis aos efeitos do aquecimento global (BELLARD et al., 2014). Juntos, desmatamento e alterações climáticas podem causar a perda de até 58% da vegetação natural considerando um cenário pessimista para o futuro (JANTZ et al., 2015). Nossos resultados mostram que alterações climáticas podem levar não só a extinção de espécies, mas de refúgios climáticos associados a uma alta biodiversidade, o que evidencia a necessidade de políticas globais de redução de emissão de gases que contribuem para as mudanças climáticas.

A perda de biodiversidade em áreas não protegidas é maior que em áreas protegidas (GRAY et al., 2016), mesmo em áreas próximas aos limites administrativos de PAs (DEFRIES et al., 2005; SPRACKLEN et al., 2015), o que evidencia a importância da identificação de remanescentes de vegetação natural que se encontram desprotegidos. Algumas áreas identificadas neste trabalho como prioritárias para conservação coincidem com áreas prioritárias definidas por outros trabalhos que utilizaram metodologias diferentes. No litoral do Paraná, áreas de média, alta e até mesmo de muito alta prioridade de conservação coincidem com áreas prioritárias para conservação de espécies endêmicas ameaçadas identificadas por Murray-Smith et al. (2009). Algumas áreas prioritárias também coincidem com as identificadas por Zwiener et al. (2017), que consideraram diferentes ações de manejo, cenários de mudanças climáticas e variáveis socioeconômicas e políticas.

Soares-Filho et al. (2014) identificaram áreas que necessitam de restauração de acordo com o Novo Código Florestal Brasileiro, que determina que pelo menos 20% da vegetação nativa dentro de propriedades privadas seja preservada. No Paraná, estas áreas que necessitam de restauração abrangem principalmente áreas de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista, que possuem remanescentes identificados neste trabalho como de alta e média prioridade por estarem em regiões climaticamente estáveis. A Floresta Estacional Semidecidual, por exemplo, está extremamente fragmentada por se encontrar em uma área predominante agrícola (DETTKE; ORFRINI; MILANEZE-GUTIERRE, 2008), havendo poucas PAs abrangendo este tipo de vegetação. A Floresta Estacional Semidecidual possui elevado potencial de regeneração (TOSCAN; GUIMARÃES; TEMPONI, 2017), portanto, áreas identificadas neste trabalho como de Média Prioridade para conservação e que estão em débito com o Novo Código Florestal podem servir de base no estudo de delineamento de políticas de conservação com o objetivo de recuperar estas florestas.

Entretanto, a simples restauração da vegetação nativa por agricultores dentro de suas propriedades até o mínimo exigido pode não ser suficiente. Strassburg et al. (2019) analisaram o custo-benefício de vários cenários de restauração das áreas que estão em débito com o Novo Código Florestal e compararam com um cenário base, onde todos os agricultores restauram a vegetação nativa dentro de suas próprias propriedades até o mínimo exigido. Este cenário base foi o pior dos cenários analisados, custando 50.2 bilhões de dólares, evitando apenas 7.2% das extinções e sequestrando apenas 0.5 bilhões de toneladas de CO₂. Em outro cenário, em que seria maximizado o custo-benefício, seria evitado a extinção de 26% das espécies e sequestrado 1 bilhão de toneladas de CO₂ ao custo de 28 bilhões de dólares.

O Novo Código Florestal também permite o desmatamento de mais de 88 milhões de hectares dentro de propriedades privadas (SOARES-FILHO et al., 2014). No Paraná, essas áreas de “desmatamento legal” se encontram principalmente no litoral do Estado, onde estão localizadas CSAs de muito alta e média prioridade para conservação e que também foram identificadas como prioritárias por outros trabalhos (MURRAY-SMITH et al., 2009; ZWIENER et al., 2017a). A conexão entre estas áreas prioritárias e PAs próximos pode ser uma importante estratégia na conservação da biodiversidade existente nestes remanescentes. São vários os efeitos ecológicos positivos de corredores ecológicos (HADDAD et al., 2014), sendo esta a estratégia mais popular para mitigar os efeitos das alterações climáticas (HELLER; ZAVALETA, 2009).

As CSAs encontradas neste estudo diferiram das encontradas por Sobral-Souza et al. (2018) dentro da Mata Atlântica, sendo a eficiência das PAs do Paraná (85%) maior que as encontradas para a Mata Atlântica (17.9%) e para a Amazônia (59.2). Entretanto, não é possível afirmar que o Paraná é mais eficiente na proteção de CSAs quando comparado ao restante da Mata Atlântica ou da Amazônia, já que resultados de trabalhos de modelagem dependem da extensão da área de estudo, da resolução das variáveis ambientais, dos pontos de ocorrência utilizados e do método utilizado para construir os modelos (HERNÁNDEZ et al., 2006; MEROW; SMITH; SILANDER, 2013). Sobral-Souza et al. (2018) construíram os modelos utilizando pontos aleatórios dentro de biomas, enquanto os modelos do presente trabalho foram construídos a partir de ocorrências de formações vegetais dentro de biomas. Outros estudos abrangendo as demais formações vegetais dentro da Mata Atlântica e da Amazônia poderiam confirmar a eficiência das PAs dentro destes dois biomas.

Embora ferramentas de modelagem de nicho ecológico sejam mais comumente utilizadas na análise de distribuição de espécies, elas também podem fornecer valiosas informações sobre ecossistemas e biomas (SOBRAL-SOUZA; LIMA-RIBEIRO; SOLFERINI, 2015). Neste trabalho, mostramos que as CSAs no Estado do Paraná têm um grande potencial para serem ecologicamente importantes em um cenário de alterações climáticas, como as CSAs de Estepe, que podem mitigar os efeitos do aquecimento global; de Floresta Ombrófila Densa, que foi identificada como de alta prioridade por outros estudos e que se encontra ameaçada de acordo com as novas regras do Novo Código Floresta Brasileiro; e de Floresta Estacional Semidecidual, que obteve menor perda de CSAs em um cenário otimista de alterações climáticas, possui grande poder de regeneração e que se encontra em débito com o Novo Código Florestal.

As PAs correspondem a 10.5% do Estado do Paraná. A Convenção Sobre Biodiversidade estabelece como meta que pelos menos 17% dos ecossistemas terrestres estejam protegidos por PAs até 2020 (BERTZKY et al., 2012). Essas PAs devem conter uma amostra representativa da biodiversidade de cada região e garantir a sobrevivência destas populações a longo prazo (MARGULES; PRESSEY, 2000). Neste trabalho foram identificadas CSAs que estão relacionadas a áreas de grande biodiversidade e que podem garantir a funcionalidade de áreas de proteção ambiental mesmo em um cenário de alterações climáticas.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

REFERÊNCIAS

- 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.
- ANDRADE, B. O. et al. Grassland degradation and restoration: A conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. **Natureza e Conservacao**, v. 13, n. 2, p. 95–104, 2015.
- ARAÚJO, M. B. et al. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. **Ecography**, v. 31, n. 1, p. 8–15, 2008.
- BARNOSKY, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **Nature**, v. 471, n. 7336, p. 51–57, 2011.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1–2, p. 109–121, 1997.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, n. 2, p. 143–156, 1998.
- BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, n. 3–4, p. 277–297, 2004.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, fire and climate dynamics of Serra do Araçatuba in the Atlantic coastal mountains of Paraná State, southern Brazil. **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 16, n. 2–3, p. 77–85, 2007.
- BEHLING, H.; NEGRELLE, R. R. B. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, Southern Brazil, during the late Quaternary. **Quaternary Research**, v. 56, n. 3, p. 383–389, 2001.
- BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.
- BERTZKY, B. et al. **Protected Plant Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas**. Gland: [s.n.]. Disponível em: <<http://copa.acguanacaste.ac.cr:8080/handle/11606/111>>.

- BORIA, R. A. et al. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological Modelling**, v. 275, p. 73–77, 2014.
- BOYCE, M. S. et al. Evaluating resource selection functions. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 281–300, 2002.
- CABEZA, M. et al. Combining probabilities of occurrence with spatial reserve design. **Journal of Applied Ecology**, v. 41, n. 2, p. 252–262, 2004.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.
- CEBALLOS, G. et al. Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. **Science Advances**, v. 1, n. 5, p. e1400253–e1400253, 2015.
- COUGHENOUR, M. B. Graminoid Responses to Grazing by Large Herbivores: Adaptations, Exaptations, and Interacting Processes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 72, n. 4, p. 852–863, 1985.
- COWLING, R. M. et al. Variation in plant diversity in mediterranean-climate ecosystems: The role of climatic and topographical stability. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 3, p. 552–564, 2015.
- CRAINE, J. M. et al. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 1, p. 63–67, 2013.
- DA SILVA, P. A. H.; PASSOS, E. A paisagem de Vila Velha e seu significado para a teoria dos refúgios e a evolução do Domínio Morfoclimático dos Planaltos das Araucárias. **RA'E GA - O Espaço Geográfico em Análise**, n. 19, p. 155–164, 2010.
- DASS, P. et al. Grasslands may be more reliable carbon sinks than forests in California. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 7, p. 074027, 2018.
- DEFRIES, R. et al. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 19–26, 2005.
- DETTKE, G. A.; ORFRINI, A. C.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. Composição florística e distribuição de epífitas vasculares em um remanescente alterado de Floresta Estacional Semidecidual no Paraná, Brasil. **Rodriguésia**, v. 59, p. 859–872, 2008.
- FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38–49, 1997.
- GARDEN, J. G.; O'DONNELL, T.; CATTERALL, C. P. Changing habitat areas and static reserves: challenges to species protection under climate change. **Landscape Ecology**, v. 30, n. 10, p. 1959–1973, 2015.
- GRAY, C. L. et al. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. **Nature Communications**, v. 7, n. 12306, p. 1–7, 2016.

HADDAD, N. M. et al. Potential Negative Ecological Effects of Corridors. **Conservation Biology**, v. 28, n. 5, p. 1178–1187, 2014.

HARRIS, R. M. B. et al. To be or not to be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. **Ecological Management and Restoration**, v. 14, n. 3, p. 230–234, 2013.

HARRIS, R. M. B. et al. Climate projections for ecologists. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 621–637, 2014.

HARRISON, S.; NOSS, R. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 207–214, 2017.

HELLER, N. E.; ZAVALA, E. S. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. **Biological Conservation**, v. 142, n. 1, p. 14–32, 2009.

HERNÁNDEZ, P. A. et al. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. **Ecography**, v. 29, n. June, p. 773–785, 2006.

HIGUCHI, P. et al. Influência do clima e de rotas migratórias de espécies arbóreas sobre o padrão fitogeográfico de florestas na região sul do Brasil. **Ciencia Florestal**, v. 23, n. 4, p. 539–553, 2013.

JANTZ, S. M. et al. Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1122–1131, 2015.

KAEHLER, M. et al. **Plantas vasculares do Paraná**. Curitiba: Departamento de Botânica, 2014.

KEPPEL, G. et al. Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 393–404, 2012.

KEPPEL, G. et al. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, n. 2, p. 106–112, 2015.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707–713, 2005.

LEDRU, M. P.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHTEITTER, M. L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. **Review Of Palaeobotany And Palynology**, v. 99, n. 2, p. 131–142, 1998.

LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 4, p. 778–789, 2013.

MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solos e vegetação do estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Biotecnologia**, v. 2, p. 102–200, 1948.

MAIA, F. R. DA; GOLDENBERG, R. Melastomataceae from the “Parque Estadual do Guartelá”, Tibagi, Paraná, Brazil: species list and field guide. **Check List**, v. 10, n. 6, p. 1316, 2014.

MALCOLM, J. R. et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. **Conservation Biology**, v. 20, n. 2, p. 538–548, 2006.

MARGULES, D. R.; PRESSEY, R. L. Systematic conservation planning. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 243–253, 2000.

MARIN, J.; HEDGES, S. B. Time best explains global variation in species richness of amphibians, birds and mammals. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 6, p. 1069–1079, 2016.

MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: Implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 1, p. 153–168, 2011.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species’ distributions: What it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MURRAY-SMITH, C. et al. Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. **Conservation Biology**, v. 23, n. 1, p. 151–163, 2009.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.

O’MARA, F. P. The role of grasslands in food security and climate change. **Annals of Botany**, v. 110, n. 6, p. 1263–1270, 2012.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil’s neglected biome: The South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101–116, 2007.

PECL, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. **Science**, v. 355, n. 6332, p. eaai9214, 2017.

PEREIRA, J. B. DE S.; LABIAK, P. H. Checklist of ferns and lycophytes from the highlands of Pico Paraná State Park, Paraná, Brazil. **Rodriguésia**, v. 69, n. 2, p. 301–307, 2018.

PHILLIPS, S. J. et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 887–893, 2017.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, 2006.

PORFIRIO, L. L. et al. Improving the Use of Species Distribution Models in Conservation Planning and Management under Climate Change. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e113749, 2014.

RAYFIELD, B. et al. Comparing static versus dynamic protected areas in the Québec boreal forest. **Biological Conservation**, v. 141, n. 2, p. 438–449, 2008.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.

RITTER, L. M. O.; RIBEIRO, M. C.; MORO, R. S. Composição florística e fitofisionomia de remanescentes disjuntos de Cerrado nos Campos Gerais, PR, Brasil - limite austral do bioma. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 379–414, 2010.

RODERJAN, C. V. et al. As unidades fitogeográficas do estado do paran , brasil. **Ci ncia & Ambiente**, v. 24, p. 75–92, 2002.

SALA, O. E. et al. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. **Science**, v. 287, n. 5459, p. 1770–1774, 2000.

SANDEL, B. et al. Late Quaternary climate stability and the origins and future of global grass endemism. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 279–288, 2017.

SELWOOD, K. E.; MCGEOCH, M. A.; MAC NALLY, R. The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 837–853, 2014.

SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil’s Forest Code. **Science**, v. 344, n. April, p. 363–364, 2014.

SOBRAL-SOUZA, T. et al. Efficiency of protected areas in Amazon and Atlantic Forest conservation: A spatio-temporal view. **Acta Oecologica**, v. 87, p. 1–7, 2018.

SOBRAL-SOUZA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; SOLFERINI, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, v. 29, n. 5, p. 643–655, 2015.

SPRACKLEN, B. D. et al. A global analysis of deforestation in moist tropical forest protected areas. **PLoS ONE**, v. 10, n. 12, p. 1–16, 2015.

STEVAUX, J. C. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River : Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. **Quaternary International**, v. 72, n. 1, p. 73–85, 2000.

STRASSBURG, B. B. N. et al. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, n. 4, p. 13–15, 2017.

STRASSBURG, B. B. N. et al. Strategic approaches to restoring ecosystems can triple conservation gains and halve costs. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 1, p. 62–70, 2019.

TERRIBILE, L. C. et al. Areas of climate stability of species ranges in the Brazilian cerrado: Disentangling uncertainties through time. **Natureza a Conservacao**, v. 10, n. 2, p. 152–159, 2012.

TOSCAN, M. A. G.; GUIMAR ES, A. T. B.; TEMPONI, L. G. Caracteriza  o da produ  o de serapilheira e da chuva de sementes em uma reserva de floresta estacional semidecidual,

paraná. **Ciencia Florestal**, v. 27, n. 2, p. 415–427, 2017.

VARELA, S.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; TERRIBILE, L. C. A short guide to the climatic variables of the last glacial maximum for biogeographers. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. 1–15, 2015.

VELOZ, S. et al. Improving effectiveness of systematic conservation planning with density data. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1217–1227, 2015.

WILSON, J. B. et al. Plant species richness: The world records. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 4, p. 796–802, 2012.

WWF. **Living Planet Report - 2018: Aiming Higher**. Gland: WWF, 2018.

ZWIENER, V. P. et al. Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic Forest. **Diversity and Distributions**, v. 23, n. 8, p. 955–966, 2017.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, a boa capacidade preditiva dos modelos gerados pelo Maxent por meio de dados incompletos é sustentada não só pelos bons valores apresentados pelas métricas de validação, mas também pela congruência com dados paleopalinológicos, pela conformidade com outros trabalhos sobre a distribuição e a relação das formações vegetais paranaenses com o clima e também pela semelhança do modelo para o tempo atual com o primeiro mapa fitogeográfico do Estado do Paraná, descrito por Reinhard Maack antes de boa parte da vegetação ter sido convertida em áreas agrícolas e de pastagem.

A Mata Atlântica e o Cerrado continuam sendo ameaçados pela conversão de vegetação natural em áreas agrícolas e de pastagem. As alterações climáticas, em especial o aumento de temperatura e a diminuição de precipitação, podem acentuar a perda de biodiversidade. Áreas climaticamente estáveis estão associadas a refúgios vegetacionais, onde os efeitos de alterações climáticas são menores sobre os ecossistemas ali presentes. Foram identificados vários remanescentes de vegetação natural dentro de áreas climaticamente estáveis que se encontram fora dos limites administrativos de áreas de proteção ambiental. Algumas destas áreas coincidem com áreas de prioritária para conservação identificadas por outros estudos e com áreas que necessitam de restauração de acordo com o Novo Código Florestal. A perda destes remanescentes pode representar um dano irreparável tanto a curto prazo, pela perda de espécies ali presentes, quanto a longo prazo, pela perda de uma área que possui potencial para servir de refúgio em um cenário de alterações climáticas.

Os modelos de Floresta Estacional Semidecidual revelam o impacto das alterações antrópicas sobre a vegetação. Apesar de ser a formação vegetal com maior área caracterizada como adequada, a Floresta Estacional Semidecidual é a vegetação mais degradada do Estado, principalmente por estar em áreas favoráveis a produção agrícola. A identificação de remanescentes desta Floresta dentro de áreas climaticamente estáveis pode ser importante para evitar a perda total dos ecossistemas associados a este tipo de vegetação.

Os modelos também evidenciaram a importância da vegetação campestre, que costuma ser vista como de menor prioridade de conservação quando comparada às florestas. Além de representar a vegetação mais antiga do Estado e abrigar uma enorme biodiversidade, grande parte da vegetação campestre também se encontra em áreas climaticamente estáveis e em regiões de clima adequado para ocorrência de ecótonos com Savana, porção mais austral do

Bioma cerrado, um *Hotspot* de biodiversidade, e com Floresta Ombrófila Mista, vegetação símbolo do Estado do Paraná.

Nossos resultados também alertam para o risco que corre a Floresta Ombrófila Densa. Esta vegetação apresenta remanescentes identificados como de Muito Alta Prioridade para conservação por serem áreas climaticamente estáveis mesmo em um cenário pessimista de alterações climáticas. Estes remanescentes se encontram em uma região que pode sofrer “desmatamento legal” segundo o Novo Código Florestal Brasileiro, mesmo sendo identificada como de alta prioridade para conservação por diversos outros autores.

Neste trabalho, os modelos foram construídos utilizando apenas variáveis bioclimáticas associadas à temperatura e precipitação. Outras variáveis como altitude e tipo de solo não foram utilizadas por não possuírem projeções para o passado e para o futuro. Como descrito neste trabalho, a modelagem de tipos de vegetação ou biomas pode trazer valiosas informações sobre o comportamento de ecossistemas terrestres frente a alterações climáticas. Entretanto, a distribuição de espécies depende de vários outros fatores como tipo de solo, microclima, biologia reprodutiva, interações bióticas e impactos humanos. Cada espécie vai responder de maneira diferente a cada uma destas variáveis. Novos métodos que permitam a inclusão destas variáveis são fundamentais na construção de modelos mais refinados, que permitiriam avaliar a resposta de espécies e populações às alterações ambientais de maneira mais acurada. Além disso, ressaltamos aqui a importância do depósito de espécimes e informações sobre sua localização em herbários e museus, que posteriormente podem ser disponibilizados em bancos de dados *online*, que são imprescindíveis na obtenção de modelos que se aproximam da distribuição real da espécie.

A “Convenção Sobre Biodiversidade”, da qual o Brasil faz parte desde 1998, estabelece como meta que pelos menos 17% dos ecossistemas terrestres estejam inseridos em áreas de proteção até 2020. O planejamento de novas áreas de proteção deve considerar uma variedade de critérios biológicos, incluindo a avaliação dos efeitos das alterações climáticas sobre os ecossistemas e a identificação de áreas climaticamente estáveis que garantam a funcionalidade destas áreas de proteção a longo prazo. A criação de novas áreas de proteção que desconsideram a importância destes fatores pode não surtir efeito, o que implica em um desperdício de esforços e dinheiro público.

REFERÊNCIAS

- ADHIKARI, D.; BARIK, S. K.; UPADHAYA, K. Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. **Ecological Engineering**, v. 40, p. 37–43, 2012.
- AITKEN, S. N. et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. **Evolutionary Applications**, v. 1, n. 1, p. 95–111, 2008.
- 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.
- ALROY, J. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. **Science**, v. 292, n. 5523, p. 1893–1896, 2001.
- AMICI, V. et al. Ecological niche modelling with herbarium data: a framework to improve Natura 2000 habitat monitoring. **Applied Ecology and Environmental Research**, v. 12, n. 3, p. 645–659, 2014.
- ANDRADE, B. O. et al. Grassland degradation and restoration: A conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. **Natureza e Conservacao**, v. 13, n. 2, p. 95–104, 2015.
- ARAÚJO, M. B. et al. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. **Ecography**, v. 31, n. 1, p. 8–15, 2008.
- ASNER, G. P.; LEVICK, S. R. Landscape-scale effects of herbivores on treefall in African savannas. **Ecology Letters**, v. 15, n. 11, p. 1211–1217, 2012.
- AUSTIN, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 101–118, 2002.
- BARBET-MASSIN, M. et al. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 327–338, 2012.
- BARNOSKY, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **Nature**, v. 471, n. 7336, p. 51–57, 2011.
- BARVE, N. et al. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810–1819, 2011.
- BATISTA, V. G.; BASTOS, R. P. Anurans from a Cerrado-Atlantic Forest ecotone in Campos Gerais region, southern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 3, p. 574–582, 2014.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 97, n. 1–2, p. 109–121, 1997.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, n. 2, p. 143–156, 1998.

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, n. 1–2, p. 19–27, 2002.

BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, n. 3–4, p. 277–297, 2004.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, fire and climate dynamics of Serra do Araçatuba in the Atlantic coastal mountains of Paraná State, southern Brazil. **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 16, n. 2–3, p. 77–85, 2007.

BEHLING, H. et al. Late-Holocene Fire History in a Forest-Grassland Mosaic in Southern Brasil : Implications for Conservation. **Applied Vegetation Science**, v. 10, n. 1, p. 81–90, 2007.

BEHLING, H.; NEGRELLE, R. R. B. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, Southern Brazil, during the late Quaternary. **Quaternary Research**, v. 56, n. 3, p. 383–389, 2001.

BEHLING, H.; PILLAR, V. D. P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 2007.

BELKHIRIA, J. et al. Identification of high risk areas for avian influenza outbreaks in California using disease distribution models. **PLOS ONE**, v. 13, n. 1, p. 1–15, 2018.

BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.

BERTOLDO, É.; PAISANI, J. C.; OLIVEIRA, P. E. DE. Registro de Floresta Ombrófila Mista nas regiões sudoeste e sul do Estado do Paraná, Brasil, durante o Pleistoceno / Holoceno. **Hoehnea**, v. 1, n. 41, p. 1–8, 2014.

BERTZKY, B. et al. **Protected Plant Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas.** Gland. Disponível em: <<http://copa.acguanacaste.ac.cr:8080/handle/11606/111>>.

BIANCHI, J. S.; BENTO, C. M.; KERSTEN, R. DE A. Epífitas vasculares de uma área de ecótono entre as Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no Parque Estadual do Marumbi, PR. **Estudos de Biologia**, v. 34, n. 82, p. 37–44, 2012.

