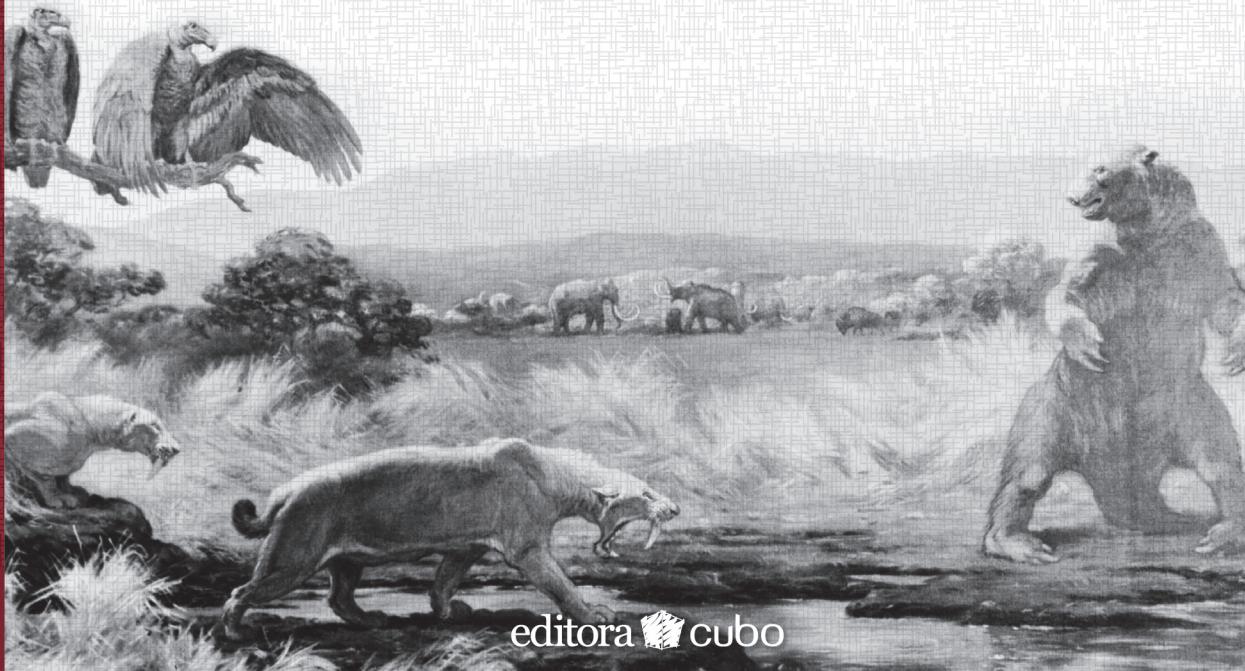


Matheus Souza Lima-Ribeiro
José Alexandre Felizola Diniz-Filho

Modelos Ecológicos e a Extinção da Megafauna: Clima e Homem na América do Sul



editora  cubo



Matheus Souza Lima-Ribeiro é graduado em Ciências Biológicas (2002), mestre (2006) e doutor (2013) em Ecologia & Evolução pela Universidade Federal de Goiás (UFG). Atualmente é professor no Campus Jataí da mesma universidade e tem interesse em estudar os efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade, abordando, particularmente, amplas questões paleoecológicas e biogeográficas. Ultimamente, tem analisado as causas da extinção da megafauna usando métodos analíticos quantitativos.



José Alexandre Felizola Diniz-Filho é graduado em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Sergipe (1989), mestre (1992) e doutor (1994) em Zoologia pela Universidade Estadual Paulista (UNESP). Atualmente é professor Titular em Ecologia & Evolução na Universidade Federal de Goiás (UFG) e Pesquisador 1A do CNPq, com interesse em métodos estatísticos aplicados à macroecologia, macroevolução, biologia da conservação e genética populacional.

Matheus Souza Lima-Ribeiro
José Alexandre Felizola Diniz-Filho

Modelos Ecológicos e a Extinção da Megafauna: Clima e Homem na América do Sul

editora  **cubo**
soluções para o universo acadêmico

São Carlos, SP
2013

© 2013

Qualquer parte desta publicação pode ser reproduzida, desde que citada a fonte.
Todos os direitos desta edição são reservados aos Autores.

Lima-Ribeiro, Matheus Souza

Modelos Ecológicos e a Extinção da Megafauna: clima e homem na América do Sul / Matheus Souza Lima-Ribeiro, José Alexandre Felizola Diniz-Filho. – São Carlos : Editora Cubo, 2013.

155 p. : il.

ISBN 978-85-60064-35-9

1. Modelos de nicho ecológico. 2. Mudanças climáticas. 3. Sobrematança.
4. Quaternário tardio. I. Diniz-Filho, José Alexandre Felizola. II. Título.

Ilustração da capa: © Bettmann/Corbis/Latinstock

Capa, Projeto Gráfico e Diagramação

editora  cubo
soluções para o universo acadêmico

Agradecimentos

Agradecer não é uma tarefa fácil de ser cumprida de forma justa, embora talvez seja uma das partes mais importantes de um trabalho acadêmico, e certamente o é para este livro. Inicialmente, agradecemos a Luis Mauricio Bini, Joaquin Hortal, David Nogués-Bravo e Sara Varela pelas discussões sobre modelos demográficos e de nicho aplicados à Paleoecologia como ferramentas para analisar as causas das extinções da megafauna. O desenvolvimento intelectual deste livro avançou muito pela nossa proximidade (nem sempre espacial!).