BISBY, F. A. The quiet revolution: biodiversity informatics and the internet. **Science**, v. 289, n. 5488, p. 2309–2312, 2000.

BLOIS, J. L. et al. Modeling the climatic drivers of spatial patterns in vegetation composition

since the Last Glacial Maximum. **Ecography**, v. 36, n. 4, p. 460–473, 2013.

BORIA, R. A. et al. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological Modelling**, v. 275, p. 73–77, 2014.

BORSATO, V. D. A.; DE SOUZA FILHO, E. E. A dinâmica atmosférica na vertente oriental da bacia do alto rio Paraná e a gênese das chuvas. **Acta Scientiarum. Technology**, v. 30, n. 2, 2008.

BORSATO, V. DA A.; DE SOUZA FILHO, E. E. A participação dos sistemas atmosféricos atuantes na bacia do rio Paraná no período 1980 a 2003. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 7, 2010.

BOYCE, M. S. et al. Evaluating resource selection functions. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 281–300, 2002.

BRADIE, J.; LEUNG, B. A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 6, p. 1344–1361, 2017.

BRADLEY, B. A.; WILCOVE, D. S.; OPPENHEIMER, M. Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. **Biological Invasions**, v. 12, n. 6, p. 1855–1872, 2010.

BRAUNISCH, V. et al. Selecting from correlated climate variables: A major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. **Ecography**, v. 36, n. 9, p. 971–983, 2013.

BROCCOLI, A. J.; MANABE, S. The influence of continental ice, atmospheric CO₂, and land albedo on the climate of the last glacial maximum. **Climate Dynamics**, v. 1, n. 2, p. 87–99, 1987.

BUCHANAN, G. M. et al. Identifying the potential wintering sites of the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* using remote sensing. **Ostrich**, v. 82, n. 2, p. 81–85, 2011.

BUENO, M. L. et al. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 403–414, 2017.

BUSTAMANTE, M. et al. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 655–671, 2012.

CABEZA, M. et al. Combining probabilities of occurrence with spatial reserve design. **Journal of Applied Ecology**, v. 41, n. 2, p. 252–262, 2004.

CAHOON, S. M. P. et al. Large herbivores limit CO₂ uptake and suppress carbon cycle responses to warming in West Greenland. **Global Change Biology**, v. 18, n. 2, p. 469–479, 2012.

CAMPOS, J. B.; SILVEIRA FILHO, L. **Ecosistemas Paranaenses - Floresta Atlântica.**

Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2010a.

CAMPOS, J. B.; SILVEIRA FILHO, L. **Ecossistemas Paranaenses - Floresta com Araucária**. Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2010b.

CAMPOS, J. B.; SILVEIRA FILHO, L. **Ecossistemas Paranaenses - Floresta Estacional Semidecidual**. Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2010c.

CAMPOS, J. B.; SILVEIRA FILHO, L. **Séries Ecossistemas Paranaenses: Campos Naturais**. Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2010d.

CAMPOS, J. B.; SILVEIRA FILHO, L. **Ecossistemas Paranaenses - Cerrado**. Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2010e.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.

CARDOSO, P. et al. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, v. 144, n. 11, p. 2647–2655, 2011.

CARMO, M. R. B. DO; ASSIS, M. A. DE. Caracterização florística e estrutural das florestas naturalmente fragmentadas no Parque Estadual do Guartelá, município de Tibagi, Estado do Paraná. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 1, p. 133–145, 2012.

CARMO, M. R. B. DO; MORO, R. S.; NOGUEIRA, M. K. F. DE S. A vegetação florestal nos Campos Gerais. In: **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: UEPG, 2010.

CAXAMBÚ, M. G.; GERALDINO, H. C. L.; SOLVALAGEM, A. C. M. Ferns and Lycophytes in Two Areas of Ecotone between Seasonal Semideciduous Forest and Mixed Ombrophilous Forest in Campo Mourão, Paraná, Brazil. **Open Journal of Forestry**, v. 05, n. 02, p. 195–209, 2015.

CEBALLOS, G. et al. Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. **Science Advances**, v. 1, n. 5, p. e1400253–e1400253, 2015.

CHEN, I. C. et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 1024–1026, 2011.

CLEMENTS, F. E. **Research methods in ecology**. Lincoln: The University publishing company, 1905.

COOPER, D. M. et al. Predicted Pleistocene-Holocene range shifts of the tiger (*Panthera tigris*). **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 11, p. 1199–1211, 2016.

CORDELLIER, M.; PFENNINGER, M. Inferring the past to predict the future: Climate modelling predictions and phylogeography for the freshwater gastropod *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). **Molecular Ecology**, v. 18, n. 3, p. 534–544, 2009.

CORLETT, R. T.; WESTCOTT, D. A. Will plant movements keep up with climate change?

Trends in Ecology and Evolution, v. 28, n. 8, p. 482–488, 2013.

COUGHENOUR, M. B. Graminoid Responses to Grazing by Large Herbivores: Adaptations, Exaptations, and Interacting Processes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 72, n. 4, p. 852–863, 1985.

COWLING, R. M. et al. Variation in plant diversity in mediterranean-climate ecosystems: The role of climatic and topographical stability. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 3, p. 552–564, 2015.

CRAINE, J. M. et al. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. **Nature Climate Change**, v. 3, n. 1, p. 63–67, 2013.

CRUZ-CÁRDENAS, G. et al. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables principales como variables predictoras. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 85, n. 1, p. 189–199, 2014.

CRUZ, G. C. F. DA. Alguns Aspectos do Clima dos Campos Gerais. In: **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2007.

CRUZ, F. W. et al. Evidence of rainfall variations in Southern Brazil from trace element ratios (Mg/Ca and Sr/Ca) in a Late Pleistocene stalagmite. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 71, n. 9, p. 2250–2263, 2007.

DA SILVA, D. D.; SEDOR, F. A.; RIBEIRO, A. M. Equus (*Amerhippus*) *neogaeus* Lund, 1840 (*Perissodactyla*, *Equidae*) no quaternário do Estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 3, p. 336–344, 2012.

DA SILVA, P. A. H.; PASSOS, E. A paisagem de Vila Velha e seu significado para a teoria dos refúgios e a evolução do Domínio Morfoclimático dos Planaltos das Araucárias. **RA'E GA - O Espaço Geográfico em Análise**, n. 19, p. 155–164, 2010.

DASS, P. et al. Grasslands may be more reliable carbon sinks than forests in California. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 7, p. 074027, 2018.

DEFRIES, R. et al. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 19–26, 2005.

DETTKE, G. A.; ORFRINI, A. C.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. Composição florística e distribuição de epífitas vasculares em um remanescente alterado de Floresta Estacional Semidecidual no Paraná, Brasil. **Rodriguésia**, v. 59, p. 859–872, 2008.

DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 12, p. 689–695, 2013.

DOUGHTY, C. E.; FAURBY, S.; SVENNING, J. C. The impact of the megafauna extinctions on savanna woody cover in South America. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 213–222, 2016.

DUCHEYNE, E. et al. Current and future distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in WHO Eastern Mediterranean Region. **International Journal of Health**

Geographics, v. 17, n. 1, p. 4, 2018.

ELGUINDI, N. et al. Assessment of CMIP5 global model simulations and climate change projections for the 21 st century using a modified Thornthwaite climate classification. **Climatic Change**, v. 122, n. 4, p. 523–538, 2014.

ELITH, J. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129–151, 2006.

ELITH, J. et al. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 1, p. 43–57, 2011.

FEDRIGO, J. K. et al. Temporary grazing exclusion promotes rapid recovery of species richness and productivity in a long-term overgrazed Campos grassland. **Restoration Ecology**, v. 26, n. 4, p. 677–685, 2018.

FICETOLA, G. F. et al. Knowing the past to predict the future: Land-use change and the distribution of invasive bullfrogs. **Global Change Biology**, v. 16, n. 2, p. 528–537, 2010.

FIDELIS, A. et al. Population biology and regeneration of forbs and shrubs after fire in Brazilian Campos grasslands. **Plant Ecology**, v. 211, n. 1, p. 107–117, 2010.

FIDELIS, A.; PIVELLO, V. R. Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos? **Biodiversidade Brasileira**, n. 2, p. 12–25, 2011.

FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38–49, 1997.

FOIS, M. et al. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using Species Distribution Models. **Journal for Nature Conservation**, v. 24, n. C, p. 42–48, 2015.

FRITZSONS, E. et al. Análise da pluviometria para definição de zonas homogêneas no Estado do Paraná. **Raega-O Espaço Geográfico em Análise**, v. 23, p. 555–572, 2011.

FRITZSONS, E.; MANTOVANI, L. E.; AGUIAR, A. V. DE. Relação entre altitude e temperatura: Uma contribuição ao zoneamento climático no Estado do Paraná. **Revista de Estudos Ambientais**, v. 10, n. 1, p. 49–64, 2008.

FRITZSONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Climatic Aspects Related To the Distribution of Brazilian Pine in the State of Santa Catarina. **Floresta**, v. 48, n. 4, p. 503, 2018.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica - Período 2016-2017**. São Paulo: SOS Mata Atlântica. Disponível em: <https://www.sosma.org.br/link/Atlas_Mata_Atlantica_2016-2017_relatorio_tecnico_2018_final.pdf>.

GALLARDO, B. et al. Protected areas offer refuge from invasive species spreading under climate change. **Global Change Biology**, v. 23, n. 12, p. 5331–5343, 2017.

GALLARDO, C. et al. Assessment of climate change in Europe from an ensemble of regional climate models by the use of Köppen-Trewartha classification. **International Journal of Climatology**, v. 33, n. 9, p. 2157–2166, 2013.

GARDEN, J. G.; O'DONNELL, T.; CATTERALL, C. P. Changing habitat areas and static reserves: challenges to species protection under climate change. **Landscape Ecology**, v. 30, n. 10, p. 1959–1973, 2015.

GIAMPOUDAKIS, K. et al. Niche dynamics of Palaeolithic modern humans during the settlement of the Palaeartic. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 3, p. 359–370, 2017.

GILL, J. L. et al. Pleistocene Megafaunal Collapse, Novel Plant Communities, and Enhanced Fire Regimes in North America. **Science**, v. 326, n. 5956, p. 1100–1103, 2009.

GOGOL-PROKURAT, M. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. **Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America**, v. 21, n. 1, p. 33–47, 2011.

GRAY, C. L. et al. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. **Nature Communications**, v. 7, n. 12306, p. 1–7, 2016.

GRINNELL, J. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **American Ornithologists's Union**, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.

GUILLERA-ARROITA, G.; LAHOZ-MONFORT, J. J.; ELITH, J. Maxent is not a presence-absence method: A comment on Thibaud et al. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 1192–1197, 2014.

GUISAN, A.; ARAU, M. B. Five (or so) challenges for species distribution modelling. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 10, p. 1677–1688, 2006.

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

GUO, D. et al. Conservation of Quiver Trees in Namibia and South Africa under a Changing Climate. **Journal of Geoscience and Environment Protection**, v. 04, n. 07, p. 1–8, 2016.

GUO, Y. et al. Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios. **Scientific Reports**, v. 7, n. 7, p. 46221, 2017.

HADDAD, N. M. et al. Potential Negative Ecological Effects of Corridors. **Conservation Biology**, v. 28, n. 5, p. 1178–1187, 2014.

HADLER, P.; DIAS, A. S.; BAUERMANN, S. Multidisciplinary Studies of Southern Brazil Holocene: Archaeological, Palynological and Paleontological Data. **Quaternary International**, v. 305, p. 119–126, 2013.

HALLMANN, C. A. et al. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. **PLoS ONE**, v. 12, n. 10, 2017.

HAMPTON, S. E. et al. Big data and the future of ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 11, n. 3, p. 156–162, 2013.

HARRIS, R. M. B. et al. To be or not to be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. **Ecological Management and Restoration**, v. 14, n. 3, p. 230–234, 2013.

HARRIS, R. M. B. et al. Climate projections for ecologists. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 621–637, 2014.

HARRISON, S.; NOSS, R. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 207–214, 2017.

HELLER, N. E.; ZAVALA, E. S. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. **Biological Conservation**, v. 142, n. 1, p. 14–32, 2009.

HEMSING, L. O.; BRYN, A. Three methods for modelling potential natural vegetation (PNV) compared: a methodological case study from south-central Norway. **Norsk Geografisk Tidsskrift**, v. 66, n. 1, p. 11–29, 2012.

HERNÁNDEZ, P. A. et al. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. **Ecography**, v. 29, n. June, p. 773–785, 2006.

HEWITT, G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. **Nature**, v. 405, n. 6789, p. 907–913, 2000.

HIGUCHI, P. et al. Influência do clima e de rotas migratórias de espécies arbóreas sobre o padrão fitogeográfico de florestas na região sul do Brasil. **Ciencia Florestal**, v. 23, n. 4, p. 539–553, 2013.

HIJMANS, R. J. et al. Computer Tools for Spatial Analysis of Plant Genetic Resources Data: DIVA-GIS. **Plant Genetic Resources Newsletter**, n. 127, p. 15–19, 2001.

HIJMANS, R. J.; ELITH, J. **Species distribution modeling with R**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>>. Acesso em: 17 mar. 2018.

HIRZEL, A. H. et al. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. **Ecological Modelling**, v. 199, n. 2, p. 142–152, 2006.

HORTAL, J. et al. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, n. 1, p. 523–549, 2014.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415–427, 1957.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, 2012.

IGANCI, J. R. et al. Campos de Cima da Serra: the Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 4, p. 378–393, 2011.

IMBRIE, J. et al. On the structure and origin of major glaciation cycles 2. The 100,000-year cycle. **Paleoceanography**, v. 8, n. 6, p. 699–735, 1993.

IPCC. **Climate Change 2014: Synthesis Report** IPCC. Geneva: IPCC. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full.pdf>.

ITCG. **Dados e informações geoespaciais temáticos**. Disponível em: <<http://www.itcg.pr.gov.br/modules/faq/category.php?categoryid=9#>>. Acesso em: 25 jul. 2018.

JANTZ, S. M. et al. Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1122–1131, 2015.

KAEHLER, M. et al. **Plantas vasculares do Paraná**. Curitiba: Departamento de Botânica, 2014.

KARK, S. et al. The role of transitional areas as avian biodiversity centres. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 187–196, 2007.

KARK, S. Effects of Ecotones on Biodiversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity**. Oxford: Elsevier, 2012. p. 142–148.

KEARNEY, M. Habitat, environment and niche: What are we modelling? **Oikos**, v. 115, n. 1, p. 186–191, 2006.

KEARNEY, M. R.; WINTLE, B. A.; PORTER, W. P. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. **Conservation Letters**, v. 3, n. 3, p. 203–213, 2010.

KEPPEL, G. et al. Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 393–404, 2012.

KEPPEL, G. et al. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, n. 2, p. 106–112, 2015.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707–713, 2005.

KRAMER-SCHADT, S. et al. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 11, p. 1366–1379, 2013.

KRITICOS, D. J.; JAROŠIK, V.; OTA, N. Extending the suite of BIOCLIM variables: a proposed registry system and case study using principal components analysis. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 9, p. 956–960, 2014.

KUMAR, S.; STOHLGREN, T. J. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. **Journal of Ecology and the Natural Environment**, v. 1, n. 4, p. 94–98, 2009.

KURIA, M. W.; NGUMI, V. W.; NJENGA, P. K. MaxEnt Modeling for Predicting a Suitable Habitat for a Threatened and Endangered Medicinal Plant Species *Strychnos henningsii* in Kenya. **International Journal of Innovative Research and Knowledge**, v. 2, n. 11, p. 61–78, 2017.

LADCHUK, D. P. P. T.; PAROLIN, M.; BAUERMANN, S. G. Revista Brasileira de Geografia Física. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 9, n. 4, p. 1183–1196, 2016.

LAMSAL, P. et al. Invasive alien plant species dynamics in the Himalayan region under climate change. **Ambio**, v. 47, n. 6, 2018.

LEDRU, M. P.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHUITTER, M. L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. **Review Of Palaeobotany And Palynology**, v. 99, n. 2, p. 131–142, 1998.

LI, Y. et al. Management reference for nature reserve networks based on MaxEnt modeling and gap analysis: a case study of the brown-eared pheasant in China. **Animal Biodiversity and Conservation**, v. 39, n. 2, p. 241–252, 2016.

LIMA-RIBEIRO, M. S.; DINIZ-FILHO, J. A. F. American megafaunal extinctions and human arrival: Improved evaluation using a meta-analytical approach. **Quaternary International**, v. 299, p. 38–52, 2013.

LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 4, p. 778–789, 2013.

LORENZEN, E. D. et al. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. **Nature**, v. 479, n. 7373, p. 359–364, 2011.

LOZIER, J. D.; ANIELLO, P.; HICKERSON, M. J. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: Anything goes with ecological niche modelling. **Journal of Biogeography**, v. 36, n. 9, p. 1623–1627, 2009.

MAACK, R. Notas preliminares sobre clima, solos e vegetação do estado do Paraná. **Arquivos de Biologia e Biotecnologia**, v. 2, p. 102–200, 1948.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 3. ed. Curitiba: Imprensa Oficial, 2002.

MAIA, F. R. DA; GOLDENBERG, R. Melastomataceae from the “Parque Estadual do Guartelá”, Tibagi, Paraná, Brazil: species list and field guide. **Check List**, v. 10, n. 6, p. 1316, 2014.

MALCOLM, J. R. et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. **Conservation Biology**, v. 20, n. 2, p. 538–548, 2006.

MALHI, Y. et al. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene.

Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 113, n. 4, p. 838–846, 2016.

MANISH, K. et al. Modelling the impacts of future climate change on plant communities in the Himalaya: a case study from Eastern Himalaya, India. **Modeling Earth Systems and Environment**, v. 2, n. 2, p. 92, 2016.

MARGULES, D. R.; PRESSEY, R. L. Systematic conservation planning. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 243–253, 2000.

MARIN, J.; HEDGES, S. B. Time best explains global variation in species richness of amphibians, birds and mammals. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 6, p. 1069–1079, 2016.

MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: Implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 1, p. 153–168, 2011.

MARTINS-RAMOS, D.; BORTOLUZZI, R. L. C.; MANTOVANI, A. Plantas medicinais de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Altomontana, Urupema, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 12, n. 3, p. 380–397, 2010.

MCCUNE, J. L. Species distribution models predict rare species occurrences despite significant effects of landscape context. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 6, p. 1871–1879, 2016.

MEDLEY, K. A. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 122–133, 2010.

MELO, M. S. DE; MENEGUZZO, I. S. Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná. In: **Espaço e Cultura: Ponta Grossa e os Campos Gerais**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2001.

MELO, M. S. et al. Holocene paleoclimatic reconstruction based on the Lagoa Dourada deposits, southern Brazil. **Geologica Acta**, v. 1, n. 3, p. 289–302, 2003.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MINGYANG, L. et al. Modeling potential habitats for alien species *Dreissena polymorpha* in Continental USA. **Acta Ecologica Sinica**, v. 28, n. 9, p. 4253–4258, 2008.

MONTEIRO, M. A. Caracterização climática do estado de Santa Catarina : uma abordagem dos principais sistemas atmosféricos que atuam durante o ano . **Geosul**, v. 16, n. 31, p. 69–78, 2001.

MONTENEGRO, C. et al. Niche modelling of endangered philippine birds using GARP and MAXENT. **Proceedings of the 7th International Conference Confluence 2017 on Cloud Computing, Data Science and Engineering**, p. 547–551, 2017.

MORALES, N. S.; FERNÁNDEZ, I. C.; BACA-GONZÁLEZ, V. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic

review. **PeerJ**, v. 5, p. e3093, 2017.

MORO, R. S.; CARMO, M. R. B. DO. A vegetação campestre nos Campos Gerais. In: **Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná**. Ponta Grossa: UEPG, 2010.

MORO, R. S.; GOMES, I. A.; PEREIRA, T. K. Selecting ecotonal landscape units on Meridional Plateau, Southern Brazil. **Bosque (Valdivia)**, v. 33, n. 3, p. 23–24, 2012.

MOYA, W.; JACOME, G.; YOO, C. Past, current, and future trends of red spiny lobster based on PCA with MaxEnt model in Galapagos Islands, Ecuador. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 13, p. 4881–4890, 2017.

MURRAY-SMITH, C. et al. Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. **Conservation Biology**, v. 23, n. 1, p. 151–163, 2009.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.

NEWBOLD, T. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, n. 7545, p. 45–50, 2015.

NOLAN, C. et al. Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. **Science**, v. 361, n. 6405, p. 920–923, 2018.

O'DONNELL, M. S.; IGNIZIO, D. A. Bioclimatic Predictors for Supporting Ecological Applications in the Conterminous United States. **U.S Geological Survey Data Series 691**, p. 1–10, 2012.

O'MARA, F. P. The role of grasslands in food security and climate change. **Annals of Botany**, v. 110, n. 6, p. 1263–1270, 2012.

OLIVEIRA, P. T. S. et al. Trends in water balance components across the Brazilian Cerrado. **Water Resources Research**, v. 50, n. 9, p. 7100–7114, 2014.

OVERBECK, G. E. et al. Fine-Scale Post-Fire Dynamics in Southern Brazilian Subtropical Grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 655–664, 2005.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101–116, 2007.

PAQUIT, J. C. et al. Maxent modeling of the habitat distribution of the critically endangered *Pterocarpus indicus* Willd. forma *indicus* In Mindanao, Philippines. **Journal of Biodiversity & Environmental Sciences**, v. 10, n. 3, p. 2222–3045, 2017.

PARANÁ. Assembleia Legislativa. Projeto de Lei Nº 527/2016. Altera os limites da APA da Escarpa Devoniana, na forma que especifica a presente Lei. Disponível em: <http://portal.alep.pr.gov.br/modules/mod_legislativo_arquivo/mod_legislativo_arquivo.php?leiCod=66840&tipo=I>. Acesso em: 3 ago. 2017.

PAROLIN, M. et al. Considerações Paleoambientais do Holoceno Médio por Meio de Fitólitos

na Serra do Cadeado, Paraná. **Geography Department University of Sao Paulo**, v. 5, p. 96–103, 2017.

PASSOS, J. R. DOS; CAMARGO FILHO, M. Identificação de Linha de Pedra em Guarapuava – PR. **Terra Plural**, v. 9, n. 1, p. 102–118, 2015.

PEARSON, R. G. Climate change and the migration capacity of species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 3, p. 111–113, 2006.

PEARSON, R. G. Species ' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. **American Museum of Natural History**, v. 1, p. 1–50, 2007.

PECL, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. **Science**, v. 355, n. 6332, p. eaai9214, 2017.

PEREIRA, J. B. DE S.; LABIAK, P. H. Checklist of ferns and lycophytes from the highlands of Pico Paraná State Park, Paraná, Brazil. **Rodriguésia**, v. 69, n. 2, p. 301–307, 2018.

PETERSON, A; MARTINEZ-MEYER, E.; GONZALEZ-SALAZAR, C. Reconstructing the pleistocene geography of the Aphelocoma jays (Corvidae). **Diversity and Distributions**, v. 10, p. 237–246, 2004.

PETIT, R. J. et al. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. **Nature**, v. 399, p. 429–413, 1999.

PHILLIPS, S. J. **A Brief Tutorial on Maxent**. Disponível em: <https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/Maxent_tutorial2017.pdf>. Acesso em: 13 mar. 2018.

PHILLIPS, S. J. et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 887–893, 2017.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, 2006.

PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M. Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, v. 31, n. December 2007, p. 161–175, 2008.

PILLAR, V. D. P.; LANGE, O. **Os Campos do Sul**. Porto Alegre: Rede Campos Sulinos - UFRGS, 2015.

PORFIRIO, L. L. et al. Improving the Use of Species Distribution Models in Conservation Planning and Management under Climate Change. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e113749, 2014.

RASBOLD, G. G.; PAROLIN, M.; CAXAMBU, M. G. Reconstrução paleoambiental de um depósito sedimentar por análises multiproxy, turvo, estado do paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19, n. 2, p. 315–324, 2016.

RAYFIELD, B. et al. Comparing static versus dynamic protected areas in the Québec boreal forest. **Biological Conservation**, v. 141, n. 2, p. 438–449, 2008.

- REBOITA, M. S. et al. Regimes de precipitação na América do Sul: uma revisão bibliográfica. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 25, n. 2, p. 185–204, 2010.
- RÉGNIER, C. et al. Mass extinction in poorly known taxa. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 25, p. 7761–7766, 2015.
- RENNER, I. W.; WARTON, D. I. Equivalence of MAXENT and Poisson Point Process Models for Species Distribution Modeling in Ecology. **Biometrics**, v. 69, n. 1, p. 274–281, 2013.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010.
- RITTER, L. M. O.; RIBEIRO, M. C.; MORO, R. S. Composição florística e fitofisionomia de remanescentes disjuntos de Cerrado nos Campos Gerais, PR, Brasil - limite austral do bioma. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 379–414, 2010.
- ROBINSON, M. et al. Uncoupling human and climate drivers of late Holocene vegetation change in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–10, 2018.
- ROCES-DÍAZ, J. V. et al. Glacial refugia and mid-Holocene expansion delineate the current distribution of *Castanea sativa* in Europe. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 491, p. 152–160, 2018.
- RÖDDER, D. et al. Fading of the last giants: an assessment of habitat availability of the Sunda gharial *Tomistoma schlegelii* and coverage with protected areas. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 20, n. 6, p. 678–684, 2010.
- RODERJAN, C. V. et al. As unidades fitogeográficas do estado do paran , brasil. **Ci ncia & Ambiente**, v. 24, p. 75–92, 2002.
- RULE, S. et al. The Aftermath of Megafaunal Extinction: Ecosystem Transformation in Pleistocene Australia. **Science**, v. 335, n. 2012, p. 1483–1486, 2012.
- SALA, O. E. et al. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. **Science**, v. 287, n. 5459, p. 1770–1774, 2000.
- SANDEL, B. et al. Late Quaternary climate stability and the origins and future of global grass endemism. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 279–288, 2017.
- SAUPE, E. E. et al. Variation in niche and distribution model performance : The need for a priori assessment of key causal factors. **Ecological Modelling**, v. 237–238, p. 11–22, 2012.
- SEDDON, A. W. R. et al. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. **Nature**, v. 531, n. 7593, p. 229–232, 2016.
- SEDOR, F. A. **F sseis do Paran **. Curitiba: Museu de Ci ncias Naturais, 2014.

SEDOR, F. A.; BORN, P. A.; SANTOS, F. M. S. DOS. Pleistocenic fossil of *Scelidodon* (Mylodontidae) and *Tapirus* (Tapiridae) at caves of Paraná State (Southern Brazil). **Acta Biológica Paranaense**, v. 33, n. 1,2,3,4, p. 121–128, 2004.

SELWOOD, K. E.; MCGEOCH, M. A.; MAC NALLY, R. The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 837–853, 2014.

SILVA, D. W. **Caracterização paleoclimática do Quaternário Tardio em áreas planálticas do Estado do Paraná**. UEPG, 2018.

SILVA, W. L. et al. Tendências observadas em indicadores de extremos climáticos de temperatura e precipitação no estado do Paraná. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 30, n. 2, p. 181–194, 2015.

SIMEPAR. **Clima - Estado do Paraná**. Curitiba: SIMEPAR. Disponível em: <http://www.itcg.pr.gov.br/arquivos/File/Produtos_DGEO/Mapas_ITCG/PDF/Mapa_Climas_A3.pdf>.

SMITH, T. B. et al. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. **Science**, v. 276, n. 5320, p. 1855–1857, 1997.

SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil's Forest Code. **Science**, v. 344, n. April, p. 363–364, 2014.

SOBERÓN, J. Commentary on Ditch, Stitch and Pitch: the niche is here to stay. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 2, p. 414–417, 2014.

SOBRAL-SOUZA, T. et al. Efficiency of protected areas in Amazon and Atlantic Forest conservation: A spatio-temporal view. **Acta Oecologica**, v. 87, p. 1–7, 2018.

SOBRAL-SOUZA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; SOLFERINI, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology**, v. 29, n. 5, p. 643–655, 2015.

SORANNO, P. A.; SCHIMEL, D. S. Macrosystems ecology: big data, big ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 12, n. 1, p. 3–3, 2014.

SPRACKLEN, B. D. et al. A global analysis of deforestation in moist tropical forest protected areas. **PLoS ONE**, v. 10, n. 12, p. 1–16, 2015.

STEVAUX, J. C. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River : Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. **Quaternary International**, v. 72, n. 1, p. 73–85, 2000.

STRASSBURG, B. B. N. et al. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, n. 4, p. 13–15, 2017.

STRASSBURG, B. B. N. et al. Strategic approaches to restoring ecosystems can triple conservation gains and halve costs. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 1, p. 62–70, 2019.

SUROVELL, T. A. et al. Test of Martin's overkill hypothesis using radiocarbon dates on extinct megafauna. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 4, p. 886–891, 2016.

SVENNING, J. C. et al. Applications of species distribution modeling to paleobiology. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 21–22, p. 2930–2947, 2011.

TAKEDA, I. J. M.; MORO, R.; KACZMARECH, R. Análise florística de um enclave de cerrado no Parque do Guartelá, Tibagi, PR. **Publicatio UEPG, Ci.Biol.Saúde**, v. 2, n. 1, p. 21–31, 1996.

TERRIBILE, L. C. et al. Areas of climate stability of species ranges in the Brazilian cerrado: Disentangling uncertainties through time. **Natureza a Conservacao**, v. 10, n. 2, p. 152–159, 2012.

TORRES, F. T. P.; MACHADO, P. J. DE O. **Introdução à Climatologia**. Ubá: Geographica, 2008.

TOSCAN, M. A. G.; GUIMARÃES, A. T. B.; TEMPONI, L. G. Caracterização da produção de serapilheira e da chuva de sementes em uma reserva de floresta estacional semidecidual, paraná. **Ciencia Florestal**, v. 27, n. 2, p. 415–427, 2017.

URBAN, M. C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, v. 348, n. 6234, p. 571–573, 2015.

VANCINE, M. H. **Tutorial de Análises Preliminares e Gráficas no R para Modelos de Nicho Ecológico**. Rio Claro: UNESP, 2016.

VANDERWAL, J. et al. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling : How far should you stray from what you know ? **Ecological Modelling**, v. 220, n. 4, p. 589–594, 2009.

VARELA, S.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; TERRIBILE, L. C. A short guide to the climatic variables of the last glacial maximum for biogeographers. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. 1–15, 2015.

VELOZ, S. et al. Improving effectiveness of systematic conservation planning with density data. **Conservation Biology**, v. 29, n. 4, p. 1217–1227, 2015.

VILELA, B.; VILLALOBOS, F. LetsR: A new R package for data handling and analysis in macroecology. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 10, p. 1229–1234, 2015.

WALTHER, G. R. et al. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 12, p. 686–693, 2009.

WANG, S. et al. Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). **PLoS ONE**, v. 12, n. 4, p. 1–18, 2017.

WANG, W. et al. Predicting the Impacts of Climate Change on the Potential Distribution of Major Native Non-Food Bioenergy Plants in China. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e111587, 3 nov. 2014.

WARREN, D. L.; SEIFERT, S. N. Ecological niche modelling in MaxEnt: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, v. 21, n. 2, p. 335–42, 2011.

WARTON, D. I.; SHEPHERD, L. C. Poisson point process models solve the “pseudo-absence problem” for presence-only data in ecology”. *The Annals of Applied Statistics*, v. 4, n. 3, p. 1383–1402, 2010.

WHITTAKER, R. J. et al. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, v. 11, p. 3–23, 2005.

WILSON, J. B. et al. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, v. 23, n. 4, p. 796–802, 2012.

WILSON, P. D. **Guidelines for computing MaxEnt model output values from a lambdas file.** Disponível em: <http://gis.humboldt.edu/OLM_2015/Courses/GSP_570/Learning Modules/10 BlueSpray_Maxent_Uncertainty/MaxEnt_lambda_files.pdf>. Acesso em: 8 dez. 2017.

WISZ, M. S. et al. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, v. 88, n. 1, p. 15–30, 2013.

WWF. **Living Planet Report - 2018: Aiming Higher.** Gland: WWF, 2018.

YANG, X. et al. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecological Engineering*, v. 51, p. 83–87, 2013.

YATES, C. J. et al. Assessing the impacts of climate change and land transformation on *Banksia* in the South West Australian Floristic Region. *Diversity and Distributions*, v. 16, n. 1, p. 187–201, 2010.

ZALOUMIS, N. P.; BOND, W. J. Grassland restoration after afforestation: No direction home? *Austral Ecology*, v. 36, n. 4, p. 357–366, 2011.

ZENG, Y.; LOW, B. W.; YEO, D. C. J. Novel methods to select environmental variables in MaxEnt: A case study using invasive crayfish. *Ecological Modelling*, v. 341, p. 5–13, 2016.

ZHAO, Q. et al. Modeling impacts of climate change on the geographic distribution of medicinal plant *Fritillaria cirrhosa* D. Don. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, v. 152, n. 3, p. 349–355, 2018.

ZIMOV, S. A. et al. Steppe-Tundra Transition : A Herbivore-Driven Biome Shift at the End of the Pleistocene. *The American Naturalist*, v. 146, n. 5, p. 765–794, 1995.

ZWIENER, V. P. et al. Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, v. 23, n. 8, p. 955–966, 2017a.

ZWIENER, V. P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 298–309, 2017b.

APÊNDICE A – MAXENT FOR BEGINNERS: AN INTRODUCTION INTO THE SPECIES DISTRIBUTION MODELLING SOFTWARE PACKAGE MAXENT

MAXENT PARA INICIANTE: UMA INTRODUÇÃO AO SOFTWARE DE MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES MAXENT

ABSTRACT: The Species' Distribution Modeling is a computational method that allows to estimate the potential distribution of a specie, characterizing the suitable environment to specie and identifying where and how that suitable environment is distributed in space. The Maxent is one of the most popular tools to build Species' Distribution Models. Here, we introduced with more details a description of the settings and results generated by Maxent, which can be useful to researchers, especially beginners, who intend to use Maxent in a Species' Distribution Modeling research.

RESUMO: A Modelagem de Distribuição de Espécies é um método computacional que permite estimar a distribuição potencial de uma espécie, caracterizando os ambientes com condições ambientais que são adequadas para a espécie e identificando onde e como estes ambientes adequados estão distribuídos no espaço. Uma das ferramentas de modelagem mais populares é o Maxent. Neste trabalho, apresentamos com mais detalhes uma descrição das configurações e resultados gerados pelo Maxent, o que pode ser de grande utilidade para pesquisadores, especialmente iniciantes, que pretendem utilizar o Maxent em uma pesquisa de Modelagem de Distribuição de Espécies.

INTRODUÇÃO

O conhecimento sobre a identidade e distribuição de espécies na Terra é ainda muito escasso, com muitas espécies ainda não descritas e catalogadas (CARDOSO et al., 2011; DINIZ-FILHO et al., 2013; HORTAL et al., 2014; WHITTAKER et al., 2005). Uma estratégia que pode amenizar o efeito destas lacunas no estudo da biodiversidade é estimar a distribuição geográfica real ou potencial de uma espécie, caracterizando os ambientes com condições ambientais que são adequadas para a espécie e identificando onde e como estes ambientes adequados estão distribuídos no espaço (PEARSON, 2007).

As condições ambientais que são apropriadas para uma espécie podem ser caracterizadas usando uma abordagem mecanicista ou correlativa (KEARNEY, 2006; KEARNEY; WINTLE; PORTER, 2010; PEARSON, 2007). A abordagem mecanicista incorpora mecanismos fisiologicamente limitantes na tolerância das espécies às condições ambientais e requerem uma compreensão detalhada da resposta fisiológica das espécies aos fatores ambientais e, portanto, são difíceis de desenvolver para espécies menos conhecidas. Já a abordagem correlativa visa estimar as condições ambientais apropriadas associando os

registros de ocorrência com camadas de variáveis ambientais que podem afetar a existência e fisiologia da espécie. Como previsto por Bisby (2000), o grande desenvolvimento da tecnologia da informação transformou a Internet em um enorme sistema global de informações sobre biodiversidade. Bancos de dados como GBIF e SpeciesLink armazenam informações sobre os pontos de ocorrência de mais de um milhão de espécies, fornecendo valiosos dados que podem ser usados na caracterização de condições ambientais adequadas de determinada espécie através de uma abordagem correlativa.

Esta abordagem correlativa de distribuição de espécie tem sido chamada por vários nomes, como “modelagem de distribuição de espécies”, “modelagem de nicho ecológico ou nicho ambiental”, “modelagem de adequação de habitat” e “modelagem de envelope bioclimático” (PEARSON, 2007; RICKLEFS, 2010). Independentemente do nome usado, o processo de modelagem é essencialmente o mesmo e os fundamentos teóricos dos modelos são semelhantes, tendo como base o conceito de nicho proposto por Hutchinson (GUISAN; THUILLER, 2005). Hutchinson (1957) definiu nicho como sendo um hipervolume, um espaço multidimensional, dentro do qual existem diversos eixos que representavam as diferentes variáveis ambientais, tanto físicas quanto biológicas, que permitem a sobrevivência de uma dada espécie e limitam sua abundância e distribuição. Hutchinson ainda diferenciou nicho fundamental de realizado. O nicho fundamental engloba todas as condições e recursos que permitem uma determinada espécie existir e reproduzir-se na ausência de outras espécies, enquanto o nicho realizado refere-se à porção do nicho fundamental onde também se considera a presença de predadores e competidores.

Mesmo existindo uma mesma fundamentação teórica, baseada no conceito de nicho de Hutchinson, existem vários modelos que utilizam diferentes métodos para estimar as condições ambientais adequadas para uma espécie (PEARSON, 2007). Dentre estes modelos destaca-se o Maxent, software criado em 2006 pelos pesquisadores Steven Phillips e Robert Schapire, da AT&T Labs, e pelo pesquisador Robert Anderson, do Museu Americano de História Natural. Além de gerar mapas de distribuição potencial de espécies no presente, passado e futuro, o Maxent também calcula as estatísticas de validação do modelo, avalia quais variáveis ambientais são mais importantes para a previsão do modelo e determina limites de adequabilidade (“*thresholds*”) que podem ser usados para criação de um mapa binário que mostra pontos do mapa adequados para a espécie.

No site de *download* do programa é possível encontrar um breve tutorial sobre o Maxent (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/). Entretanto, esse tutorial não esclarece todos os parâmetros de configuração e o significado dos arquivos e dados de saída do programa. Neste trabalho, apresentamos com mais detalhes a descrição das configurações e resultados gerados pelo Maxent, o que pode ser de grande utilidade para pesquisadores, especialmente iniciantes, que pretendem utilizar o Maxent em uma pesquisa de Modelagem de Distribuição de Espécies.

Por que utilizar o Maxent?

- Software de uso gratuito e *open source* desde 2017 (PHILLIPS et al., 2017).
- Aplicação JAVA, não necessitando de instalação.
- Largamente utilizado - citado em mais de 1000 trabalhos publicados desde 2006 (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013).
- Capaz de construir modelos de distribuição de espécies utilizando apenas pontos de ocorrência, sem a necessidade de pontos de ausência.
- Valores de corte (*threshold*), estatísticas de validação (*Area Under Roc Curve – AUC*) e importância das variáveis ambientais calculadas pelo próprio Maxent.
- Gera arquivos de saída que podem ser utilizados para análises adicionais, como cálculo de outras métricas de validação como *True Skill Statistic* e *Boyce Index*.
- Gera curvas de respostas da espécie às variáveis ambientais, tanto em formato de imagem PNG (baixa resolução), quanto em formato DAT, que pode ser exportado para outros programas para construir gráficos de alta resolução.
- Permite ajustes em seus parâmetros de configuração, possuindo extensa literatura sobre seu funcionamento (BRADIE; LEUNG, 2017; ELITH et al., 2011; GUILLERA-ARROITA; LAHOZ-MONFORT; ELITH, 2014; MEROW; SMITH; SILANDER, 2013; MORALES; FERNÁNDEZ; BACA-GONZÁLEZ, 2017; PHILLIPS et al., 2017; PHILLIPS; DUDÍK, 2008; RENNER; WARTON, 2013; WARREN; SEIFERT, 2011).
- Possui um grupo de discussão ativo no Google Groups (<https://groups.google.com/d/forum/MAXENT>).

Aplicações do Maxent

Os resultados gerados pelo Maxent possuem as mais diversas aplicações, sendo utilizados na reconstrução da distribuição de espécies no passado (COOPER et al., 2016; ROCES-DÍAZ et al., 2018; SOBRAL-SOUZA; LIMA-RIBEIRO; SOLFERINI, 2015; WANG et al., 2017), análise dos impactos das mudanças climáticas na distribuição de espécies (MANISH et al., 2016; WANG et al., 2014; ZHAO et al., 2018), no delineamento de políticas de conservação (GUO et al., 2016; LI et al., 2016; SOBRAL-SOUZA et al., 2018; ZWIENER et al., 2017a), na identificação de áreas de risco suscetíveis a doenças (BELKHIRIA et al., 2018; DUCHEYNE et al., 2018) e espécies invasoras (BRADLEY; WILCOVE; OPPENHEIMER, 2010; LAMSAL et al., 2018), na descoberta de novas populações de espécies consideradas raras (FOIS et al., 2015; MCCUNE, 2016), na modelagem de registros arqueológicos para estimar áreas adequadas para populações humanas durante o paleolítico (GIAMPOUDAKIS et al., 2017) e até mesmo na estimativa de distribuição de criptídeos (animais lendários ou mitológicos), como o pé-grande (LOZIER; ANIELLO; HICKERSON, 2009).

COMO O MAXENT FUNCIONA?

Método de Máxima Entropia

O Maxent caracteriza a probabilidade de distribuição de uma espécie utilizando dados incompletos (pontos de ocorrência), procurando encontrar a distribuição mais dispersa ou mais próxima do uniforme (com máxima entropia), levando em conta as restrições impostas pelas informações sobre os pontos de ocorrência de espécies e as variáveis ambientais (ELITH et al., 2006).

A construção dos modelos no Maxent tem como base o conceito de entropia de Shannon (PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006), que na Teoria da Informação é uma medida de incerteza. Quanto mais uniforme a distribuição, maior a incerteza sobre a probabilidade de ocorrência dos eventos dentro deste sistema, portanto, maior sua entropia. O Maxent inicia a execução do algoritmo considerando que a probabilidade de distribuição da espécie é uniforme dentro da área de estudo (*background*), ou seja, que a distribuição possui máxima entropia.

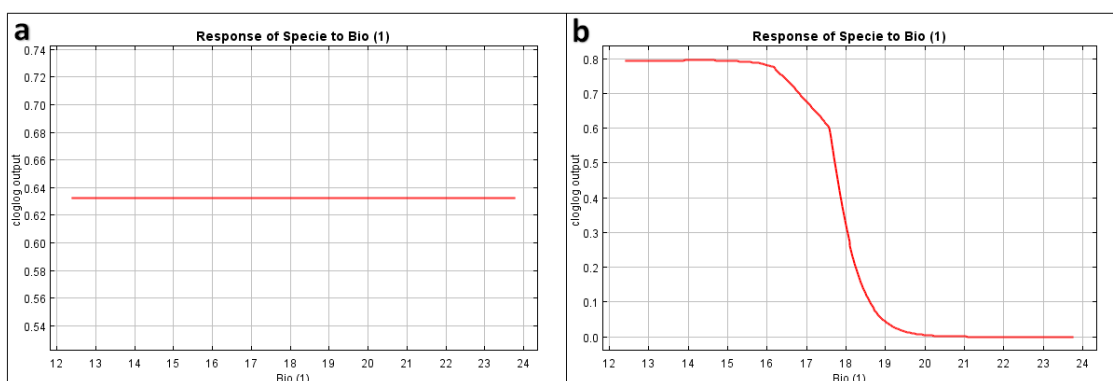
Features e Ganho (Gain)

O Maxent contrasta os pontos de ocorrência com os dados das variáveis ambientais utilizando *Features*, que são transformações matemáticas das variáveis ambientais (ELITH et

al., 2011). Por padrão, o Maxent 3.5.1 utiliza quatro funções matemáticas para construir os *features*: *linear*, *quadratic*, *product* e *hinge*, além de uma função categórica quando são utilizadas variáveis ambientais qualitativas.

O Maxent utiliza estes *features* para impor restrições ao modelo (MORALES; FERNÁNDEZ; BACA-GONZÁLEZ, 2017), determinando áreas com maior probabilidade de ocorrência de espécies, diminuindo a entropia. Esta redução da entropia ocasionada pelas restrições impostas pelos *Features* é medida pelo Ganho. Portanto, o ganho pode ser considerado uma medida de quanto o modelo gerado se encaixa nos pontos de ocorrência utilizados como dados de treino. O Maxent inicia assumindo que a distribuição é totalmente uniforme no espaço geográfico. Neste caso, o modelo gerado não é nada verossimilhante aos dados de treino, portanto o ganho é igual a 0 (Figura 1a). A medida que a distribuição vai se ajustando aos pontos de ocorrência utilizados no treino, o ganho vai aumentando (Figura 1b).

Figura A.1. Curvas de respostas das espécies a uma variável ambiental.



Fonte: O autor.

Notas: **a** Em um modelo com Máxima entropia sem restrições, o algoritmo assume que todos os pixels são adequados para a espécie e possuem o mesmo valor de adequabilidade, neste caso o ganho é igual a 0, **b** Em um modelo com Máxima entropia com restrições, os *Features* são utilizados para criar restrições aos modelos, a distribuição não é uniforme no espaço geográfico, havendo pixels com maior e menor adequabilidade, neste caso o ganho é maior que 0.

No Maxent o ganho é igual ao log da probabilidade média, menos uma constante que faz com que o ganho da distribuição uniforme seja igual a zero. Por exemplo, quando o ganho é igual a 2, isso significa que a verossimilhança do modelo com as amostras de presença é 7.4 ($\text{Exp}(2)$) maior do que se fosse comparada com pixels aleatórios do *background* (PHILLIPS, 2017).

Valor de adequabilidade

O cálculo de valor de adequabilidade de um pixel de saída no formato *Raw output* é dado por:

$$P(x) = \frac{\exp[(\sum(fx)) - L]}{Z}$$

Onde $P(x)$ é o valor bruto (*raw output*) de adequabilidade de um pixel de saída, fx é a contribuição de cada *Feature*, L é uma constante que garante estabilidade numérica (*linearPredictorNormalizer*) e Z uma constante que garante que a soma de todos os pixels do *background* que foram utilizados como amostra (*background sample*) seja igual à 1.