Ao Fernando A. S. Fernandez, somos gratos por tudo isso e também pelos gentis comentários expostos no prefácio. Suas sábias convicções sobre o que causou a extinção da megafauna e nossas longas discussões sobre o assunto tornaram o tema deste livro ainda mais interessante.

Entretanto, as idéias desenvolvidas aqui não ficariam tão claras sem os instigantes e estimulantes debates e discussões com inúmeros outros colegas ao longo dos últimos anos, aos quais somos profundamente gratos. Certamente nossas análises e modelos não gerariam resultados interessantes sem suas sugestões e questionamentos. Agradecemos a Miguel Araújo, Bernardo Araujo, Luis Mauricio Bini, Daniel Brito, Marcus Cianciaruso, Rosane Collevatti, Ricardo Dobrovolski, Frederico Valtuille Faleiro, Fernando Fernandez, Richard Field, Mauro Galetti, Sidney Gouveia, Francois Guilhaumon, Brad Hawkins, Joaquin Hortal, Jorge Lobo, Rafael Loyola, Paulo De Marco Jr, João Carlos Nabout, David Nogués-Bravo, Miguel Olalla-Tárraga, Guilherme de Oliveira, Townsend Peterson, Carsten Rahbek, Miguel Rodriguez, Thiago Rangel, Thiago Santos, Daniel Paiva Silva, Vanessa Staggmeier, Levi Carina Terribile, Natália M. Tôrres, Sara Varela, Bruno Vilela e Fabricio Villalobos pelas numerosas colaborações e discussões sobre distribuição geográfica, modelagem de nicho e suas aplicações. Thiago Rangel tem sido um importante colaborador em diversos trabalhos nessa e em outras áreas de pesquisa e sua dedicação ao desenvolvimento da plataforma “Bioensembles” foi importante para que pudéssemos alcançar uma melhor compreensão desses modelos e análises. À Maira Barberi e Julio Cesar Rubin de Rubin, agradecemos pelas discussões sobre mudanças climáticas e ocupação humana do Cerrado. Juntos, todos nos proporcionaram sabedoria, ideias oportunas, boas perguntas e, mais importante, um bom convívio. Falando em convívio, agradecemos às nossas famílias pelo apoio, paz, amor, infinita paciência e também por se orgulharem do nosso trabalho.

Além destes, agradecemos a todas as pessoas que disponibilizaram dados fósseis publicamente, contribuindo assim para a manutenção dos bancos de dados “on-line”. Luis A. Borrero, Joaquin Arroyo Cabrales e David Meltzer sempre atenderam às nossas solicitações e nos mantiveram atualizados com novos registros fósseis e datações radiocarbônicas. Em especial, nós agradecemos aos pesquisadores responsáveis pelo projeto sobre modelagem acoplada CMIP5, bem como a todos os participantes dos grupos de modelagem do clima por produzir e disponibilizar as simulações paleoclimáticas essenciais para o aperfeiçoamento das análises no contexto dos modelos de nicho.

Por fim, mas não menos importante, agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro em diversas formas, possibilitando inclusive a editoração e impressão deste livro (processo no. 473468/2010-7). O desenvolvimento da plataforma “Bioensembles” utilizada nas análises apresentadas neste livro foi financiado pela Fundação BBVA de Madri (Projeto “Bioimpacto” coordenado por Miguel Araújo) e pela “Rede Clima”, nó de Biodiversidade, do MCT/CNPq. A montagem do banco de dados “EcoClimate” foi viabilizada pela rede de Pesquisa GENPAC do programa de Pesquisa Pró-Centro-Oeste, no projeto coordenado por Levi Carina Terribile (processo no. 563727/2010-1). O banco de dados “EcoClimate” também é resultado do trabalho de Mariana Rocha, que também sempre esteve interessada em nossas discussões sobre as extinções da megafauna, a quem agradecemos profundamente in memoriam. Finalmente, agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) pela concessão da bolsa de doutorado a Matheus Ribeiro (Chamada Pública no. 09/2009).