Na versão 3.4.1 do Maxent o formato de saída padrão é *Cloglog* (PHILLIPS et al., 2017), enquanto em versões anteriores o formato de saída padrão era *Logistic*. A transformação para *Cloglog* está ligada à teoria dos modelos de processos pontuais não homogêneos de Poisson, onde os pontos de ocorrência são considerados como amostras de locais onde a espécie foi reportada, e não como sendo todos os locais onde a espécie ocorre (GUILLERA-ARROITA; LAHOZ-MONFORT; ELITH, 2014; WARTON; SHEPHERD, 2010). No Maxent, a transformação de *Raw* para *Cloglog output* é dada por:

$$Cloglog = 1 - \exp(-\exp(H) \times P(x))$$

Onde H é o valor de entropia e $P(x)$ é o valor de saída de *raw output*.

COMO COMEÇAR?

Download do Maxent

O download do Maxent pode ser feito pelo site https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Para *download*, são solicitadas algumas informações como nome, instituição, e-mail e pretensão de uso. Caso não queira fornecer estas informações, faça o download clicando em “I prefer to download without providing this information”. Será feito o *download* de um arquivo ZIP. Descompacte o arquivo selecionando a opção “Extract to maxent” para criar uma pasta chamada “maxent” e extrair os arquivos dentro desta pasta.

Serão extraídos 4 arquivos para a pasta:

- maxent.jar: software Maxent, um arquivo JAVA executável.
- maxent.bat: arquivo em lotes do Windows, utilizado para automatizar tarefas repetitivas do Maxent. Útil para otimizar a execução do algoritmo, principalmente na análise de contribuição das variáveis ambientais.
- maxent.sh: arquivo que contém os comandos utilizados pelo maxent.jar.
- readme.txt: arquivo de texto contendo algumas informações sobre o Maxent.

Mantenhas estes arquivos dentro da mesma pasta. A exclusão ou renomeação de algum destes arquivos pode resultar em um mau funcionamento do programa.

Executando o Maxent

O Maxent é um aplicativo JAVA que não necessita de instalação, entretanto é necessário que você possua a última versão do Java instalado em seu computador. O *download* da versão mais recente do Java pode ser feito em <https://www.java.com/en/download/>.

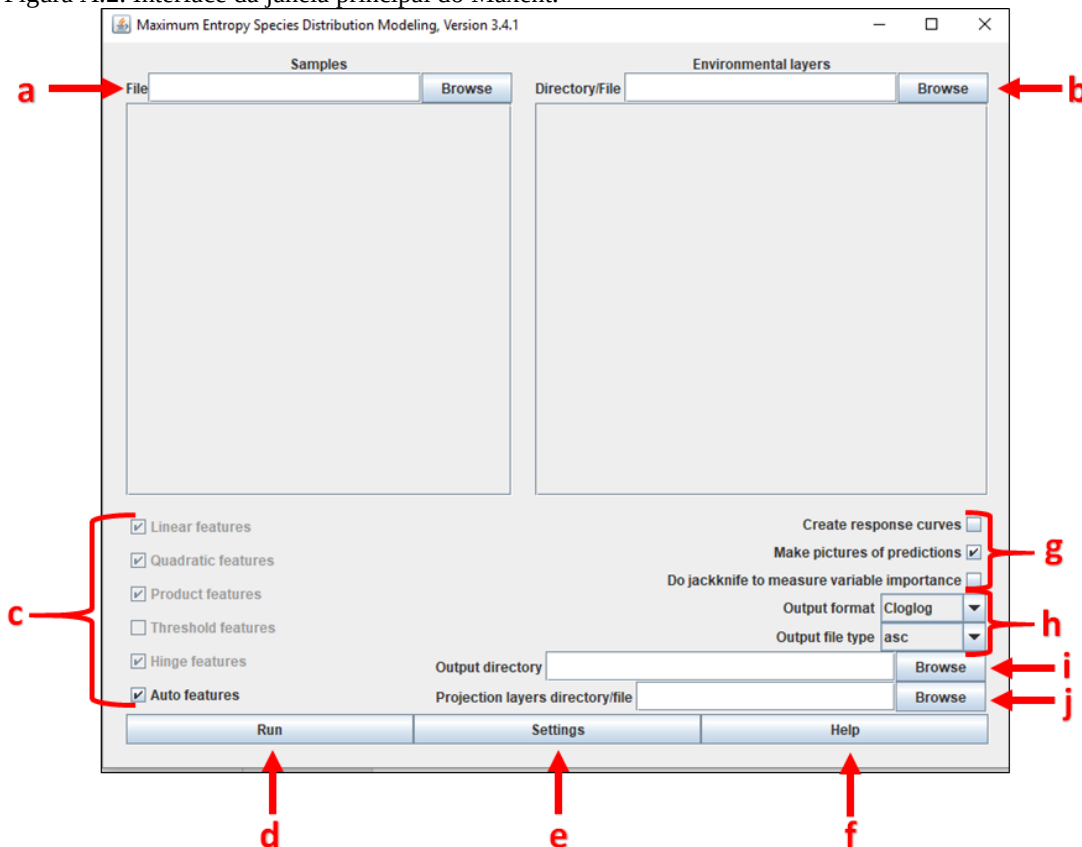
Você possui duas opções de execução do Maxent: através do arquivo maxent.jar ou maxent.bat. O maxent.jar executa o programa assumindo que você possui ao menos 512Mb de memória RAM em seu computador. Caso você queira diminuir ou aumentar a memória disponível para o Maxent, altere e utilize o maxent.bat. Clique com o botão direito em maxent.bat, clique em “Editar” e em “-mx512m” altere o valor de 512 por outro valor de sua escolha de acordo com a quantidade de memória RAM disponível em seu computador. Execute o arquivo maxent.bat para abrir o Maxent.

Interface e execução do algoritmo

Ao abrir o Maxent, será exibido uma janela onde você deve inserir o arquivo com os pontos de ocorrência (Figura 2a), a pasta onde estão as variáveis ambientais (Figura 2b) e a pasta de saída (Figura 2i), onde serão criados os arquivos de saída. Nesta janela principal você também pode indicar quais *Features* serão utilizados na construção dos modelos (Figura 2c) e se deseja criar curvas de respostas e utilizar uma análise de *Jackknife* para avaliar a contribuição das variáveis ambientais (Figura 2g), os formatos de saída do arquivo (Figura 2h). Mais configurações podem ser acessadas em *Settings* (Figura 2e). Caso deseje criar mapas de distribuição da espécie no passado ou no futuro, você deve indicar a pasta onde estão localizadas

as projeções (Figura 2j). Em *Help* (Figura 2f) você encontra mais informações sobre o Maxent. Para iniciar a execução do algoritmo, clique em *Run* (Figura 2d).

Figura A.2. Interface da janela principal do Maxent.



Fonte: O autor.

Notas: **a** Pontos de ocorrência, **b** Diretório com variáveis ambientais, **c** Features, **d** Iniciar a execução do algoritmo, **e** Acessar outras configurações, **f** Abrir janela de ajuda, **g** Criar curvas de respostas, gerar arquivos png dos mapas de distribuição e utilizar análise *Jackknife* para avaliar importância das variáveis ambientais, **h** Escolher formatos de saída, **i** Diretório de saída dos arquivos gerados pelo algoritmo, **j** diretório com as projeções para o passado ou futuro.

Basicamente, para criar um modelo simples utilizando as configurações padrões do Maxent, basta inserir o arquivo com os pontos de ocorrência (Figura 2a), especificar o diretório onde estão as variáveis ambientais (Figura 2b), definir um diretório de saída (Figura 2i) e clicar em Run (Figura 2d). Abaixo, seguem mais detalhes sobre os dados de entrada, sobre os parâmetros de configuração e sobre os arquivos de saída e resultados gerados pelo Maxent.

DADOS DE ENTRADA

Para gerar um modelo de distribuição geográfica de espécies é necessário inserir dois tipos de dados no Maxent: **Samples** (*pontos de ocorrência*) e **Environmental layers** (*variáveis ambientais*).

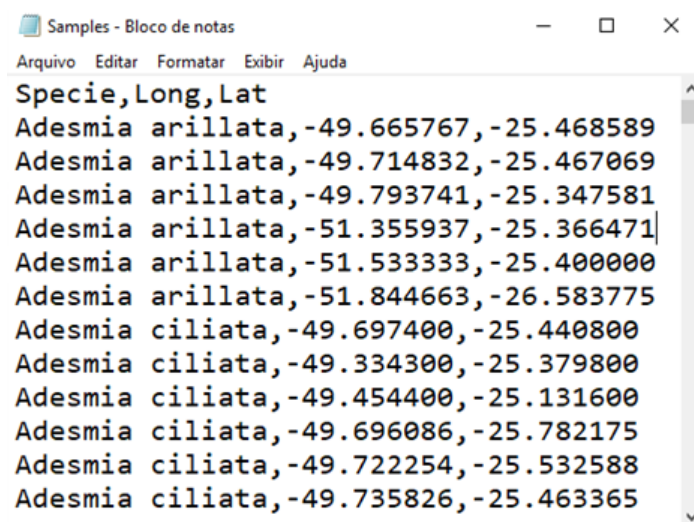
Samples (Pontos de ocorrência)

O *download* dos pontos de ocorrência pode ser feito em bases de dados *online* como GBIF (<https://www.gbif.org>) e SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/index?lang=pt>). Para melhor performance dos modelos, sugerimos o pré-tratamento dos dados obtidos nestas bases de dados:

- Remoção de dados duplicados ou de pontos registrados no mesmo local. Você pode utilizar a ferramenta “Remover duplicatas” do Excel.
- Conferência das coordenadas geográficas (longitude e latitude) dos pontos de ocorrência para checar se as coordenadas geográficas coincidem com o local de ocorrência descrito no registro de ocorrência da espécie.
- Quando possível, inserção das coordenadas geográficas de dados que foram registrados apenas o local de ocorrência ou coleta do espécime.
- Exclusão de pontos não confiáveis (por exemplo, pontos que são incongruentes com outros estudos sobre a distribuição da espécie).
- Inclusão de pontos de ocorrências de outras fontes como artigos científicos e planos de conservação.
- Exclusão de pontos de ocorrência próximos (por exemplo, pontos a menos de 10km um do outro), a fim de diminuir os efeitos da autocorrelação espacial na performance do modelo (BORIA et al., 2014; KRAMER-SCHADT et al., 2013).

Os pontos de ocorrência devem estar contidos em um arquivo CSV (valores separados por vírgula), com o cabeçalho na seguinte ordem: Nome/Espécie, Longitude, Latitude (Figura 3). Outras informações como data e descrição do local de coleta não devem estar contidas no arquivo CSV. Os itens devem ser separados por vírgula e as casas decimais separadas por ponto.

Figura A.3. Modelo de arquivo CSV de entrada dos pontos de ocorrência para uso no Maxent.



Fonte: O autor.

Environmental layers (variáveis ambientais)

São várias as fontes de *download* de variáveis ambientais. A mais utilizada é o WorldClim (<http://www.worldclim.org>), que disponibiliza dados climáticos e bioclimáticos do presente e também projeções para o passado e futuro. A versão 2.0 possui apenas dados para o presente, com o clima referente aos anos 1970 a 2000. Já a versão 1.4 possui dados para o presente, com o clima referente aos anos 1960 a 1990, e também projeções para o passado – Último Máximo Glacial (21 mil anos atrás) e Holoceno Médio (6 mil anos atrás), e para o futuro – 2050 e 2070. Na versão 1.4 a unidade de medida das variáveis relacionadas a temperatura é °C multiplicado por 10. As variáveis estão disponíveis em 4 resoluções: 30 arco-segundos (0.0083° ou aproximadamente 1km x 1 km), 2.5 arco-minutos (0.0416° ou aproximadamente 4.5km x 4.5km), 5 arco-minutos (0.0833° ou aproximadamente 9km x 9km) e 10 arco-minutos (0.1667° ou aproximadamente 18.5km x 18.5km), com exceção dos dados para o Último Máximo Glacial, que não possuem dados com 30 arco-segundos de resolução.

O WorldClim disponibiliza vários tipos de dados climáticos, como temperatura mínima, média e máxima mensal, precipitação mensal, radiação solar, velocidade do vento e pressão de vapor d'água. Porém, os dados mais utilizados na modelagem de distribuição de espécies são as variáveis bioclimáticas, que são derivadas dos dados climáticos. São 19 variáveis bioclimáticas referentes a temperatura e precipitação, descritas com mais detalhes por O'Donnell e Ignizio (2012):

- BIO1 Média anual de temperatura.
- BIO2 Gama diurna média
- BIO3 Isotermalidade
- BIO4 Sazonalidade de Temperatura
- BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
- BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio
- BIO7 Faixa anual de temperatura
- BIO8 Temperatura média do trimestre mais úmido.
- BIO9 Temperatura média do trimestre mais seco.
- BIO10 Temperatura média do trimestre mais quente.
- BIO11 Temperatura média do trimestre mais frio.
- BIO12 Precipitação anual.
- BIO13 Precipitação do mês mais úmido.
- BIO14 Precipitação do mês mais seco.
- BIO15 Sazonalidade de Precipitação.
- BIO16 Precipitação do trimestre mais úmido
- BIO17 Precipitação do trimestre mais seco.
- BIO18 Precipitação do trimestre mais quente.
- BIO19 Precipitação do trimestre mais frio.

Existem outras fontes de variáveis ambientais como o CHELSA (<http://chelsa-climate.org>), que também disponibiliza dados bioclimáticos, incluindo dados do Último Máximo Glacial com 30 arco-segundos de resolução; e CGIAR (<http://www.cgiar-csi.org/data>), com dados de altitude, evapotranspiração, aridez e estresse hídrico do solo para o tempo atual.

As variáveis ambientais devem estar no formato “ASC II” (.asc) ou “Grid” (.grd), portanto, os arquivos TIFF baixados do WorldClim precisam ser convertidos. Os modelos de distribuição que utilizam apenas pontos de ocorrência são fortemente influenciados pela extensão da área de estudo (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013; VANDERWAL et al., 2009). A extensão da área de estudo deve fazer sentido biologicamente, sendo uma área que tenha estado disponível para a espécie durante relevante período de tempo (BARVE et al., 2011). Tanto o corte quanto a conversão dos arquivos podem ser feitos utilizando programas como QGIS ou R.

Todos os arquivos devem estar em uma mesma pasta, contendo a mesma resolução e as mesmas dimensões, incluindo o número de linhas e colunas. Estas informações podem ser encontradas abrindo o arquivo ASC com um editor de texto (Figura 4), como o bloco de notas.

Figura A.4. Informações do arquivo raster referente a uma variável ambiental utilizada no Maxent.

```

a { ncols      818
    nrows     521
b { xllcorner  -54.758333333333
   yllcorner  -26.783333333333
c → cellsize   0.008333333333
d → NODATA_value -9999
e { 222.75 221.9583282470703125 222.375
    223.333343505859375 223.7083282470703125
    223.916656494140625 223.25
    222.8333282470703125 222.958343505859375
    223.0416717529296875 222.541656494140625
    222.625 223.5 223.583343505859375
    -----

```

Fonte: O autor.

Notas: **a** Número de colunas e de linhas, **b** Longitude (x) e latitude (y) máximas do mapa, **c** Resolução do mapa (em graus), **d** Valor definido para pixels sem dados (padrão do Maxent é -9999), **e** Valores de cada pixel.

Mantenha todos os arquivos das variáveis ambientais dentro da mesma pasta. Posteriormente, caso existam variáveis dentro da pasta as quais não pretende usar, você pode apenas desmarcá-las usando a caixa de marcação.

PARÂMETROS DE CONFIGURAÇÃO DO MAXENT

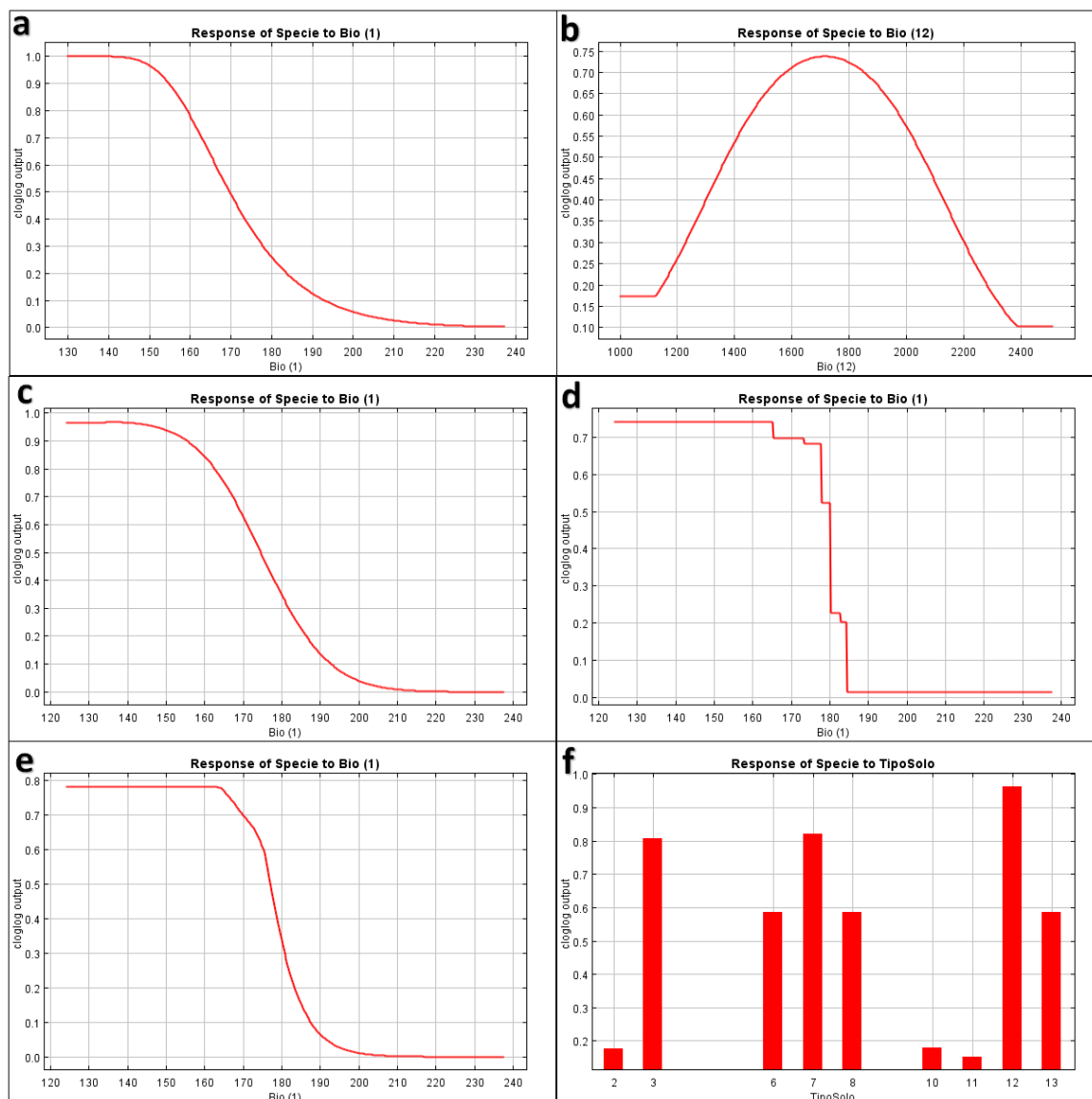
Features

No Maxent, a principal função dos Features é criar restrições ao modelo, determinando valores ambientais adequados para a espécie e impedindo que a distribuição seja muito dispersa. O Maxent é capaz de transformar os dados das variáveis ambientais utilizando seis tipos de funções: *linear*, *quadrática*, *de produto*, *limiar (threshold)*, *de perda (hinge)* e *categórica*. O efeito destas transformações utilizando diferentes funções pode ser visualizado nas curvas de resposta (Figura 5):

- Função linear (Figura 5a): utiliza os valores das variáveis ambientais de forma contínua, sem transformações. Nesta função, são determinados um valor mínimo e um valor máximo, onde o valor mínimo corresponde aos pixels com menor adequabilidade para a espécie e o valor máximo aos pixels com maior adequabilidade. Quanto mais próximo do valor máximo, maior será o valor de adequabilidade de um pixel de acordo com este *Feature*.

- Função Quadrática (Figura 5b): Utiliza o quadrado dos valores das variáveis ambientais. Deve ser utilizada em conjunto com a função linear para que seja capaz de restringir o modelo de acordo com os valores mínimo e máximo, gerando um gráfico de função de 2º grau. Se utilizado somente a função quadrática, sem a linear, gera uma resposta idêntica a linear, mas com os valores ao quadrado.
- Função de Produto (Figura 5c): utiliza o produto de duas variáveis ambientais contínuas. Como utiliza a multiplicação entre duas variáveis, a resposta às variáveis é muito semelhante a função linear.
- Função *Threshold* (Figura 5d): espécie de função degrau, faz a transformação binária de uma variável contínua, utilizando um limiar. Se o valor do pixel for maior que o *threshold* determinado pelo *Feature*, o valor de adequabilidade do pixel será igual ao valor de *lambda* (peso dado a este *Feature*). Se o valor do pixel for menor que o *threshold* determinado pelo *Feature*, o valor de adequabilidade do pixel será igual a 0. Como dificilmente a resposta da espécie a uma variável ambiental é desta maneira brusca, por padrão este *Feature* é desativado, sendo utilizado em seu lugar a função *Hinge*.
- Função Hinge (Figura 5e): semelhante a função *threshold*, porém o decréscimo da probabilidade abaixo ou acima do limiar é constante, enquanto o decréscimo ocorrido pela função *threshold* é momentâneo.
- Função Categórica (Figura 5f): ao especificar que a variável ambiental é categórica ao invés de contínua, o Maxent calcula a probabilidade da espécie ser encontrada em determinada categoria em relação as demais categorias.

Figura A.5. Curvas de respostas das espécies às variáveis ambientais nos modelos construídos utilizando diferentes *Features*



Fonte: O autor.

Notas: **a** Linear, **b** Quadratic, **c** Product, **d** Threshold, **e** Hinge, **f** Categorical.

Por padrão o Maxent utiliza o número de pontos de ocorrência para determinar qual função será utilizada, como é mostrado na Tabela 1:

Tabela A.1. Funções utilizadas para criação dos Features de acordo com o número de pontos de ocorrência.

Número de pontos de ocorrência	Função a ser utilizada
2 a 9	Apenas linear
10 a 79	Linear + Quadrática
Mais de 80	Linear + Quadrática + Produto
Mais de 15	Perda/Dobradora

Mais de 80	Limiar
Mais de 15	Categórica

Fonte: O autor.

Lambda: o peso dos Features

Os *Features* criados pelo Maxent não possuem a mesma contribuição na construção dos modelos. O peso dos *Features* é determinado por λ (lambda): quanto maior o valor de λ , maior a contribuição do *Feature* para que o modelo gerado se encaixe nos dados de treino. Para maximizar o aumento de Ganho, o Maxent testa iterativamente vários valores de λ . Os valores de contribuição de cada *Feature* e das constantes podem ser encontrados no arquivo de saída LAMBDA.S gerado pelo Maxent. Wilson (2009) produziu um tutorial que permite utilizar estes valores para simular o cálculo de *Raw output* e *Logistic output* no Excel.

Maximum iterations e convergence threshold

O Maxent pode testar infinitos valores de lambda, gerando então infinitos modelos de acordo com o peso dado a cada *feature*. Para evitar isso, é possível configurar dois valores indicativos para que o Maxent interrompa o treino e conclua a execução do modelo: *Maximum iterations* e *Convergence threshold*.

Maximum iterations determina quantas vezes o algoritmo irá testar diferentes valores de lambda. As configurações padrão do Maxent determinam 500 iterações, mas este valor pode ser alterado em Advanced Settings. O aumento no número de iterações tende a aumentar o valor do ganho, já que mais valores de lambda dos features são capazes de “restringir” o modelo e aproximar a distribuição do modelo gerado da distribuição dos pontos de ocorrência. Entretanto, o aumento do número de iterações também aumenta o tempo de execução do algoritmo.

Quando a mudança do ganho entre uma iteração e outra é menor que o valor determinado em *Convergence threshold*, o Maxent interrompe o treino. Nas configurações padrão o valor de *Convergence threshold* é de 0.00001, ou seja, as iterações são interrompidas quando o aumento do ganho entre uma iteração e outra é menor de 0.00001. Este valor pode ser alterado em Advanced Settings.

O modelo será então interrompido quando: 1) Atingir o máximo de iterações, ou 2) o aumento do ganho entre uma iteração e outra for menor que o determinado em *Convergence threshold* – o qual ocorrer antes.

Multiplicador Beta

Ao transformar os dados das variáveis ambientais em funções matemáticas (*Features*), o modelo resultante pode apresentar grande variância, gerando um sobre-ajuste (*overfitting*). Um modelo com sobre-ajuste se ajusta muito bem ao conjunto de dados anteriormente observados (*input*), mas acaba sendo ineficiente na predição de novos resultados (*output*). O multiplicador Beta é utilizado para minimizar este sobre-ajuste, criando uma “folga” para que o modelo seja capaz de realizar predições. O multiplicador Beta varia de acordo com o *Feature* e com o número de amostras (Figura 6 e Figura 7a).

Figura A.6. Valores Beta determinados para diferentes Features e diferentes pontos de ocorrência.

10. Valores Beta determinados para diferentes Features e diferentes pontos de ocorrência.

Linear (2-9 samples)

Sample size	0	10	30	100+
Beta	1.0	1.0	0.2	0.05

Threshold (80+ samples)

Sample size	0	100+
Beta	2.0	1.0

Linear + Quadratic (10-79 samples)

Sample size	0	10	17	30	100+
Beta	1.3	0.8	0.5	0.25	0.05

Hinge (15+ samples)

Sample size	0+
Beta	0.5

Linear + Quadratic + Product (80+ samples)

Sample size	0	10	17	30	100+
Beta	2.6	1.6	0.9	0.55	0.05

Categorical (15+ samples)

Sample size	0+	10	17+
Beta	0.65	0.5	0.25

Fonte: O autor.

Quanto maior o valor do Multiplicador Beta, menor o ajuste da função aos pontos de ocorrência e maior a “folga” para que o modelo seja capaz de realizar predições. Estes valores podem ser alterados em “*Experimental Settings*”. Por padrão, qualquer valor negativo faz com que o Maxent utilize os valores acima (Figura 7b).

Figura A.7. Configuração padrão dos valores de Multiplicadores Beta

Lq to lqp threshold	80	a
Linear to lq threshold	10	
Hinge threshold	15	
Beta threshold	-1	b
Beta categorical	-1	
Beta lqp	-1	
Beta hinge	-1	

Fonte: O autor.

Notas: **a** Número mínimo de pontos de ocorrência exigido para cada *feature*, **b** Valores negativos indicam para o Maxent utilizar os valores padrões de multiplicadores beta (Figura 6).

Multiplicador de regularização (“regularization multiplier”)

Ao definir as restrições que irão limitar a distribuição do modelo a partir dos *Features*, não se quer necessariamente utilizar um valor exato, mas sim valores em torno dele. Por exemplo, não se espera que a temperatura ótima para ocorrência de uma planta seja 18.457°C, mas sim um valor entre 17°C e 18°C. O multiplicador de regularização torna as restrições menos rigorosas, diminuindo o número de iterações e alterando as curvas de resposta da espécie às variáveis ambientais. Este valor pode ser alterado em Basic Settings, e o padrão é 1. Valores menores que 1 realizam muitas iterações, ou seja, são testados vários valores de lambda, resultando em modelos mais concentrados em torno dos pontos de ocorrência. Valores maiores que 1 utilizam menos iterações, testando menos valores de lambda, resultando em modelos menos concentrados.

Como pode-se ver na Tabela 2, a entropia inicial dos modelos é semelhante (≈ 9.21). Porém, o ganho diminui à medida que se aumenta o valor do multiplicador de regularização: com o multiplicador em 0.1 o ganho é de 1.7591, valor equivalente a 19% da entropia inicial; com o multiplicador em 20 o ganho é de apenas 0.6181, valor equivalente a 7% da entropia inicial. Este menor valor do ganho está relacionado ao número de iterações realizado: quanto maior o número de iterações, maior o ganho.

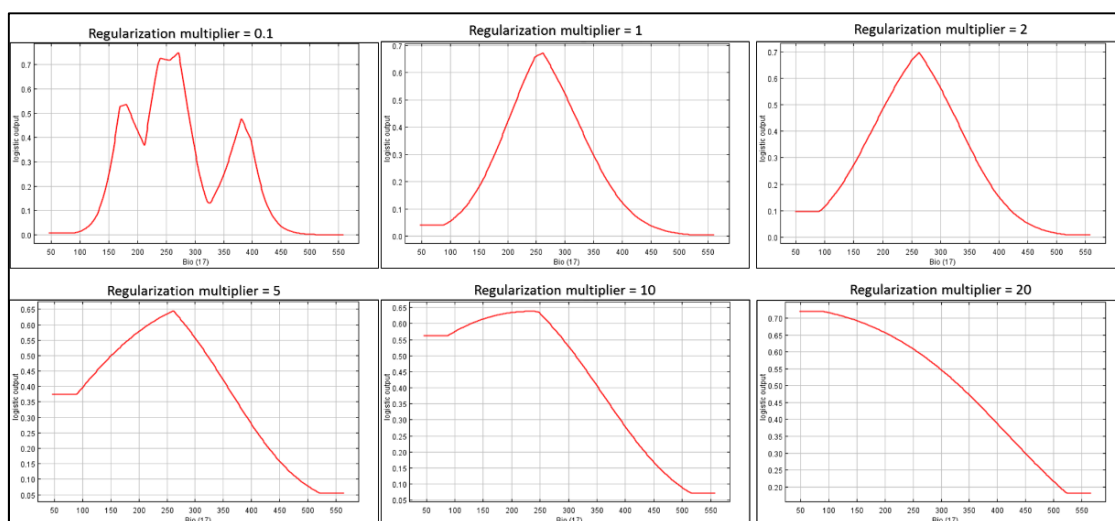
Tabela A.2. Valores de Ganho, número de iterações, entropia, entropia inicial e porcentagem de entropia decrescida após as iterações de modelos gerados com vários valores de multiplicadores de regularização.

Regularization multiplier	Gain	Iterations	Entropy	Initial Loss	Entropy decrease
0,1	1,759	1700	7,459	9,217	19%
0,5	1,407	1120	7,811	9,217	15%
1	1,345	740	7,873	9,217	15%
2	1,302	360	7,916	9,217	14%
5	0,909	280	8,308	9,217	10%
10	0,821	220	8,395	9,217	9%
20	0,618	120	8,599	9,217	7%

Fonte: O autor.

O multiplicador de regularização também afeta as curvas de resposta, tornando-as mais suaves (Figura 8), o que tem relação com o maior valor de entropia encontrado quando se aumento este multiplicador. Com o aumento do parâmetro de regularização, os pixels com valores antes considerados “ótimos” para a espécie tendem a ter valores de probabilidade mais baixos e os pixels com valores antes considerados “ruins” para a espécie assumem valores de probabilidade mais altos. Desta forma, a distribuição do modelo se torna mais uniforme, por isso há um aumento da entropia.

Figura A.8. Curvas de resposta a uma variável ambiental com diferentes valores de multiplicadores de regularização



Fonte: O autor.

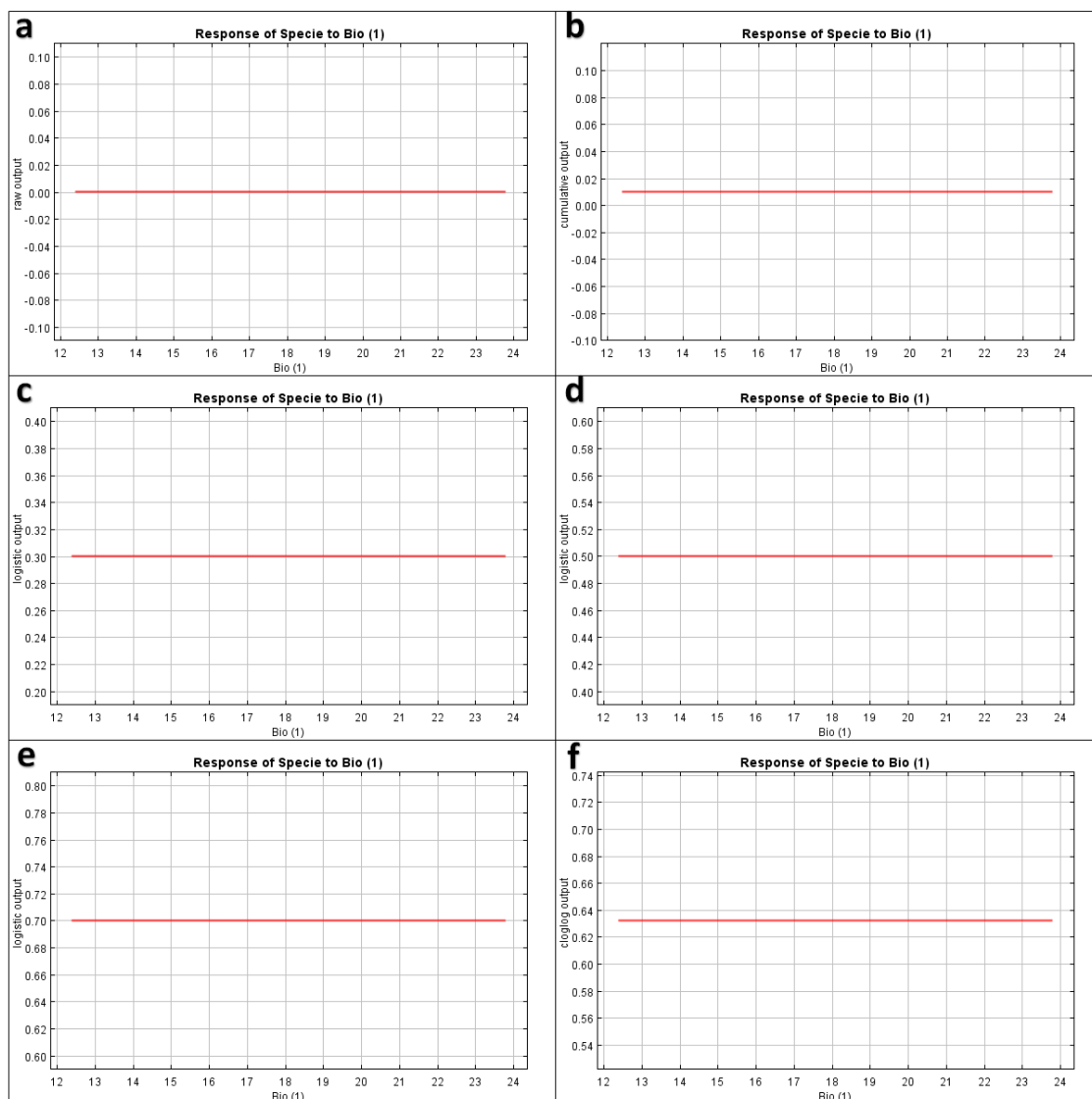
Alterações nos valores de regularização podem ser feitas principalmente quando o AUC for baixo. Porém, deve-se tomar cuidado para não produzir um modelo tão disperso ao ponto de não representar o nicho da espécie usada no modelo (*underfitting*), nem um modelo tão concentrado em torno dos pontos de ocorrência ao ponto de não ser capaz de realizar previsões para tempos e espaços diferentes (*overfitting*).

Formatos dos arquivos de saída

O Maxent é capaz de gerar quatro diferentes tipos de arquivos de saída: *Raw*, *Cumulative*, *Logistic* e *Cloglog*. As métricas, como valores de lambda e AUC, são idênticas para todos os formatos. O que muda é a escala de valores dos pixels do mapa de saída, que gera mapas visualmente diferentes entre si e que pode levar a diferentes tipos de interpretações.

Raw: é a saída bruta do Maxent, onde a soma de todos os valores de todos os pixels utilizados como amostra em background points é igual a 1, por isso este tipo de formato de saída gera valores de adequabilidade muito pequenos (a soma de todos os pixels do raster de saída em geral é muito maior que 1: apenas a soma dos valores dos pixels do background points é igual a 1). O Maxent inicia assumindo que todos os pixels são adequados para a espécie, portanto, possuem um valor de adequabilidade de aproximadamente 0.0001 (1 dividido pelo número de pixels utilizados como background sample, cerca de 10 mil pontos) (Figura 9a). Ecologicamente, pode ser interpretado como a proporção da distribuição potencial que cada pixel representa. Todos os outros formatos de saída derivam deste formato. *Raw output* gera valores que não passam por nenhum pós-processamento dependentes de suposições que podem distorcer a interpretação do modelo. Porém, como os valores dos pixels dependem do total de pixels do *background*, não se deve utilizar para comparar modelos feitos com diferentes regiões. Desta forma, este tipo de saída é útil para comparar diferentes modelos da mesma espécie utilizando o mesmo background.

Figura A.9. Curvas de respostas das espécies a uma variável ambiental em modelos de ganho igual a 0



Fonte: O autor.

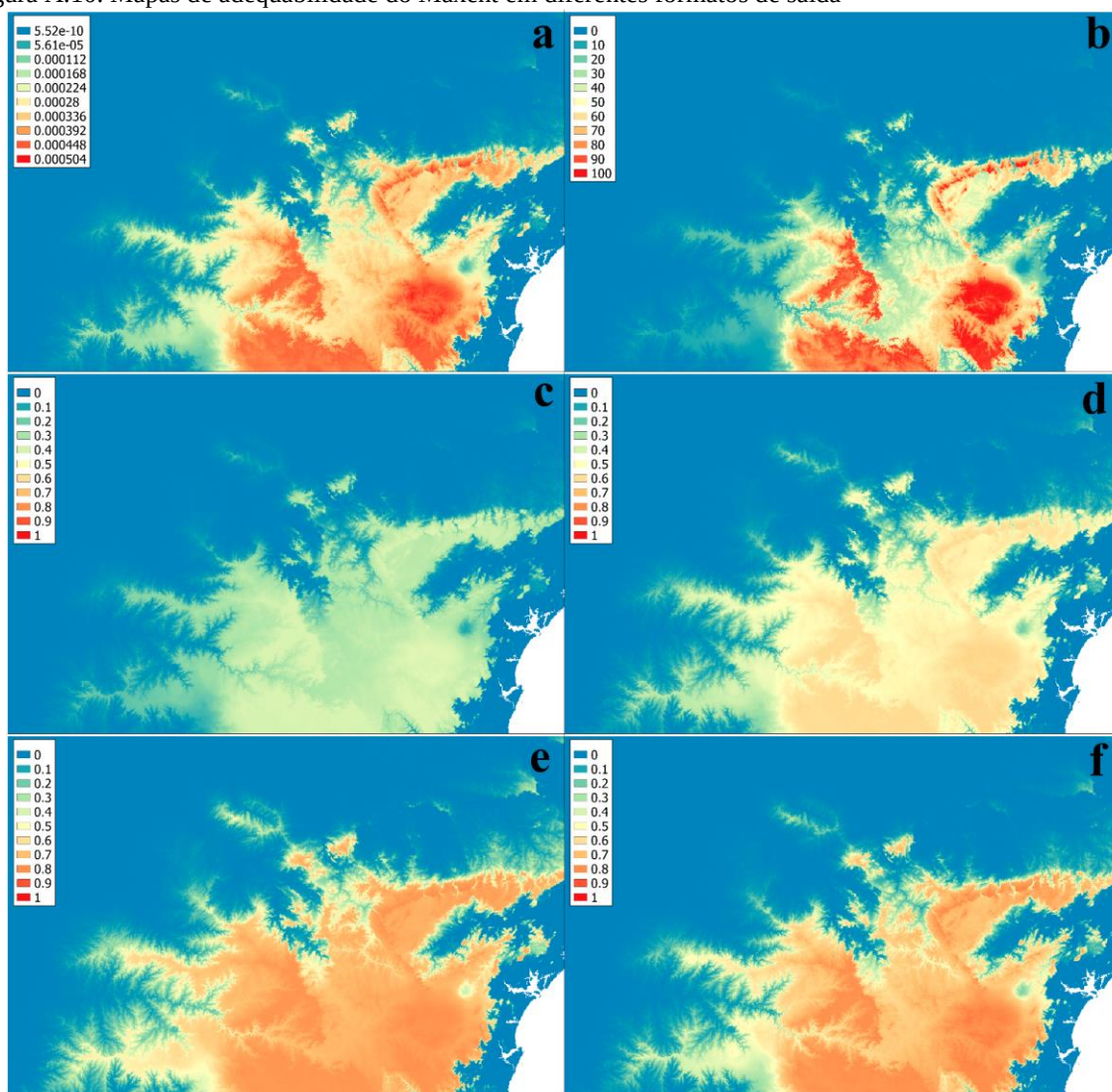
Notas: **a** Raw Output, com Tau = 0.0001; **b** Cumulative Output, com Tau = 0.0001; **c** Logistic Output, com Tau = 0.3; **d** Logistic Output, com Tau = 0.5; **e** Logistic Output, com Tau = 0.7; **f** Cloglog Output, com Tau = 0.632.

Cumulative: pode ser interpretado como uma função de distribuição cumulativa empírica, atribuindo um valor (de 0 a 100%) para um pixel de acordo com o número de pixels que possuem valores brutos (*raw output*) iguais ou menos que o seu valor. Por exemplo, se um pixel possui valor 40, isso significa que 40% do total de pixels possuem valores brutos iguais ou menores que este pixel em questão, e não que a probabilidade da espécie ser encontrada neste local é de 40%. Como é uma transformação direta de Raw output, os mapas gerados neste formato são visualmente muito semelhantes

Logistic: formato de saída padrão de versões mais antigas do Maxent, indica qual a probabilidade da espécie ser encontrada em determinado local relacionando os valores brutos

do Raw output com a probabilidade da espécie ser encontrada em um ambiente adequado para ela. Neste formato, o Maxent inicia o algoritmo assumindo que todos os pixels possuem um valor de adequabilidade de 0.5 (Figura 9d). Este valor, chamado de Tau (τ), pode ser alterado em *Default prevalence*, em *Advanced Settings*. Ao alterar o valor de Tau para 0.3 ou 0.7, por exemplo, o algoritmo assume que ambientes “ótimos” para a espécie possuem valor de adequabilidade de 0.3 e 0.7, respectivamente (Figura 9c e Figura 9e). Quanto maior o valor de Tau, mais dispersa será a distribuição geográfica do modelo gerado, já que maior será o valor de probabilidade dado para um ambiente que cumpre as restrições impostas pelos *Features* (Figura 10c, Figura 10d e Figura 10e).

Figura A.10. Mapas de adequabilidade do Maxent em diferentes formatos de saída



Fonte: O autor.

Notas: **a** Raw Output, com Tau = 0.0001; **b** Cumulative Output, com Tau = 0.0001; **c** Logistic Output, com Tau = 0.3; **d** Logistic Output, com Tau = 0.5; **e** Logistic Output, com Tau = 0.7; **f** Cloglog Output, com Tau = 0.632.

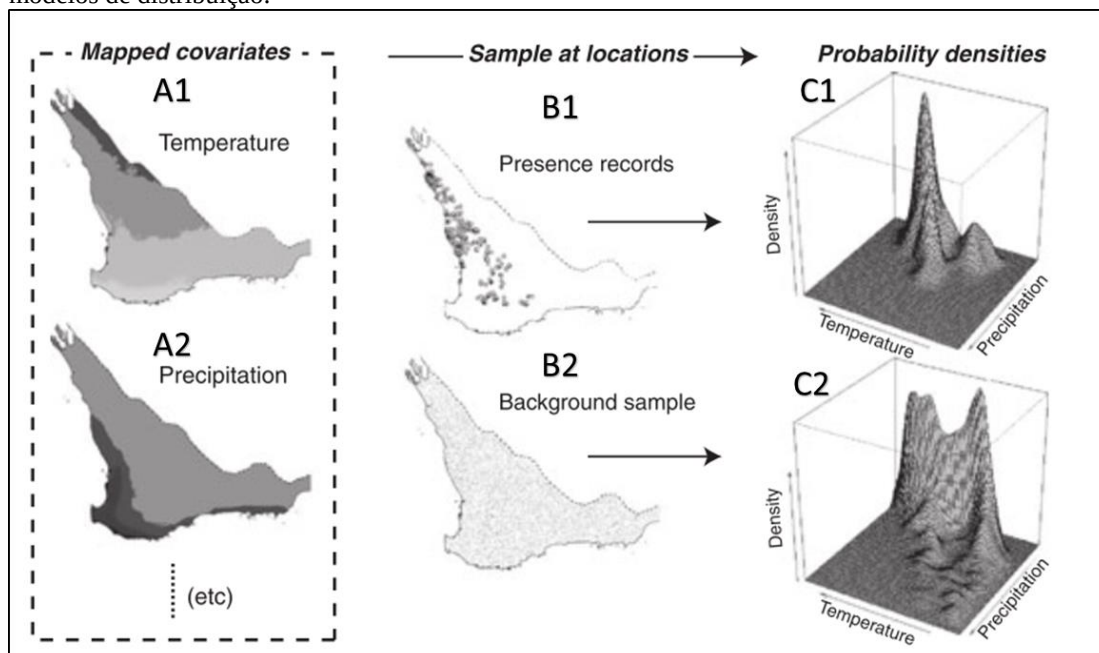
Cloglog: formato de saída padrão no Maxent 3.4.1, é semelhante ao *Logistic output*, com a diferença de que o Maxent inicia o algoritmo assumindo que todos os pixels possuem um valor de adequabilidade de 0.632. Desta forma, ao usar *Cloglog output*, o mapa gerado apresentará uma distribuição levemente mais dispersa do que um mapa de saída gerado pelo *Logistic output* com $\text{Tau} = 0.5$ (Figura 10f).

Logistic e *Cloglog* geram mapas mais intuitivos e que podem ser úteis para comparar modelos gerados para diferentes espécies e/ou diferentes regiões, mas deve-se tomar cuidado com sua interpretação já que são muito dependentes do valor de Tau . Ao se trabalhar com uma espécie rara a probabilidade da espécie ser encontrada em um ambiente considerado adequado para ela tende a ser menor que 0.5. Contrariamente, ao se trabalhar com uma espécie muito comum ou com várias espécies ao mesmo tempo, Tau pode ter um valor maior que 0.5.

Background Samples

Os pixels das variáveis ambientais utilizadas na modelagem e que formam a área de estudo constituem o *background*. Elith et al. (2011) criaram um diagrama que ajuda a entender de que maneira o Maxent utiliza o *background* na construção dos modelos (Figura 11). A1 e A2 mostram mapas de duas variáveis ambientais: temperatura e precipitação. B1 mostra a distribuição dos pontos de ocorrência no *background*, enquanto B2 representa os pixels do *background* usados como amostra. C1 mostra a densidade de probabilidade dos valores das variáveis ambientais dentro do *background* onde existem pontos de ocorrência ($f_1(z)$), enquanto C2 mostra densidade de probabilidade dos valores dos pixels do *background* utilizados como amostra ($f(z)$). Para gerar os dados brutos de saída (*raw output*), o Maxent primeiro faz uma estimativa da razão: $\frac{f_1(z)}{f(z)}$.