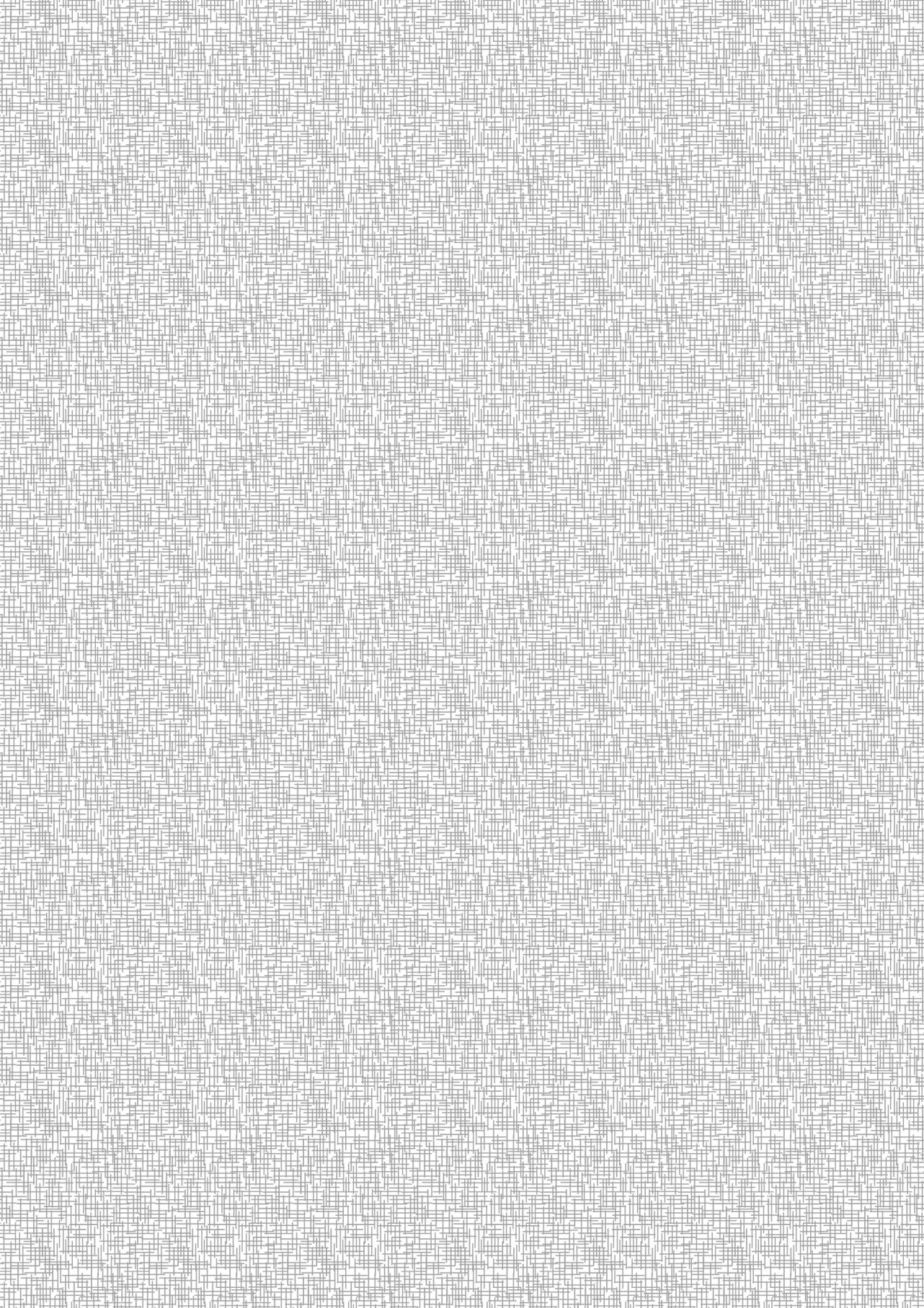
Obrigado!

*"[...] não podemos nunca escapar à incerteza [...]
Estamos condenados ao pensamento inseguro,
a um pensamento crivado de buracos, um
pensamento que não tem nenhum fundamento
absoluto de certeza."*

- Edgar Morin-

Sumário

- 9 Prefácio**
- 14 CAPÍTULO 1**
Modelos em Ecologia e Paleoecologia
- 22 CAPÍTULO 2**
Modelando o Nicho Ecológico e a Distribuição Geográfica das Espécies no Passado
- 54 CAPÍTULO 3**
Dados Necessários para Modelar o Nicho e a Distribuição Geográfica das Espécies no Passado
- 66 CAPÍTULO 4**
Modelos de Nicho, Mudanças Climáticas e as Extinções da Megafauna
- 84 CAPÍTULO 5**
Colonização Humana, Sobrematança e as Extinções da Megafauna: Um Modelo Demográfico Simples de Interação Predador-Presa
- 110 CAPÍTULO 6**
Extinção da Megafauna na América do Sul: Combinando os Efeitos da Sobrematança e das Mudanças Climáticas
- 126 CAPÍTULO 7**
Conclusões
- 130 Referências Bibliográficas**
- 142 Apêndices**
- 154 Bibliografia Citada nos Apêndices**



Prefácio

Como diria o capitão Haddock (o melhor amigo do Tintim): miseráveis, coloquintas, trombetas da morte, visigodos, vândalos! Eu sempre quis escrever um livro de divulgação sobre a grande onda de extinção do Quaternário, mas esses caras, Matheus Lima Ribeiro e José Alexandre Diniz Filho, fizeram isso primeiro.

Brincadeiras à parte, eu só posso dizer que eles tiveram uma iniciativa muito feliz ao escrever este livro. Sou suspeito para falar, mas não consigo pensar em um tema científico mais fascinante para ser levado ao grande público. Afinal, se você acha que a biodiversidade atual do planeta é riquíssima e maravilhosa, você precisava ter visto como era isso aqui uns cinquenta mil anos atrás!