Figura A.11. Diagrama criado mostrando a maneira com que o Maxent utiliza o *background* na construção dos modelos de distribuição.



Fonte: Elith et al. (2011)

Notas: **A1** Variável ambiental de temperatura, **A2** Variável ambiental de Precipitação, **B1** Distribuição dos pontos de ocorrência no *background*, **B2** Pixels do background usados como amostra, **C1** $f_1(z)$ (densidade de probabilidade dos valores das variáveis ambientais dentro do background onde existem pontos de ocorrência), **C2** $f(z)$ (densidade de probabilidade dos valores dos pixels do *background* utilizados como amostra).

Como o número de pixels dentro do background costuma ser muito grande, a densidade de probabilidade dos valores das variáveis ambientais ($f(z)$) é determinada por um número finito de pontos (por padrão, 10.000 pixels) escolhidos aleatoriamente pelo Maxent. Este número finito de pontos é chamado *Background Samples*, e pode ser alterado em “*Max number of background points*”, em Basic Settings.

A performance de modelos construídos utilizando o valor padrão de 10 000 pixels de amostra é igual a de modelos construídos utilizando todos os pixels do *background* (PHILLIPS; DUDÍK, 2008). Desta forma, a não ser que sua área de estudo seja muito grande e suas variáveis ambientais possuam alta resolução, o que poderia fazer com que 10 mil pixels não fossem suficientes para representar todo seu *background*, sugerimos utilizar o valor padrão de 10 000 pixels do Maxent.

Além de definir o número de pixels selecionados aleatoriamente para representar o *background*, em *Advanced Settings* também é possível determinar se os valores das variáveis ambientais dentro do background onde há pontos de ocorrência serão inclusos na amostra do *background*:

- *Add samples to background*: além dos 10.000 pontos aleatórios, adiciona ao background sample valores de variáveis ambientais associados a pontos de ocorrência que não são encontrados em nenhum dos 10.000 pontos aleatórios. Por padrão, esta opção é marcada.
- *Add all samples to background*: além dos 10.000 pontos aleatórios, adiciona ao background sample todos os valores de variáveis ambientais associados a pontos de ocorrência, mesmo que estes valores já se encontrem em algum dos 10.000 pontos aleatórios. Para esta opção ser válida, a opção “*Add samples to background*” também deve estar marcada, caso contrário o Maxent entenderá que nenhum valor de pixel associado a um ponto de ocorrência deve ser adicionado ao background sample. Por padrão, esta opção é desmarcada.

Caso nenhuma destas opções seja marcada, apenas os 10 000 pontos aleatórios farão parte do background sample. Sugerimos utilizar as configurações padrão, com apenas a opção *Add samples to background* marcada. Os 10 000 pontos aleatórios podem, por si só, não representar toda a região usada na modelagem, principalmente quando se está utilizando variáveis categóricas.

Bias file (arquivo de viés amostral)

Em Advanced Settings, você pode carregar um arquivo de viés amostral, que faz com que os pontos aleatórios que irão compor o *background sample* sejam tirados apenas de áreas próximas das áreas com pontos de ocorrência.

A criação de um buffer em torno dos pontos de ocorrência é o método mais comum para criação de um arquivo de viés amostral. Um arquivo Bias File deve ser um arquivo ASC ou GRD com as mesmas extensões e resolução das variáveis ambientais, onde as áreas com pixels de valor 1 correspondem as áreas de viés amostral, de onde serão extraídos os pontos para o background sample; e as demais áreas devem ser iguais ao NoData Value -9999. O Quadro 1 contém um pequeno tutorial de como criar um arquivo de viés amostral no QGIS por meio de um buffer em torno de pontos de ocorrência.

Quadro A.1. Passo a passo de como criar um arquivo de viés amostral (bias file) para uso no Maxent.

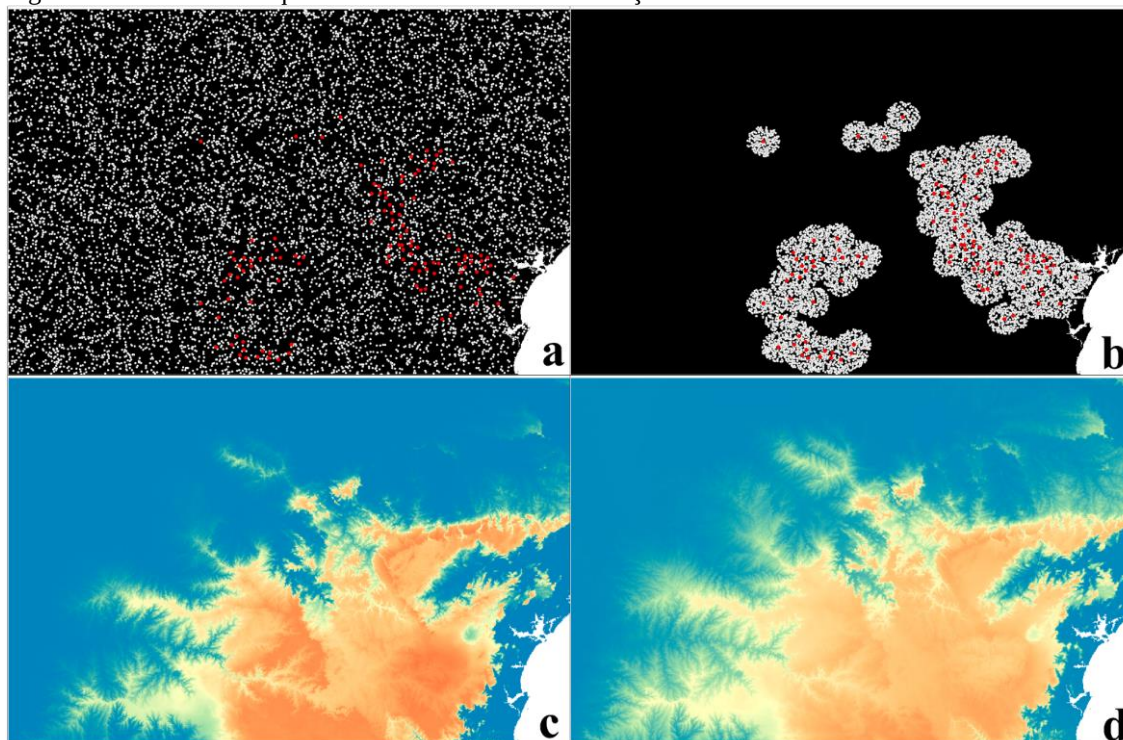
PASSOS PARA CRIAR UM BIAS FILE

1. No QGIS, carregue uma variável ambiental qualquer que você utilizará no Maxent.
2. Carregue também os pontos de ocorrência que serão utilizados para construção do modelo de distribuição.
3. Crie um buffer em torno destes pontos de ocorrência. Sugerimos utilizar o complemento MMQGIS para criação do buffer, já que este complemento permite criar um buffer utilizando como unidade de medida metros e quilômetros, enquanto a ferramenta nativa do QGIS trabalha com a unidade em graus. (MMQGIS > Create > Create Buffers. Em Radius Unit selecione a unidade de medida, em Fixed Radius determine o tamanho do buffer e em Fixed Number of Edges escolha 64. Será criado um shapefile).
4. Com o novo shapefile criado selecionado, acesse Abrir Calculador de Campo. Em “Nome do Novo Campo” digite Raster e na caixa de Expressão digite 1. Clique em Ok.
5. Converta o shapefile do buffer em um raster: Raster > Converter > Converter vetor para raster (rasterizar). Na nova janela que se abre, preencha os campos como a seguir:
 - a. Camada de entrada: selecione o shapefile criado no passo 3.
 - b. Field to use for a burn-in value: selecione o campo Raster, criado no passo 4.
 - c. Output raster size units: altere para Georeferenced units.
 - d. Resolução horizontal e Resolução vertical: digite aqui a mesma resolução das variáveis ambientais utilizadas na modelagem. Caso não saiba, abra o arquivo de uma variável ambiental com um editor de texto e copie o valor correspondente à *cellsize*.
 - e. Extensão de saída: selecione “Usar extensão da camada” e escolha a variável ambiental carregada no passo 1.
 - f. Mantenha os restantes dos campos inalterados e clique em OK para criar um arquivo Raster.
6. Converta o arquivo TIF criado no passo anterior para ASC: Raster > Converter > Converter o formato. Atribua o valor de -9999 como valor sem dados e salve como um arquivo ASC.
7. Para garantir que seu arquivo de viés funcionará corretamente no Maxent, abra este arquivo ASC e o arquivo carregado no passo 1 com um editor de texto. Copie as primeiras 5 linhas do arquivo carregado no passo 1 e substitua no arquivo ASC.
8. Este arquivo ASC será seu arquivo de viés amostral a ser utilizado no Maxent.

Fonte: O autor.

Utilizando o tutorial acima, os pixels utilizados como *background sample* são amostrados apenas dentro do buffer criado (Figura 12a), enquanto sem o arquivo de viés amostral os pontos de *background sample* são limitados apenas pela extensão do *background* (Figura 12b).

Figura A.12. Efeito do arquivo de viés amostral na construção dos modelos do Maxent.



Fonte: O autor.

Notas: **a** Amostras retiradas do background sem o uso do arquivo de viés amostral, onde os pontos de background sample são limitados apenas pela extensão do background; **b** Amostras retiradas do background com o uso do arquivo de viés amostral, onde os pontos de background sample são limitados pelo arquivo de viés amostral (buffer de 20km em torno dos pontos de ocorrência); **c** Modelo de distribuição gerado sem o uso do arquivo de viés amostral; **d** Modelo de distribuição gerado com o uso do arquivo de viés amostral.

No exemplo utilizado aqui, visualmente parece não haver diferença significativa entre os modelos gerados com e sem o viés amostral (Figura 12c e Figura 12d), embora o AUC dos modelos variou bastante: o AUC do modelo gerado sem o arquivo de viés amostral foi de 0.84 enquanto o AUC do modelo gerado com o arquivo de viés foi de 0.55. Deve-se tomar cuidado ao utilizar um arquivo de viés amostral, já que a região de viés amostral pode não representar todo o background. Kramer-Schadt et al. (2013) mostraram que, embora a manipulação do *background sample* possa diminuir os erros de omissão de modelos para espécies com uma distribuição mais limitada, a filtragem espacial dos pontos de ocorrência a fim de eliminar pontos próximos é mais eficaz na melhora de performance dos modelos.

Area Under ROC Curve (AUC)

O método da curva ROC (*“Receiver Operating Characteristic”*) foi desenvolvido durante a Segunda Guerra Mundial para avaliar a capacidade de operadores de radar para decidir se sinais na tela se tratavam de um alvo inimigo, uma nave aliada ou se era somente um ruído. Posteriormente, este método foi adaptado para análise de performance de modelos. Os

acertos e erros de predição de um modelo podem ser expressos em forma de uma matriz de confusão, como a representada abaixo:

		Dados reais	
		Presença	Ausência
Dados estimados pelo modelo	Presença	Verdadeira positivo (A)	Falso Positivo (B)
	Ausência	Falso negativo (C)	Verdadeiro negativo (D)

Através desta matriz de confusão podemos calcular a sensibilidade e a especificidade do modelo. A sensibilidade é dada por $\frac{A}{(A+C)}$ e reflete o quão bom o modelo é em diagnosticar os verdadeiros positivos. A especificidade é dada por $\frac{D}{(B+D)}$ e reflete a capacidade do modelo em diagnosticar os verdadeiros negativos. A Curva ROC é um gráfico que mostra a relação entre sensibilidade e especificidade.

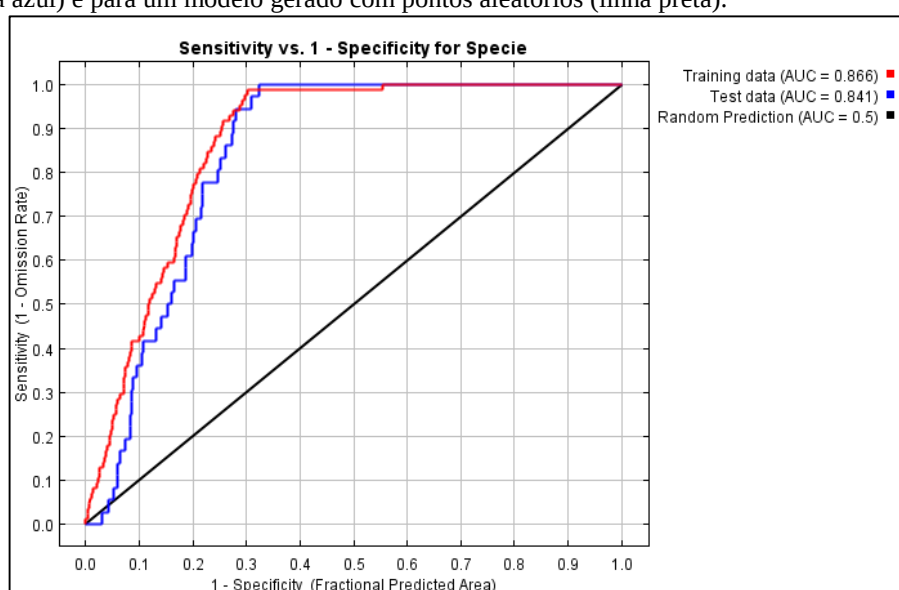
No Maxent você pode dividir os pontos de ocorrência em dados de treino e dados de teste. Os dados de treino serão utilizados para gerar o modelo de distribuição, enquanto os dados de teste serão utilizados para o cálculo da Curva ROC. Em *Basic Settings* você pode escolher qual a porcentagem de pontos de ocorrência será utilizada como dados de teste (*Random test percentage*), sendo estes pontos escolhidos aleatoriamente. A maioria dos trabalhos envolvendo o Maxent utiliza de 25% a 30% dos pontos de ocorrência como dados de teste. Caso não queira que o Maxent selecione aleatoriamente os pontos de teste, você pode inserir os dados de teste separadamente em um arquivo CSV em *Test Sample File*.

Como o Maxent trabalha apenas com pontos de presença, não é possível montar uma matriz de confusão exatamente como a mostrada acima, já que não há pontos de ausência. O Maxent utiliza vários valores de corte (*thresholds*) para determinar áreas adequadas (acima do *threshold*) e inadequadas (abaixo do *threshold*) para a espécie, calculando a sensibilidade e especificidade da seguinte maneira:

- A sensibilidade é igual a “1 – taxa de omissão”. A taxa de omissão corresponde a proporção de pixels classificados como inadequados (abaixo do *threshold*) onde se encontram pontos de ocorrência. Quanto maior a sensibilidade, menor é a taxa de omissão, já que isso indica que poucos pontos de ocorrência estão em pixels com valores abaixo do *threshold*.
- A especificidade corresponde a “1 – fração de pixels do background previstas como adequadas para a espécie dado um valor de *threshold*. Quanto maior a fração de pixels considerados adequados, menor a especificidade, já que isso indica que os pontos de ocorrência ficaram em pixels classificados como adequados para a espécie somente porque a maior parte da área foi classificada como adequada.

Por meio da Curva ROC é possível calcular a Área Sobre a Curva ROC (*Area Under ROC Curve – AUC*). Quanto maior a área do gráfico abaixo da curva, maior a capacidade preditiva do modelo (FIELDING; BELL, 1997). Modelos com AUC entre 0.5 e 0.6 são considerados péssimos, entre 0.6 e 0.7 ruins, entre 0.7 e 0.8 regulares, entre 0.8 e 0.9 bons e maiores que 0.9 excelentes. No gráfico gerado pelo Maxent (Figura 13), a linha vermelha representa o AUC dos dados de treino (pontos de ocorrência usados para calibrar o modelo), a linha azul o AUC dos pontos de teste e a linha preta o AUC esperado para um modelo gerado ao acaso com pontos aleatórios.

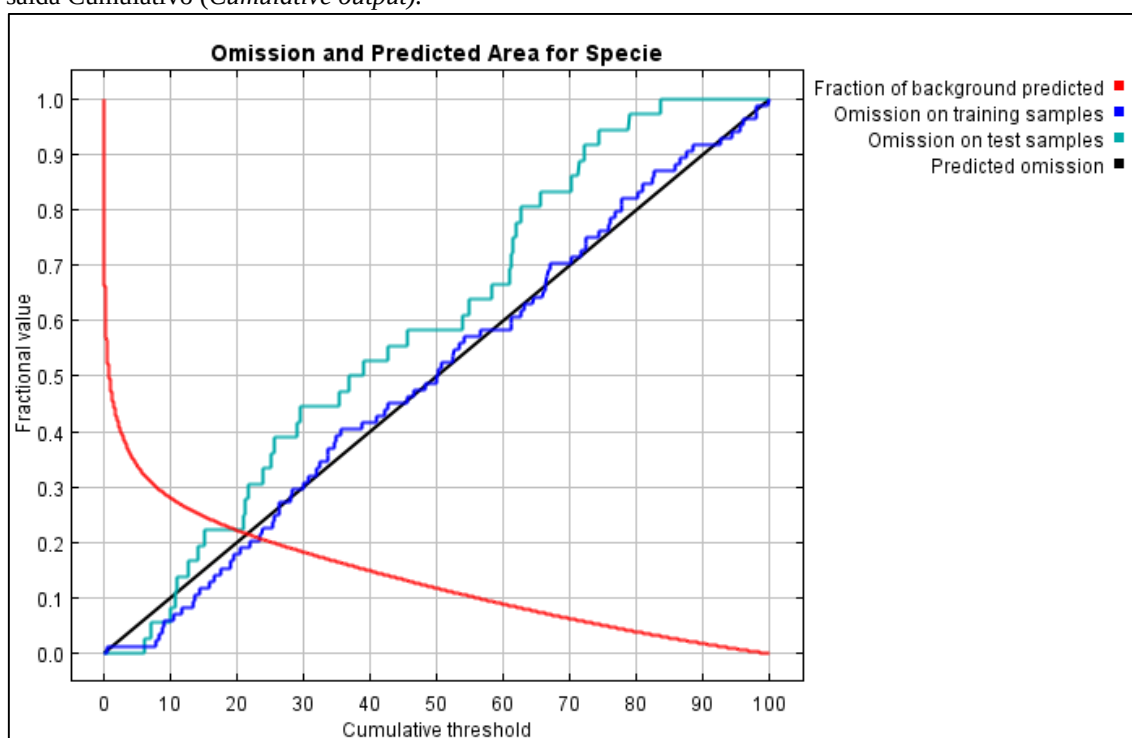
Figura A.13. Curva ROC gerado pelo Maxent e AUC calculado para os pontos de treino (linha vermelha), pontos de teste (linha azul) e para um modelo gerado com pontos aleatórios (linha preta).



Fonte: O autor.

Os valores utilizados para cálculo do AUC podem ser encontrados no arquivo “**Espécie_omission.csv**”. Além da Curva ROC, o Maxent também gera um gráfico (Figura 14) mostrando a taxa de omissão e a área classificada como adequada de acordo com valores de corte no formato de saída Cumulativo (*Cumulative output*). Como o valor de corte de um mapa de saída no formato *Cumulative* será aproximadamente igual ao valor de taxa de omissão (MEROW; SMITH; SILANDER, 2013), as taxas de omissão dos dados de treino (linha azul escuro) e de teste (linha azul claro) devem ser próximas da taxa de omissão prevista (linha preta).

Figura A.14. Taxa de omissão de dados de treino (linha azul escuro), de dados de teste (linha azul claro), prevista (linha preta) e área classificada como adequada (linha vermelha) de acordo com valores de corte no formato de saída Cumulativo (*Cumulative output*).



Fonte: O autor.

Réplicas

Em *Basic Settings* você pode escolher o número de réplicas (*Replicates*), ou seja, o número de execuções do algoritmo para o mesmo conjunto de dados. Caso selecione um número de réplicas igual ou maior que 2, serão gerados vários arquivos de saída, correspondentes ao número de réplicas (*Specie_0*, *Specie_1*, *Specie_2...*), além de mapas raster de saída referentes à média (*Specie_avg*), aos valores máximos (*Specie_max*) e mínimos (*Specie_min*), à mediana (*Specie_median*) e ao desvio padrão (*Specie_stddev*).

Em *Replicated run type* você deve escolher o método de reamostragem, ou seja, de que forma seus dados (pontos de ocorrência) serão particionados em dados de teste e de treino nas réplicas:

Crossvalidate: utiliza o método de validação cruzada k-fold. O Maxent divide seu conjunto de dados em “k” número de subconjuntos (folds) do mesmo tamanho. Em cada réplica, um subconjunto é utilizado apenas para teste e o restante apenas para treino. Com este método não é possível determinar a porcentagem de pontos usados em cada subconjunto, já que este é dependente do número de réplicas (Tabela 3): o número de pontos de teste será determinado pelo número de pontos de ocorrência dividido pelo número de réplicas.

Bootstrap: reamostragem com substituição onde o número de pontos selecionados para teste depende da porcentagem determinada em “*Random test percentage*”. Ao ser selecionado para teste o ponto de ocorrência volta para o conjunto total de dados e pode também ser selecionado para treino. Em uma mesma réplica os dados de treino podem também serem utilizados para teste, o que pode levar a um valor excessivamente alto de AUC. Portanto, este tipo de método é recomendado apenas quando se tem poucos pontos de ocorrência.

Subsample: reamostragem com substituição onde o número de pontos selecionados para teste depende da porcentagem determinada em “*Random test percentage*”. Ao contrário do *Bootstrap*, os dados selecionados para teste não podem ser selecionados para treino. este tipo de método é recomendado quando se tem muitos pontos de ocorrência e se quer ter controle sobre o número de réplicas e de pontos a serem usados para teste.

Ainda em Basic Settings, em *Random seed*, é possível determinar se o *background sample* e os pontos de teste e de treino serão os mesmos em todas as réplicas ou se em cada réplica diferentes pontos de *background*, treino e de teste serão selecionados aleatoriamente. Caso queria determinar quais pontos serão utilizados para testes, é possível inserir estes dados em um arquivo CSV separado, carregando este arquivo em *Test Sample File*, também em Basic Settings (ATENÇÃO: ESTES PONTOS DE TESTE DEVEM SER REMOVIDOS DO ARQUIVO CSV CARREGADO EM SAMPLES).

Projeções

O Maxent pode utilizar os resultados obtidos com os dados de treino e as variáveis ambientais do tempo atual para fazer projeções, utilizando para isso variáveis ambientais de outros cenários temporais (passado ou presente) ou de outras localidades (pode-se utilizar pontos de ocorrência de uma espécie na África para estimar sua probabilidade de invasão na América do Sul, por exemplo).

Para construir as projeções, é necessário antes de executar o algoritmo, determinar em “*Projection layers directory/file*” os diretórios (e não os arquivos) onde se encontram as variáveis de outros cenários temporais ou geográficos. Estas variáveis ambientais referentes ao tempo/local de projeção devem possuir o mesmo nome e a mesma resolução das variáveis ambientais do tempo atual utilizadas para treino. Caso queira gerar vários mapas de projeções ao mesmo tempo separe o diretório de cada pasta por vírgula (ex: C:\LGM,C:\MidHolocene;C:\2070).

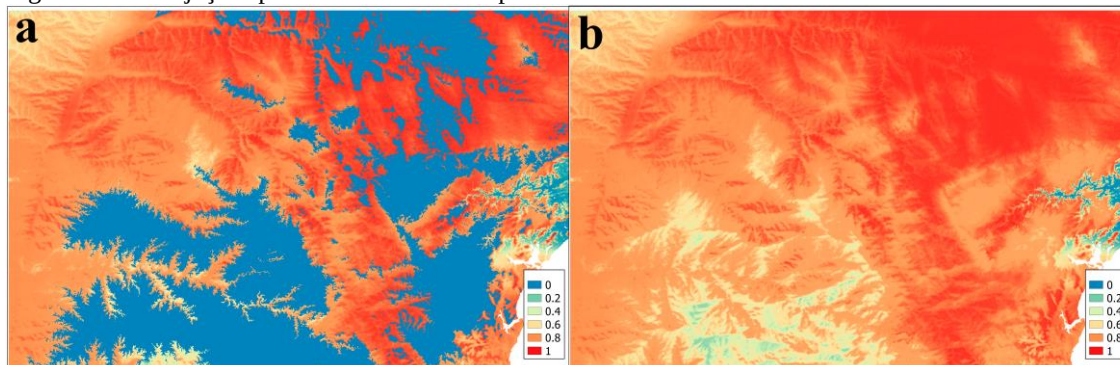
Alguns problemas podem surgir ao realizar as projeções para tempos/regiões diferentes daquelas utilizadas para treino. A mais comum tem a ver com os valores mínimos e máximos encontrados nas variáveis ambientais para projeções, que podem ser bem diferentes dos valores mínimo e máximo dos mapas utilizados para treino. Algumas opções do Maxent buscam minimizar estes problemas:

Extrapolate (Advanced Settings): faz com que as predições sejam feitas mesmo para regiões do mapa com valores das variáveis ambientais abaixo do mínimo ou acima do máximo encontrados nos mapas de treino (Figura 15). Supondo que em seus mapas de treino a temperatura mínima encontrada seja de 5°C e você está utilizando para predição um mapa onde a menor temperatura é igual a -10°C e sua espécie possui maior valor de adequabilidade em regiões frias. Caso a opção *Extrapolate* esteja marcada, o Maxent irá extrapolar seus resultados para valores abaixo dos 5°C, dependendo da curva de resposta da espécie a esta variável de temperatura. Caso esteja desmarcada, todos os pixels com valores abaixo dos 5°C serão considerados inadequados para a espécie: ou seja, você está assumindo que o menor valor encontrado em seu mapa de treino é o menor valor suportado pela espécie.

Do Clamping (Advanced Settings): faz com que os valores máximos e mínimos dos mapas de projeções sejam iguais aos valores máximos e mínimos do mapa de treino. Esta opção também faz com que os Features sofram modificações, alterando os valores máximos e mínimos dos Features das projeções para os valores máximos e mínimos dos Features dos mapas de treino.

Na prática, aumenta levemente os valores de saída de pixels com altos valores de adequabilidade (Figura 15).

Figura A.15. Projeções para outro cenário temporal.



Fonte: O autor.

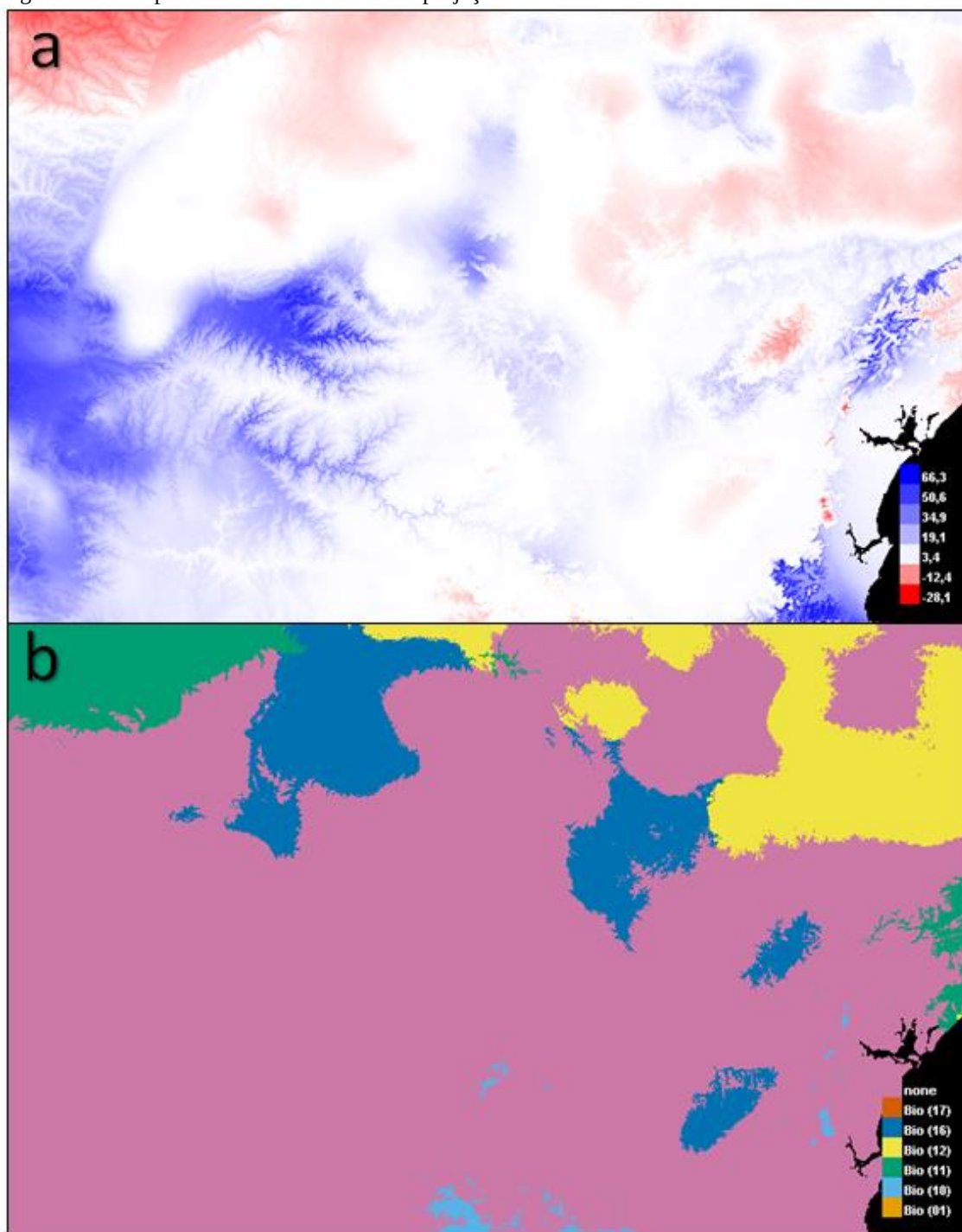
Notas: **a** Sem utilizar as opções *Extrapolate* e *Clamping* e **b** Utilizando as opções *Extrapolate* e *Clamping*.

Fade by clamping (Experimental Settings): faz com que os valores de saída dos pixels sejam menores de acordo com a diferença entre os mapas gerados com a opção *Do clamping* marcados e desmarcados. Se a diferença for muito grande, o valor de probabilidade sofre um decréscimo.

Write clamp grid when projecting (Basic Settings): gera um mapa de saída com resultados sobre o *clamping* feito. O arquivo *Specie_Projection_clamping* gerado contém os valores dos pixels que correspondem à diferença entre o valor de adequabilidade do pixel quando o *clamping* é utilizado e o valor de adequabilidade quando ele não é utilizado. Se um pixel gerado sem *clamping* tem valor de probabilidade de 0.8 e este mesmo pixel tem valor de 0.6 quando usado o *clamping*, então neste mapa o pixel terá valor de 0.2.

Do MESS analysis when projecting (Basic Settings): gera um mapa com informações sobre as diferenças entre as variáveis ambientais utilizadas no treino (tempo atual) e as variáveis projetadas para outro cenário temporal ou geográfico. O arquivo *Specie_Projection_novel* (Figura 16a) mostra os resultados do MESS analysis (Multivariate Environmental Similarity Surfaces). Pixels com valores negativos indicam grande variação entre as variáveis utilizadas na projeção e no treino. O arquivo *Specie_Projection_novel_limiting* (Figura 16b) mostra quais variáveis ambientais foram responsáveis pelas maiores variações entre os mapas de projeção e de treino.

Figura A.16. Mapas de saída com análise das projeções



Fonte: O autor.

Notas: **a** Exemplo de mapa com os resultados de MESS. Regiões em vermelho/rosa apresentam grande variação dos valores entre as variáveis ambientais de projeção e de treino. **b** Exemplo de mapa mostrando as variáveis ambientais responsáveis pelas maiores variações entre os mapas de projeção e de treino.

Outras configurações – Basic

Give visual warnings: Quando marcada, um *pop-up* se abre sempre que houver algum problema nos dados de entrada ou nas configurações que impedem a execução do algoritmo.

Show tooltips: Quando marcado, são mostrados *pop-ups* com pequenos textos explicativos quando se posiciona o ponteiro do mouse sobre uma configuração.

Ask before overwriting: Quando marcado, é mostrado um *pop-up* perguntando se deseja sobrescrever os dados caso já existam dados de saída para a mesma espécie na pasta selecionada.

Skip if outputs exists: faz com que o Maxent não gere novos dados caso já existam dados de saída para a mesma espécie na pasta selecionada.

Remove duplicate presence records: com esta opção marcada ocorre a remoção de pontos dentro de um mesmo pixel, ou seja, apenas um ponto de ocorrência é considerado por pixel.

Outras configurações – Advanced

Write output grids: quando são feitas várias réplicas, por padrão o Maxent cria arquivos de saída (mapas) referentes a cada réplica. Desmarque esta opção para que sejam criados mapas apenas referentes a média, mediana, máximo, mínimo e desvio padrão das réplicas.

Write plots: caso esta opção seja desmarcada, não são gerados mapas de saídas (ASC e PNG) mostrando a distribuição da espécie.

Append summary results to maxentResults.csv file: quando desmarcado, o arquivo maxentResults.csv é reinicializado antes de cada réplica.

Cache ascii files: faz com que seja criada uma pasta chamada “maxent.cache” com as variáveis ambientais utilizadas no modelo no formato MXE, que podem ser lidas pelo Maxent. Estes arquivos ocupam até 10 vezes menos espaço que os mapas originais, podendo ser utilizados para outras espécies e até em outros computadores. Esta pasta encontra-se dentro da pasta com as variáveis ambientais originais.

Adjust sample radius: quando a opção “Write plots” está marcada, são gerados mapas da distribuição potencial em formato ASC (que pode ser aberto em um programa de georreferenciamento, como QGIS ou ARCGIS) e PNG (que é anexado ao arquivo HTML). Este arquivo PNG mostra, além da distribuição potencial, os pontos de treino (quadrados brancos) e os pontos de teste (quadrados violetas). Esta opção permite alterar o tamanho destes

quadrados no mapa: 0 é o valor padrão, valores positivos aumentam o tamanho do quadrado e valores negativos diminuem.

Log file: nome do arquivo de saída contendo informações sobre os dados de entrada, configurações e sobre o algoritmo utilizado na geração dos mapas. Por padrão, o nome é *maxent.log*. Este arquivo pode ser aberto com um navegador ou com um editor de texto.

Outras configurações – Experimental

Log raw/cumulative pictures: quando os formatos de saída *Raw* e *Cumulative* são utilizados, os mapas de saída em formato PNG são melhorados visualmente utilizando uma escala logarítmica. Esta configuração não tem efeito sobre os formatos de saída *Logistic* e *Cloglog*.

Per species results: caso sejam utilizadas várias espécies em um mesmo dado de entrada, são gerados arquivos de resultados (*maxentResults.csv*) individuais para cada espécie.

Show exponent in response curves: nos gráficos de curvas de resposta, faz com que o eixo Y mostre o logaritmo da contribuição para geração do mapa de saída bruto (*Raw output*) ao invés de mostrar o valor de probabilidade de presença nos outros formatos (*Logistic*, *Cumulative* ou *Cloglog*).

Verbose: quando marcada, gera um arquivo Log File (“*maxent.log*”) muito mais detalhado.

Use samples with some missing data: permite que pontos aleatórios para o background sample sejam extraídos de qualquer local, mesmo de regiões onde pixels de variáveis ambientais não possuem valor.

Threads: número de *threads* que o Maxent irá utilizar para executar o algoritmo. *Thread* refere-se ao número de linhas de comando que o processador do computador é capaz de executar ao mesmo tempo, estando normalmente relacionado ao número de núcleos. Alterar este número para o número de núcleos do seu computador pode acelerar o processo, principalmente os testes Jackknife. Para descobrir o número de núcleos do seu computador, pressione Ctrl + Shift + Esc, vá para aba “Desempenho” e em seguida clique em CPU.

Default nodata value: como todos os pixels de um raster devem possuir um valor, é necessário determinar qual valor será interpretado pelo Maxent como ausência de informação. Por padrão,

o Maxent considera que pixels com valores de -9999 não possuem valores, ou seja, não são lidos pelo programa. Certifique-se de que todos os mapas das variáveis ambientais possuem o mesmo valor do Maxent referente ao *Nodata value*.

RESULTADOS GERADOS PELO MAXENT

O Maxent gera os seguintes arquivos de saída:

Pasta "Plot": contém todas os mapas de saída e gráficos em formato PNG. Contém também arquivos DAT com as informações utilizadas para construção das curvas de resposta, que podem ser usadas para análise em outros programas.

Especie.asc: mapa raster com os valores de probabilidade de cada pixel. Pode ser aberto em qualquer programa de georreferenciamento, como QGIS ou ARCGIS. Quando são feitas projeções, também são gerados arquivos ASC com as projeções (*Especie_NomeDaPastaComAsProjeções.asc*).

Especie.html: arquivo que pode ser aberto com qualquer navegador que mostra os principais resultados do Maxent.

Especie.lambdas: contém informações sobre os pesos dados a cada Feature e sobre coeficientes utilizados para normalizar os dados. Pode ser aberto com o bloco de notas.

Especie_backgroundPredictions.csv: quando a opção "Write background predictions" é marcada em Experimental Settings, é gerado este arquivo com coordenadas geográficas dos pontos utilizados como background sample. E

Especie_omission.csv: contém os valores utilizados para cálculo do AUC.

Especie_sampleAverages.csv: contém médias de valores para cada variável ambiental onde os pontos de ocorrência foram encontrados. Estes valores são utilizados pelos Features para criar as restrições para o modelo.

Especie_samplePredictions.csv: contém as coordenadas geográficas dos pontos de treino e de teste, além dos valores de probabilidade (*Raw*, *Cumulative* e *Logistic/Cloglog*) para os pixels onde estavam estes pontos.

Especie_thresholded.asc: Quando um tipo de threshold é escolhido em “*Apply Threshold rule*”, em *Advanced Settings*, este mapa raster binário é criado. Pixels abaixo do threshold escolhido são definidos como 0 e pixels acima do threshold como 1.

maxent.log: contém informações detalhadas sobre o algoritmo.

maxentResults: contém todos os resultados do modelo, como informações sobre os dados de entrada e sobre as configurações utilizadas no modelo, ganho, AUC, contribuição de cada variável (porcentagem, em permutação e *jackknife*), *thresholds*, entropia, etc.

Arquivo *lambda*

Os valores de contribuição de cada *Feature* e das constantes podem ser encontrados no arquivo de saída LAMBDA gerado pelo Maxent. Wilson (2009) produziu um tutorial que permite utilizar estes valores para simular o cálculo de *Raw output* e *Logistic output* no Excel, o que facilita a compreensão de como o Maxent funciona.

Prevalence (average probability of presence over background sites)

No arquivo MaxentResults.csv uma das informações disponíveis é a prevalência, que é a probabilidade média de presença da espécie na região utilizada na modelagem. O cálculo é feito somando os valores de todos os pixels do mapa de saída e dividindo pelo número total de pixels. Quando *Cloglog output*, *Raw Output* e *Cumulative output* são utilizados este valor é referente a *Cloglog output*. Quando *Logistic output* é utilizado, este valor corresponde ao próprio *Logistic output*. Este valor pode ser útil, por exemplo, para determinar se a distribuição da espécie em todo o background aumentou ou diminuiu frente a diferentes projeções.

Análise de contribuição das variáveis ambientais

O Maxent é capaz de fazer a análise de contribuição de cada variável ambiental para o modelo. Esta análise é feita de três formas: Contribuição percentual, importância quanto permutado e através de um Jackknife:

Contribuição percentual: durante a execução do algoritmo o Maxent atribui diferentes pesos (*lambda-value*) para os *Features*, escolhendo aquele que concede maior ganho para o modelo. A cada alteração do valor de lambda, o Maxent atribui o aumento de ganho do modelo a variável

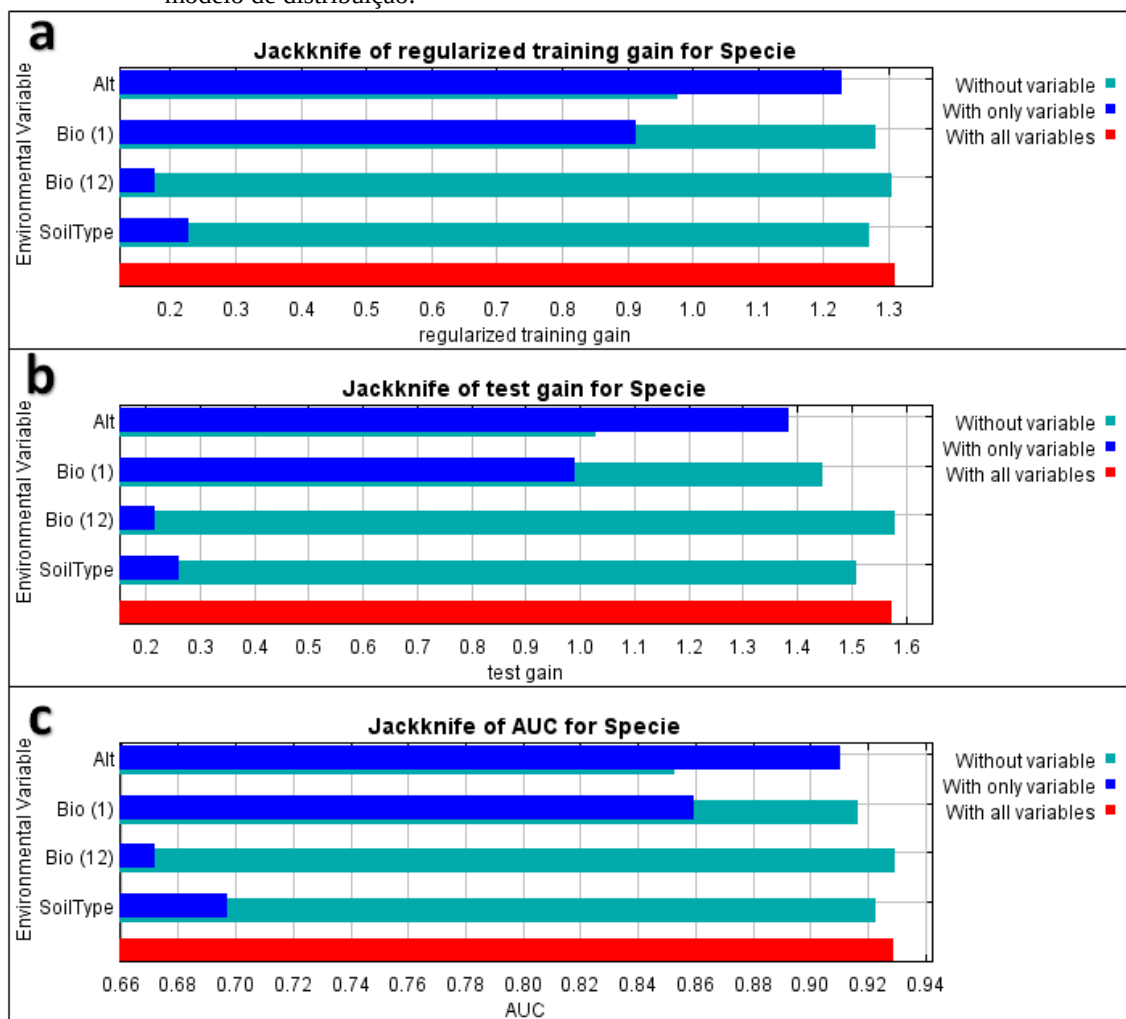
ambiental envolvida neste *Feature* que teve o valor de λ alterado. Ao final do algoritmo, estes ganhos são normalizados e convertidos em porcentagem. Se, por exemplo, a variável ambiental de altitude teve o maior valor de contribuição percentual para o modelo, isso significa que a altitude foi a variável ambiental com maior contribuição para que a distribuição do modelo se aproximasse da distribuição dos pontos de ocorrência utilizados. Portanto, um valor de contribuição de 80% da altitude, por exemplo, não significa que um determinado pixel é adequado para a espécie 80% por causa da altitude, mas sim que 80% do ganho do modelo é devido a *Features* envolvendo a altitude.

Importância quando permutado (Permutation importance): durante a realização do algoritmo, o Maxent altera aleatoriamente os valores dos pixels das variáveis ambientais, o que pode diminuir o valor do AUC dos dados de treino. Esta diminuição no valor do AUC é computada para cada variável ambiental, seus valores são normalizados e convertidos para porcentagem. Uma variável com alto valor de *permutation importance*, portanto, significa que gerou um grande decréscimo de AUC quando valores de seus pixels foram alterados aleatoriamente, o que indica que a capacidade de predição do modelo é fortemente dependente dessa variável.

Jackknife: Para realização deste teste é necessário marcar a opção “*Do jackknife to measure variable importance*” na janela principal do Maxent. São realizados dois testes, sendo cada um deles representado por uma barra de cor diferente no gráfico (Figura 17):

- Barra azul claro: indica os valores de ganho e de AUC de um modelo gerado sem a variável em questão.
- Barra azul escuro: indica os valores de ganho e de AUC de um modelo gerado apenas com a variável em questão.
- Barra vermelha: indica os valores de ganho e de AUC do modelo original, quando foram utilizadas todas as variáveis ambientais.

Figura A.17. *Jackknife* feito pelo Maxent para análise da importância das variáveis ambientais na construção do modelo de distribuição.



Fonte: O autor.

Notas: **a** Ganho do modelo considerando os dados de treino, **b** Ganho do modelo considerando os dados de teste, **c** AUC do modelo considerando os dados de teste. A barra azul claro indica os valores de ganho e de AUC de um modelo gerado sem a variável em questão, a barra azul escuro indica os valores de ganho e de AUC de um modelo gerado apenas com a variável em questão e a barra vermelha indica os valores de ganho e de AUC do modelo original.