Você veria elefantes (incluindo mamutes, mastodontes e outros) e leões em todos os continentes, fora a Austrália. Veria grandes rinocerontes vagando pela Europa. Mais que isso, você veria criaturas bizarras, que desafiariam sua credulidade. Esqueça “Avatar” – eram animais reais mais fantásticos do que qualquer coisa que a ficção já concebeu. Na Austrália, havia os diprotodontes, bichos gigantescos que lembravam superficialmente hipopótamos, mas que tinham bolsa como qualquer marsupial que se preze, e pesavam umas duas toneladas e meia. Um grande carnívoro marsupial, *Thylacoleo carnifex*, tinha o tamanho de um leopardo e dentes na forma de largas lâminas, muito mais bizarros do que aquele genérico azul do “Avatar”. Aqui na América do Sul havia preguiças de seis metros de altura vagando lentamente pelo chão; tatus superdimensionados com carapaças rígidas, os gliptodontes, que podiam chegar a uns quatro metros de comprimento; e tigres de dentes de sabre, maiores que qualquer felino atual e com longos dentes pontiagudos. Nas grandes ilhas como a Nova Zelândia e Madagascar havia gigantescas aves não voadoras, os moas de três metros e as ainda mais espetaculares aves-elefante de meia tonelada. Em Madagascar, havia uma coleção de espetaculares lêmures de chão, incluindo *Archeoindris*, do tamanho de um gorila.

A pergunta que não quer calar é: o que causou o desaparecimento de todos esses bichos (e muitos outros)? Quem matou, quando, e por que? A pesquisa em paleontologia muitas vezes se parece com as melhores histórias de detetive, e é tão interessante quanto. O paleontólogo tem em comum com o inspetor Poirot a rotina de tentar resolver casos muito complicados tendo apenas poucas e sutis pistas nas quais se basear.

No nosso caso, pode-se dizer que, dos três elementos acima, pelo menos temos o “quando” com uma precisão razoável – não excelente, porque datar fósseis, mesmo esses que são relativamente recentes, não é nada trivial. As datações envolvem métodos sofisticados, cada um com suas próprias premissas, e sujeitos a vários tipos de erros. De qualquer forma, tais métodos avançaram

muito desde a década de sessenta, quando essas extinções começaram a ser mais discutidas. A melhoria das datações nos deu a paradoxal resposta de que os bichos desapareceram muito rápido ou muito devagar, conforme a escala de tempo que usarmos. A nossa perspectiva do passado sofre do que é chamado de achatamento logarítmico. Diferenças de tempo entre eventos recentes são claras para nós, mas os eventos mais antigos, mesmo que muito distantes um do outro, são comprimidos como se tivessem todos acontecido num mesmo e indistinto “passado distante”. Percebemos claramente que a descoberta das Américas é muito mais antiga que a subida de Barack Obama ao poder, mas se lermos que uma espécie se extinguiu há 10,5 mil anos e outra há 10 mil, iremos achar que as extinções delas foram muito próximas. No entanto, o intervalo que separa os eventos dentro de cada par é o mesmo.

Então, se olharmos na escala do tempo geológico, todas estas extinções ocorreram muito repentinamente. Elas ocorreram dentro dos últimos cinquenta mil anos. Isso pode parecer muito, mas é um piscar de olhos no tempo geológico. Por exemplo, é menos de um milésimo do tempo que nos separa dos últimos dinossauros, que desapareceram há uns sessenta e cinco milhões de anos atrás. Cinquenta mil anos correspondem a menos que o último cinquenta-avos da penúltima época geológica, o agitado Pleistoceno, que começou há uns 2,6 milhões de anos. As extinções não foram distribuídas ao longo de todo o Pleistoceno, mas ocorreram apenas no final dele.

Por outro lado, se fazemos um “zoom” para olhar dentro desta “pequena” faixa de cinquenta mil anos, as extinções ocorreram gradualmente, em tempos diferentes em lugares diferentes. Os grandes animais começaram a desaparecer pela Austrália há pouco mais de quarenta mil anos. Na Europa continental, as extinções são quase tão antigas quanto isso nas baixas latitudes, mas ocorreram mais tarde nas áreas mais frias; as últimas delas, como do mamute e do alce irlandês, foram há menos de dez mil anos. Nas Américas, as extinções começaram há menos de quinze mil anos, e as mais recentes – como de alguns gliptodontes e preguiças gigantes no sul da América do Sul – também tem menos de dez mil. Essas últimas extinções nos continentes ocorreram já bem dentro da nossa atual época geológica de estabilidade climática, o Holoceno, que começou há uns dez mil anos. Da mesma forma, as extinções em ilhas, ao redor do mundo todo, também são claramente holocênicas. As preguiças-gigantes-anãs do Caribe se foram há uns quatro mil e quinhentos anos atrás; elefantes pigmeus no Mediterrâneo há uns quatro mil; o mamute da ilha de Wrangel (Sibéria) há uns três mil e setecentos; os moas da Nova Zelândia, entre novecentos e quinhentos anos atrás; e a ave elefante e o último dos lêmures gigantes de Madagascar provavelmente ainda depois disso. Essas, claro, já não são mais “extinções pré-históricas”. Ocorreram já bem dentro da história humana, conforme definida pelo período a partir da invenção da escrita.

Isso tudo só mostra que seria um equívoco se referir a essas extinções, como alguns já fizeram, como “extinções do final do Pleistoceno”. Mais acertado seria chamá-las de extinções do Quaternário – o atual período geológico, que inclui

justamente as épocas Pleistoceno e Holoceno. É assim, portanto, que me referirei a elas daqui para a frente.