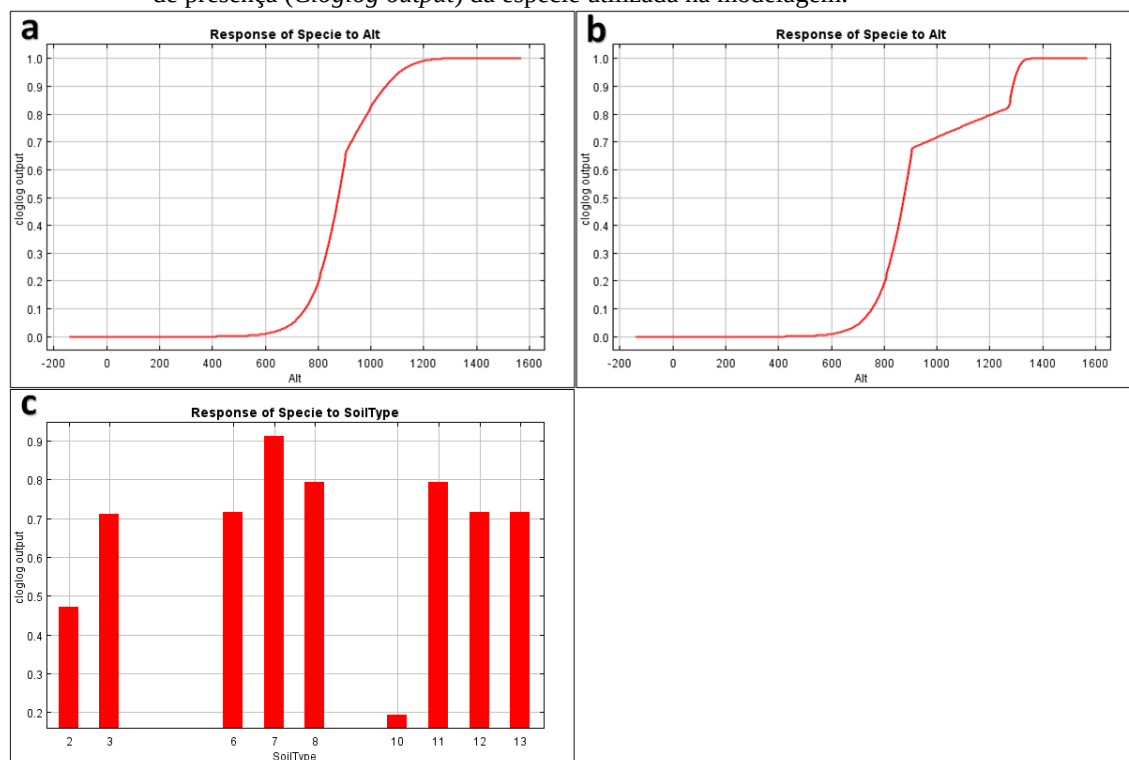
Na imagem acima, podemos ver que a variável ambiental de altitude (alt) gerou o maior decréscimo de ganho e de AUC (barra azul claro). Já Bio (12) foi a variável que, quando utilizada isoladamente, gerou os maiores valores de ganho e de AUC do modelo (barra azul escuro).

Curva de resposta as variáveis ambientais

O Maxent é capaz de criar gráficos mostrando como a variação de cada variável ambiental afeta a probabilidade de presença da espécie. Para gerar estes gráficos é necessário marcar a opção “*Create response curves*” na janela principal do Maxent. São criados dois tipos

de curvas de resposta: mantendo as demais variáveis ambientais com seu valor médio amostral (Figura 18a), sendo estes valores correspondentes as médias de valores onde os pontos de ocorrência foram encontrados, podendo ser consultados no arquivo “Specie_sampleAverages”; e utilizando a variável ambiental de maneira isolada (Figura 18b), ou seja, sem a influência das outras variáveis. Quando a variável é categórica, o gráfico mostra simplesmente quais valores categóricos mais afetaram a geração do modelo (Figura 18c).

Figura A.18. Curvas de resposta mostrando a relação entre a variável ambiental de altitude (Alt) a probabilidade de presença (*Cloglog output*) da espécie utilizada na modelagem.



Fonte: O autor.

Notas: **a** São mantidas as demais variáveis ambientais com seu valor médio amostral, **b** A variável ambiental é utilizada de maneira isolada, **c** Variável categórica.

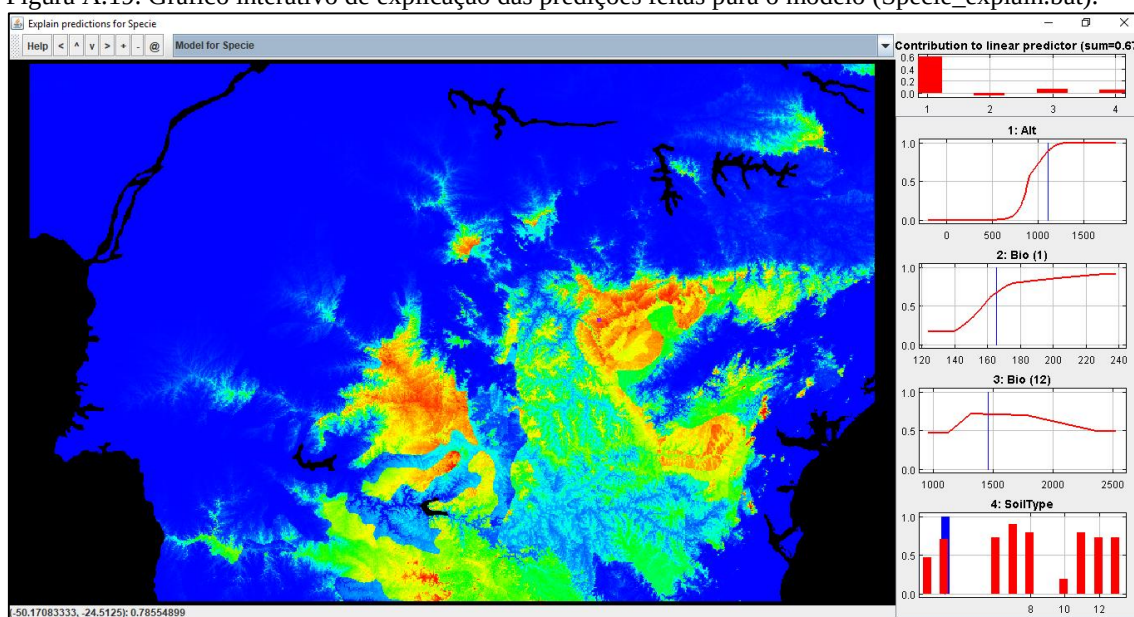
Na pasta “*plot*”, além das curvas de resposta em formato PNG, também é possível encontrar as curvas de resposta em formato DAT, que contém os valores utilizados para criação dos gráficos. Estes dados podem ser exportados para outros programas para gerar gráficos de melhor resolução.

Explain Predictions for Model

Ao marcar a opção “*Write plot data*” em *Advanced Settings*, é criado um arquivo BAT (Specie_explain.bat) que mostra um mapa interativo das curvas de resposta (Figura 19). Para que este arquivo funcione corretamente, é necessário desmarcar a opção *Product features* na

janela inicial do Maxent e nenhuma pasta envolvida no caminho de saída deve conter espaços em seu nome. No mapa interativo, basta clicar em algum ponto do mapa para obter o valor de adequabilidade deste pixel (canto inferior esquerdo do mapa) e de que forma as variáveis ambientais contribuíram para que aquele pixel recebesse aquele valor de adequabilidade (*Contribution to linear predictor*). Os demais gráficos no canto direito mostram as curvas de resposta da espécie em relação às variáveis ambientais.

Figura A.19. Gráfico interativo de explicação das previsões feitas para o modelo (Specie_explain.bat).

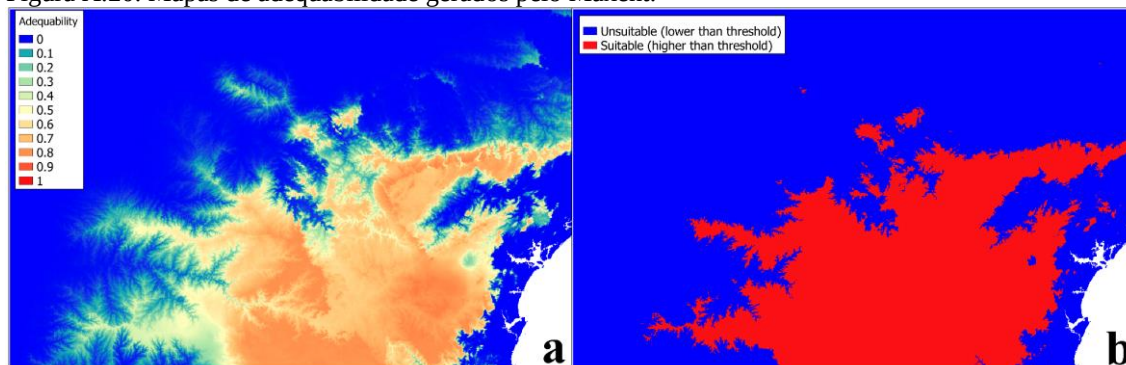


Fonte: O autor.

Thresholds

O mapa de saída do Maxent possui pixels com valores contínuos (Figura 20a). Todos os formatos de saída (*Cumulative*, *Logistic* e *Cloglog*) são derivados do formato de saída bruto (*Raw output*), onde a soma de todos os valores de todos os pixels do mapa é igual a 1. Se existem muitos pixels considerados com alta probabilidade da espécie ser encontrada, os valores destes pixels tendem a ser menores para que a soma de todos os pixels do *background sample* seja igual a 1. Ao colorir o mapa, estes pixels podem ter uma coloração mais clara mesmo representando condições ambientais adequadas para a espécie, levando a erros de interpretação. Para contornar este problema o Maxent calcula valores de *threshold*, que permitem a classificação binária do mapa de saída. Pixels acima do *threshold* são classificados como adequados para a espécie, enquanto pixel abaixo desse valor são classificados como inadequados (Figura 20b).

Figura A.20. Mapas de adequabilidade gerados pelo Maxent.



Fonte: O autor.

Notas: **a** Com valores contínuos, **b** Mapa binário de acordo com valor de threshold (0.287).

Estes *thresholds* são calculados relacionando os valores de corte com os dados de treino e de teste, podendo serem consultados nos arquivos de resultados gerados tanto em HTML (Figura 21) quanto em CSV.

Figura A.21. *Thresholds* calculados pelo Maxent disponíveis no arquivo de saída HTML.

Cumulative threshold	Cloglog threshold	Description	Fractional predicted area	Training omission rate	Test omission rate	P-value
1.000	0.041	Fixed cumulative value 1	0.481	0.012	0.000	2.287E-10
5.000	0.184	Fixed cumulative value 5	0.339	0.012	0.000	2.695E-17
10.000	0.362	Fixed cumulative value 10	0.281	0.060	0.056	3.977E-19
0.423	0.018	Minimum training presence	0.555	0.000	0.000	3.845E-8
13.758	0.454	10 percentile training presence	0.255	0.095	0.167	8.051E-16
23.381	0.593	Equal training sensitivity and specificity	0.208	0.202	0.306	3.148E-13
7.693	0.287	Maximum training sensitivity plus specificity	0.302	0.012	0.056	2.326E-17
20.050	0.548	Equal test sensitivity and specificity	0.222	0.179	0.222	5.329E-16
6.003	0.223	Maximum test sensitivity plus specificity	0.323	0.012	0.000	1.853E-18
3.720	0.135	Balance training omission, predicted area and threshold value	0.366	0.012	0.000	1.43E-15
3.895	0.141	Equate entropy of thresholded and original distributions	0.362	0.012	0.000	7.935E-16

Fonte: O autor.

A tabela apresentada no arquivo HTML possui as seguintes informações:

Cumulative threshold: valor de corte correspondente a saída *Cumulative output*.

Logistic/Cloglog threshold: valor de corte correspondente a saída *Logistic* ou *Cloglog threshold*.

Description: regra de corte utilizada (mais informações abaixo).

Fractional predicted area: fração da área total do mapa que é classificada como adequada de acordo com este *threshold*. Um valor de 0.302, por exemplo, significa que 30.2% dos pixels do *background* serão classificados como adequados de acordo com aquele *threshold*.

Training omission rate: fração de pontos de treino que ficarão fora de pixels considerados adequados. Um valor de 0.1, por exemplo, significa que 10% dos pontos de treino ficarão sobre pixels considerados inadequados (abaixo do *threshold*).

Test omission rate: fração de pontos de teste que ficarão fora de pixels considerados adequados. Um valor de 0.1, por exemplo, significa que 10% dos pontos de teste ficarão sobre pixels considerados inadequados (abaixo do *threshold*).

P-value (binomial probability): O valor de p é o resultado de um teste de qui-quadrado em que a hipótese nula é que a taxa de omissão que você obteve no modelo não é diferente de um previsão aleatória qualquer, considerando o mesmo valor de fração de área classificada como adequada. Desta forma, valores significativos de p ($p < 0.05$) indicam um poder de previsão maior do que em uma situação onde seus resultados foram gerados de forma aleatória.

Os valores de threshold calculados pelo Maxent são descritos abaixo:

Fixed Cumulative Value 1: pixels com valores cumulativos menores que 1 (ou seja, pixel com valores menores que pelo menos 99% dos outros pixels) são classificados como inadequados.

Fixed Cumulative Value 5: pixels com valores cumulativos menores que 5 (ou seja, pixel com valores menores que pelo menos 95% dos outros pixels) são classificados como inadequados.

Fixed Cumulative Value 10: pixels com valores cumulativos menores que 10 (ou seja, pixel com valores menores que pelo menos 90% dos outros pixels) são classificados como inadequados.

Minimum training presence: menor valor de adequabilidade obtido para um ponto conhecido de ocorrência da espécie. Se este *threshold* for igual a 0.018, isso significa que o menor valor de adequabilidade de um pixel com ponto de ocorrência foi 0.018.

10 percentile training presence: valor em que 10% dos registros de presença usados para treino ficam fora das áreas consideradas adequadas.

Equal training sensitivity and specificity: valor de corte onde a sensibilidade e a especificidade dos dados de treino são iguais. Na prática, com este threshold a % de área considerada como adequada é aproximadamente igual a % de pontos de treino que ficaram fora de zonas consideradas adequadas por este threshold. No exemplo da Figura 21, aplicando este threshold 20% da área do mapa será considerada adequada e 20% dos pontos de treino ficarão fora dessas áreas adequadas.

Maximum training sensitivity plus specificity: valor de corte correspondente ao maior resultado da soma Sensibilidade + Especificidade dos dados de treino. Na prática, com este threshold é formado um mapa com a menor razão entre a fração de área considerada adequada e a fração de pontos de treino que ficaram fora de áreas adequadas. Com isso, se tem um mapa mais conservador (menor número de pixels adequados) ao mesmo tempo em que se tem poucos pontos de treino fora de áreas adequadas.

Equal test sensitivity and specificity: valor de corte onde a sensibilidade e a especificidade dos dados de teste são iguais. Na prática, com este threshold a % de área considerada como adequada é aproximadamente igual a % de pontos de teste que ficaram fora de zonas consideradas adequadas por este threshold.

Maximum test sensitivity plus specificity: valor de corte correspondente ao maior resultado da soma Sensibilidade + Especificidade dos dados de teste. Na prática, com este threshold é formado um mapa com a menor razão entre a fração de área considerada adequada e a fração de pontos de teste que ficaram fora de áreas adequadas. Com isso se tem um mapa mais conservador (menor número de pixels adequados) ao mesmo tempo em que se tem poucos pontos de teste fora de áreas adequadas.

Balance training omission, predicted area and threshold value: o *threshold* utilizado é o valor que minimiza a função $6 * \text{training omission rate} + .04 * \text{cumulative threshold} + 1.6 * \text{fractional predicted area}$.

Equate entropy of thresholded and original distributions: threshold que faz com que o valor de entropia do modelo binário gerado seja aproximadamente igual à entropia do distribuição do mapa contínuo.

Em *Apply Threshold rule*, em *Advanced Settings*, você pode escolher uma regra de threshold utilizada para criar um mapa binário (0 para pixels abaixo do threshold e 1 para pixels acima do threshold). Liu, White e Newell (2013) sugerem a utilização do *Maximum training sensitivity plus specificity*, já que este *threshold* gera um mapa mais conservador (menor número de pixels adequados) ao mesmo tempo em que se tem poucos pontos de treino fora de áreas adequadas, sendo capaz de otimizar a discriminação entre pontos de presença e pseudo-ausência.

APÊNDICE B - INFORMAÇÕES SOBRE AS ESPÉCIES UTILIZADAS NA CONSTRUÇÃO DOS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DAS FORMAÇÕES VEGETAIS.

Quadro B.1. Informações sobre as espécies utilizadas na construção dos modelos de distribuição das formações vegetais.

Formação vegetal	Família	Espécie	Lista Vermelha
Estepe	Fabaceae	<i>Adesmia ciliata</i>	Não Avaliada
Estepe	Fabaceae	<i>Adesmia paranensis</i>	Quase Ameaçada
Estepe	Verbenaceae	<i>Aloysia hatschbachii</i>	Em Perigo
Estepe	Verbenaceae	<i>Aloysia oblanceolata</i>	Não Avaliada
Estepe	Solanaceae	<i>Calibrachoa dusenii</i>	Não Avaliada
Estepe	Solanaceae	<i>Calibrachoa ericifolia</i>	Não Avaliada
Estepe	Iridaceae	<i>Calydorea basaltica</i>	Não Avaliada
Estepe	Fabaceae	<i>Chamaecrista incana</i>	Não Avaliada
Estepe	Asteraceae	<i>Chromolaena kleinii</i>	Não Avaliada
Estepe	Asteraceae	<i>Chromolaena palmaris</i>	Não Avaliada
Estepe	Asteraceae	<i>Chromolaena umbelliformis</i>	Não Avaliada
Estepe	Euphorbiaceae	<i>Croton leptophyllus</i>	Não Avaliada
Estepe	Euphorbiaceae	<i>Croton muellerianus</i>	Não Avaliada
Estepe	Rubiaceae	<i>Galianthe gertii</i>	Não Avaliada
Estepe	Verbenaceae	<i>Glandularia dusenii</i>	Não Avaliada
Estepe	Verbenaceae	<i>Glandularia hatschbachii</i>	Não Avaliada
Estepe	Lamiaceae	<i>Glechon thymoides</i>	Não Avaliada
Estepe	Lamiaceae	<i>Hesperozygis rhododon</i>	Não Avaliada
Estepe	Lamiaceae	<i>Hoehnea parvula</i>	Não Avaliada
Estepe	Verbenaceae	<i>Lippia campestris</i>	Em Perigo
Estepe	Verbenaceae	<i>Lippia hirta</i>	Não Avaliada
Estepe	Fabaceae	<i>Lupinus reitzii</i>	Não Avaliada
Estepe	Fabaceae	<i>Mimosa hatschbachii</i>	Em Perigo
Estepe	Fabaceae	<i>Mimosa regnellii</i> var. <i>grossiseta</i>	Não Avaliada
Estepe	Solanaceae	<i>Nierembergia hatschbachii</i>	Não Avaliada
Estepe	Oxalidaceae	<i>Oxalis paranaensis</i>	Criticamente em Perigo
Estepe	Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus albovaginatus</i> var. <i>albovaginatus</i>	Não Avaliada
Estepe	Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus albo-vaginatus</i> var. <i>fuscobracteatus</i>	Não Avaliada
Estepe	Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus tessmannii</i>	Não Avaliada
Estepe	Cactaceae	<i>Parodia carambeiensis</i>	Não Avaliada
Estepe	Poaceae	<i>Paspalum redondense</i>	Não Avaliada
Estepe	Polygalaceae	<i>Polygala altomontana</i>	Não Avaliada
Estepe	Bromeliaceae	<i>Quesnelia imbricata</i>	Deficiente de Dados
Estepe	Lamiaceae	<i>Salvia aliciae</i>	Não Avaliada

Estepe	Lamiaceae	<i>Salvia scoparia</i>	Não Avaliada
Estepe	Plantaginaceae	<i>Scoparia elliptica</i>	Não Avaliada
Estepe	Plantaginaceae	<i>Scoparia pinnatifida</i>	Não Avaliada
Estepe	Iridaceae	<i>Sisyrinchium densiflorum</i>	Não Avaliada
Estepe	Iridaceae	<i>Sisyrinchium rambonis</i>	Não Avaliada
Savana	Asteraceae	<i>Aldama paranensis</i>	Não Avaliada
Savana	Malpighiaceae	<i>Byrsonima brachybotrya</i>	Vulnerável
Savana	Asteraceae	<i>Chrysolaena nicolackii</i>	Vulnerável
Savana	Lythraceae	<i>Cuphea paranaensis</i>	Não Avaliada
Savana	Lamiaceae	<i>Cyanocephalus apertiflorus</i>	Vulnerável
Savana	Lamiaceae	<i>Hypenia glauca</i>	Não Avaliada
Savana	Fabaceae	<i>Lecointea hatschbachii</i>	Não Avaliada
Savana	Fabaceae	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>uncta</i>	Não Avaliada
Savana	Fabaceae	<i>Mimosa orthacantha</i>	Não Avaliada
Savana	Fabaceae	<i>Mimosa paranapiacabae</i>	Não Avaliada
Savana	Fabaceae	<i>Mimosa reduviosa</i>	Não Avaliada
Savana	Asteraceae	<i>Moquiniastrum sordidum</i>	Não Avaliada
Savana	Melastomataceae	<i>Tibouchina saxicola</i>	Não Avaliada
Savana	Asteraceae	<i>Vernonanthura crassa</i>	Não Avaliada
Savana	Asteraceae	<i>Vernonanthura rigiophylla</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	Pouco Preocupante
Flor. Estac. Semidecidual	Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Capparaceae	<i>Cynophalla declinata</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Myrtaceae	<i>Eugenia myrciariifolia</i>	Em Perigo
Flor. Estac. Semidecidual	Fabaceae	<i>Exostyles godoyensis</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Malpighiaceae	<i>Heteropterys microcarpa</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Malpighiaceae	<i>Hiraea hatschbachii</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Fabaceae	<i>Pterogyne nitens</i>	Não Avaliada
Flor. Estac. Semidecidual	Orchidaceae	<i>Rodriguezia decora</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Euphorbiaceae	<i>Actinostemon rosellii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i>	Em Perigo
Flor. Omb. Mista	Euphorbiaceae	<i>Croton reitzii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Myrtaceae	<i>Curitiba prismatica</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Apocynaceae	<i>Ditassa edmundoi</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Fabaceae	<i>Inga lentiscifolia</i>	Quase Ameaçada
Flor. Omb. Mista	Asteraceae	<i>Mikania orleansensis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Asteraceae	<i>Mikania paranensis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Myrtaceae	<i>Myrceugenia euosma</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Myrtaceae	<i>Myrceugenia hatschbachii</i>	Vulnerável
Flor. Omb. Mista	Picramniaceae	<i>Picramnia excelsa</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Mista	Rutaceae	<i>Zanthoxylum kleinii</i>	Não Avaliada

Flor. Omb. Densa	Orchidaceae	<i>Acianthera tristis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Bignoniaceae	<i>Adenocalymma dusenii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Begoniaceae	<i>Begonia barkleyana</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Begoniaceae	<i>Begonia itupavensis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Begoniaceae	<i>Begonia serranegrae</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Malvaceae	<i>Byttneria triadenia</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum paranaense</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Asteraceae	<i>Dasycondylus dusenii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Myrtaceae	<i>Eugenia joenssonii</i>	Vulnerável
Flor. Omb. Densa	Campanulaceae	<i>Lobelia langeana</i>	Em Perigo
Flor. Omb. Densa	Fabaceae	<i>Mimosa atlantica</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Gesneriaceae	<i>Napeanthus reitzii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Lauraceae	<i>Ocotea paranaensis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Orchidaceae	<i>Octomeria fibrifera</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Orchidaceae	<i>Pabstiella matinhensis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Piperaceae	<i>Peperomia calophylla</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Piperaceae	<i>Peperomia perlongicaulis</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Myrtaceae	<i>Plinia cordifolia</i>	Quase Ameaçada
Flor. Omb. Densa	Myrtaceae	<i>Plinia hatschbachii</i>	Em Perigo
Flor. Omb. Densa	Campanulaceae	<i>Siphocampylus fulgens</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Elaeocarpaceae	<i>Sloanea hatschbachii</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Acanthaceae	<i>Staurogyne alba</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Acanthaceae	<i>Staurogyne eustachya</i>	Não Avaliada
Flor. Omb. Densa	Bromeliaceae	<i>Vriesea platynema</i> var. <i>variegata</i>	Não Avaliada

Fonte: Flora do Brasil 2020 (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>).