O nosso Sherlock Holmes quaternário agora tem informações cruciais sobre o quando. Mas pelo menos para uma parte do crime – é um caso complexo! – mais de um suspeito pode ter agido ao mesmo tempo. Então, chegamos à próxima, e mais importante pergunta – quem matou?

Correndo o risco de simplificar demais um debate que é mais complexo do que isso, pode-se dizer que a discussão hoje se foca na disputa entre duas hipóteses principais: aqueles que defendem que estas extinções do Quaternário foram causadas por mudanças climáticas, e aqueles que defendem que elas foram causadas por impactos antrópicos. As duas hipóteses não precisam ser mutuamente exclusivas, havendo também quem defenda que ambos os fatores contribuíam para o ocorrido.

Embora as raízes de ambas as hipóteses se situem no século XIX, mudanças climáticas foram a primeira explicação mais aceita para as extinções do Quaternário. O grande naturalista suíço Louis Agassiz propôs, em 1837, que a Terra tinha passado por uma rigorosa “idade do gelo”, como foi então chamada. Foram encontradas nas décadas seguintes claras evidências de uma drástica mudança climática desse tipo tanto na Europa como nos Estados Unidos; se tratava do que hoje é mais conhecido como evento Würm-Wisconsin, a última das glaciações que ocorreram ao longo do Pleistoceno inteiro. Nesta época a própria paleontologia ainda era uma ciência jovem, e os europeus estavam sendo despertados para a surpreendente realidade de que bichos como mamutes, rinocerontes lanudos e ursos das cavernas tinham vivido em seu próprio continente e desaparecido havia relativamente pouco tempo (embora na época não se soubesse bem quanto tempo). Desde então, numerosos autores propuseram que a intensa mudança climática evidenciada pela glaciação teria causado as extinções. Muitos dos primeiros defensores da hipótese climática acreditavam que o próprio frio intenso teria matado diretamente os grandes animais. Versões mais modernas desta hipótese são mais sofisticadas e atribuem o papel principal nas extinções às drásticas mudanças de habitat que teriam ocorrido. As mudanças climáticas teriam causado a fragmentação e o desaparecimento dos habitats aos quais as espécies estariam adaptadas, levando então ao seu próprio desaparecimento.

A hipótese alternativa, de que o homem em sua expansão pelo mundo teria causado as extinções do Quaternário, teve sua primeira formulação moderna pelo paleontólogo Paul Martin a partir de 1967. Martin chegou à sua hipótese, conhecida por “overkill”, pelo estudo das preguiças gigantes no sul dos Estados Unidos. Os grandes e lentos bichos tinham se extinguido embora seu habitat e as próprias plantas encontradas em suas fezes ainda estivessem lá. A partir daí, ele desenvolveu suas ideias até produzir uma hipótese global. O argumento principal de Martin era a marcante correspondência entre as datas de chegada do homem a cada grande massa de terra ao redor do planeta e as datas das extinções: em todos os lugares, as extinções pareciam seguir as pegadas do homem. Assim como aconteceu com a hipótese climática, a de impactos antrópicos também foi se refinando ao longo do debate. Os proponentes originais do “overkill”

atribuíam um papel praticamente exclusivo à caça intensa como causa das extinções. Interpretações atuais da hipótese antrópica têm colocado mais ênfase na fragilidade das espécies extintas, com populações esparsas e baixo potencial reprodutivo, do que numa suposta alta intensidade de caça. Versões mais modernas têm também proposto que o homem tenha causado as extinções não só por caça mas também por uma variedade de outros mecanismos, incluindo introdução de espécies exóticas e modificação de habitats pelo fogo - frequência aumentada de carvão no solo é geralmente encontrada associada à chegada humana em cada lugar.

Quem matou então? As grandes extinções dos últimos cinquenta mil anos foram causadas por mudanças climáticas ou por impactos antrópicos? Tendo ouvido ambas as interpretações, nossos investigadores quaternários, leia-se Matheus e José Alexandre, se voltaram com imensa dedicação e cuidado para a análise das pistas sobre o crime.

Esta pode até parecer uma investigação paleontológica, mas na verdade não é bem isso. O instrumento dos nossos investigadores é outro: este é um livro de uma nova ciência chamada paleoecologia, que tenta entender os padrões e os processos ecológicos em ambientes antigos. Este campo de pesquisa se tornou possível graças à maior disponibilidade de informações sobre o passado, assim como ao avanço dos métodos computacionais para lidar com essa informação. Matheus e José Alexandre são exímios nesse tipo de método, e portanto eram por assim dizer pré-adaptados à investigação paleoecológica. Uma boa parte do livro explica e discute a abordagem e os métodos da paleoecologia, e portanto o livro serve com um excelente cartão de visitas dessa nova ciência.

Ciência, claro, é um empreendimento coletivo e cumulativo. Diz-se que uma vez, ao ser perguntado como tinha sido capaz de ver tão longe, Isaac Newton respondeu: “eu subi nos ombros de gigantes”. Construir a partir do conhecimento obtido a tão duras penas por valorosos antecessores é crucial para que possamos responder às grandes perguntas.

Pois neste livro, Matheus e José Alexandre fizeram exatamente isso. Utilizaram uma abordagem ampla, testando ambas as principais hipóteses propostas para explicar as extinções, e avaliando a contribuição de cada uma. Para avaliar a hipótese de mudanças climáticas para a América do Sul, eles construíram complexos modelos paleoclimáticos para tentar reconstruir o clima do nosso continente no final do Quaternário. Esses modelos se baseiam numa infinidade de dados sobre os climas atuais, e na projeção desses climas no passado utilizando modelos gerais de circulação atmosférica. Já para avaliar a hipótese de impacto antrópico, eles reuniram uma vasta quantidade de informações sobre as extinções do Quaternário, incluindo centenas de datações de fósseis de numerosas espécies, assim como datações arqueológicas da presença humana. Tirando bom proveito do imenso aumento recente da informação disponível sobre o Quaternário, eles souberam subir nos ombros de gigantes, e o livro que você tem nas mãos é produto dessa imensa quantidade de informação e de trabalho. Preguiça, para esses dois, só a do exemplo (ver capítulos 4 e 5).

A esta altura, caro leitor, deixe-me confessar que tenho minha própria convicção sobre o que causou as extinções do Quaternário. Se você não percebeu até agora qual é, então eu fui bem sucedido em minha tentativa de não transparecer minha própria posição neste debate. Afinal de contas Matheus e José Alexandre me convidaram para prefaciar o livro deles – o que muito me honrou – e não para defender o que eu acho. Então só vou dizer aqui que eu penso que nossos antepassados também subiram nos ombros de gigantes - mas para descarná-los, depois de tê-los abatido. Mas finja que você não leu isso.

Pois afinal de contas, de que importa? Eu me lembro do dia em que conheci Matheus, no exame de qualificação de Doutorado dele. A certa altura, os três membros da banca – José Alexandre, o biogeógrafo espanhol Joaquín Hortal e eu – mais o próprio Matheus, começamos a discutir qual a causa das extinções do Quaternário. Nós quatro tínhamos convicções bastante diferentes, e tivemos uma entusiasmada discussão de umas duas horas, na qual esquecemos completamente do exame de Matheus. Naquele dia percebi o quanto Matheus e José Alexandre eram capazes de se lançar numa questão com a mente livre de preconceitos, e discutir construtivamente as ideias dos outros, mesmo que diferentes das suas próprias. Ali mesmo me tornei um grande admirador de ambos. E foi também – nunca falei isso para eles, mas estou falando agora - o momento mais gratificante de ciência para mim pelo menos naquele ano. Foi um daqueles momentos únicos que fazem a carreira de um cientista, com todas suas dificuldades, valer muito a pena.

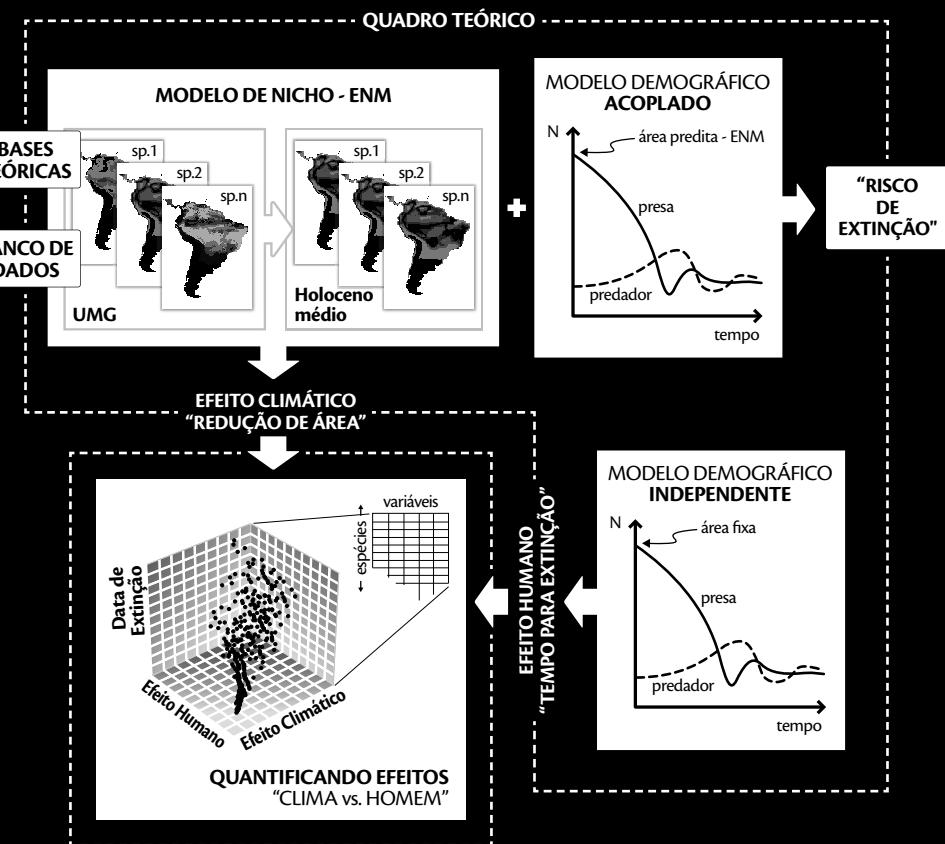
Espero então que para você, meu caro leitor, ler este livro seja tão gratificante quanto foi aquele momento para mim.

Rio de Janeiro, dezembro de 2012.

Fernando Fernandez
Departamento de Ecologia/UFRJ

CAPÍTULO 1

Modelos em Ecologia e Paleoecologia



"Humans are only able to perceive a short length of time due to our limited sensual and cognitive capacities as a result of biological evolution. A manifestation of this is our logarithmic perception of time that make past phenomena appear relatively closer the more distant in time they are, until the point that all of them are grouped into a single category called 'the past'."

- Valentí Rull -

A Paleoecologia é um ramo das ciências naturais que envolve, necessariamente, a integração de conhecimentos provenientes da Ecologia, Biogeografia, Evolução, Paleontologia, Arqueologia, dentre outras áreas. Os paleoecólogos estão interessados não apenas em descrever os ambientes que existiram no passado geológico, mas principalmente em entender os padrões e processos ecológicos existentes ao longo da história da Terra em relação aos mais diversos aspectos das teorias ecológicas (Rull 2010). A Ecologia, por outro lado, tem objetivos semelhantes, mas com maior foco apenas nos ambientes recentes, frequentemente sem levar em consideração processos históricos que moldaram esses ambientes.

Os ecossistemas modernos, entretanto, representam apenas uma pequena parte dos ambientes, espécies e interações (bióticas e abióticas) que existiram no passado geológico e o registro fóssil providencia dados inéditos que refletem a origem e o funcionamento em longo prazo de muitos processos e padrões ecológicos (Lyman 2006). Dessa forma, uma perspectiva histórica (paleoecológica) é importante para a Ecologia sob vários aspectos teóricos, uma vez que expande os horizontes de pesquisa por possibilitar analisar o comportamento dos organismos (indivíduos, espécies e comunidades) em resposta às mudanças ambientais durante longos intervalos de tempo, algo de difícil acesso ou imperceptível a partir de dados neoecológicos (Rull 1990, Davis 1994, Smith & Boyer 2012).

Recentemente, um emergente corpo de pesquisas têm mostrado que a unificação desses programas de pesquisa em Ecologia e Paleoecologia pode gerar poderosas contribuições e avanços ao conhecimento, cujos benefícios são vários e não apenas acadêmicos (Jablonski 2004). Avanços na Paleoecologia, especialmente a partir da modelagem de climas passados e reconstruções paleoclimáticas, têm se demonstrado como uma importante possibilidade de integração entre esses campos. Os dados fósseis e simulações paleoclimáticas, por exemplo, levam ao desenvolvimento de modelos ecológicos mais eficientes (Davis 1994, Anderson *et al.* 2006), ou pelo menos possibilitam testar seus parâmetros empiricamente (Lyman 2006). Tais modelos, por sua vez, poderão vir a ser utilizados para propor planos mais adequados e eficientes para a

conservação da diversidade biológica sob mudanças climáticas futuras (Hadly & Barnosky 2009, Davies & Bunting 2010).

Nesse contexto, entender os padrões de diversidade, dispersão e extinção durante as glaciações ao longo do Pleistoceno, bem como os processos que os geraram (Svenning *et al.* 2011), é um desafio primordial que pode permitir prever e reverter a atual crise da biodiversidade frente ao aquecimento global e impactos antrópicos (Jablonski 2004, Barnosky *et al.* 2011a, 2011b). Os eventos que ocorreram no passado geológico constituem experimentos reais para uma dada questão de interesse e, portanto, o entendimento das associações e dinâmicas bióticas e abióticas a partir do registro fóssil possibilita uma melhor compreensão do presente com possibilidades mais realistas de prevê-las no futuro (Jablonski 1999, Lyman 2006, Smith & Boyer 2012).

Para a Paleoecologia, a modelagem fundamentada em princípios ecológicos se torna a única forma de analisar e entender os eventos no passado quando os dados empíricos não são suficientes em quantidade e qualidade (ver discussão em Lyman 2012). Tradicionalmente os estudos paleoecológicos têm sido baseados em evidências fósseis e/ou assembleias fossilíferas (Salgado-Labouriau 1994, 2001). Entretanto, os eventos de fossilização não são constantes ao longo do tempo, nem ocorrem uniformemente nos diferentes ambientes e para os diferentes táxons (Simões & Holz 2004). As lacunas no registro fóssil oferecem dificuldades para as análises paleoecológicas, que são bastante dependentes da existência de fósseis para as espécies de interesse em determinada região e para um período geológico específico (Delcourt & Delcourt 1991). Nesse sentido, os modelos ecológicos passam a ser ferramentas úteis e poderosas para complementar a informação a partir dos dados fósseis e analisar os processos ecológicos ao longo do tempo.

Outra grande vantagem dessa abordagem é que as análises ecológicas normalmente permitem estimativas quantitativas sobre a influência ou efeito de um determinado agente sobre o padrão ou processo analisado em diferentes escalas espaciais e temporais e para vários grupos taxonômicos ao mesmo tempo. A extinção da megafauna no final do Pleistoceno, por exemplo, é um evento debatido há pelo menos um século (Grayson 1984), mas suas causas ainda não são completamente entendidas e tampouco se sabe a magnitude relativa dessas causas potenciais sobre o processo de extinção. Nesse caso, as análises tradicionais descritivas do registro fóssil e arqueológico, feitas para grupos taxonômicos pequenos e/ou sítios isolados (tanto espacialmente quanto temporalmente), não permitem abordar de forma ampla e integrada a dinâmica de extinção. Embora as extinções locais sejam importantes e suas causas possam variar em pequenas escalas, vários grupos taxonômicos se extinguiram no final do Pleistoceno em todo o mundo, enquanto outros sobreviveram (mesmo sofrendo efeitos semelhantes de redução populacional). Portanto, é plausível esperar que análises em escalas mais abrangentes complementem aquelas análises locais (veja abordagens promissoras em Lorenzen *et al.* 2011, Prescott *et al.* 2012). É preciso notar, portanto, que os interesses da Ecologia e Paleoecologia se complementam em diferentes instâncias e que a integração entre essas duas áreas só aumenta as possibilidades e a qualidade das pesquisas, enquanto a dualidade, ao contrário, só obstrui seu progresso.

Pretende-se aqui apresentar modelos ecológicos parametrizados com dados fósseis, cujo principal objetivo é utilizar uma abordagem paleoecológica integrada e quantitativa para analisar as causas da extinção da megafauna no final do Pleistoceno (Fig. 1.1). Mais especificamente, a estrutura teórica construída a seguir tem por objetivo estimar a magnitude relativa dos efeitos climáticos e antrópicos sobre as extinções Pleistocênicas na América do Sul. Para isso, são revisadas e discutidas questões teóricas importantes sobre modelos preditivos do nicho ecológico e da distribuição geográfica das espécies (Cap. 2), os principais bancos de dados disponíveis com registros fósseis e paleoclimáticos (Cap. 3) e uma demonstração de como esses modelos de nicho ecológico, integrados aos dados fósseis e simulações paleoclimáticas, podem ser usados para modelar a distribuição geográfica de espécies extintas e analisar os efeitos das mudanças climáticas sobre seu risco de extinção (Cap. 4). O Capítulo 5 apresenta um modelo básico de dinâmica demográfica baseado na interação predador-presa para estimar o efeito da caça humana sobre as espécies extintas da megafauna.

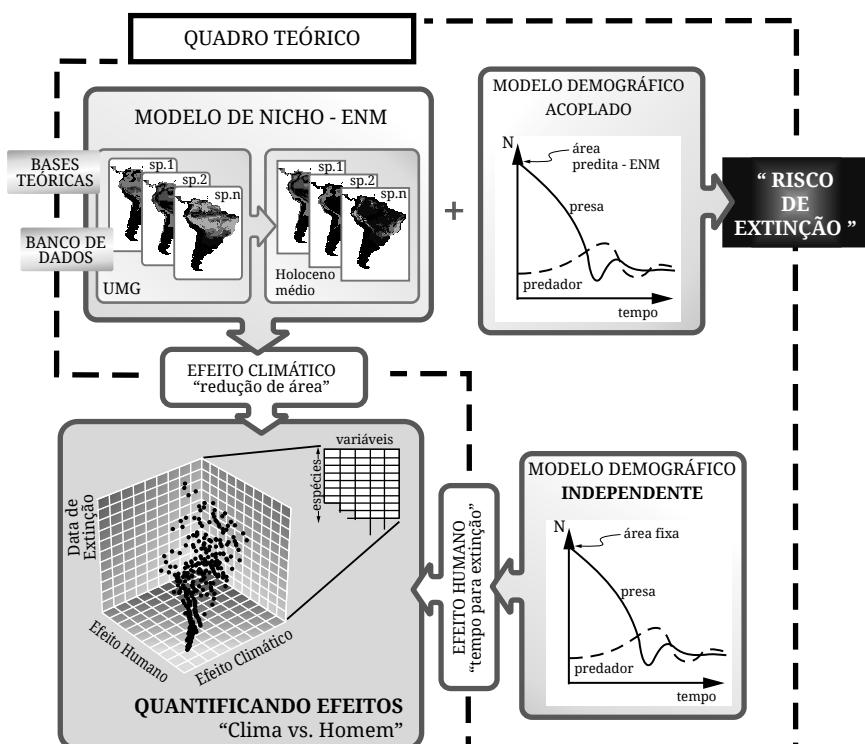


Figura 1.1. Quadro conceitual apresentando a abordagem quantitativa para analisar as causas da extinção da megafauna no final do Pleistoceno. A abordagem é dividida em duas etapas: 1) parte superior, o risco de extinção é avaliado para cada espécie considerando os efeitos aditivos entre clima e a caça humana a partir dos modelos de nicho ecológico (à esquerda – caps. 2-4) e modelos demográficos (à direita – cap. 5), respectivamente; 2) os impactos climáticos e antrópicos são avaliados para o conjunto total de espécies da megafauna de modo que seus efeitos sejam quantificados no todo e individualmente a partir da partição de variâncias em uma regressão parcial.

Finalmente, o Capítulo 6 apresenta uma tentativa inédita de desdobrar o efeito relativo dos impactos climáticos e da caça humana sobre o conjunto de espécies extintas da megafauna sul americana durante o final do Pleistoceno. Em última instância, pretende-se romper à dualidade entre Ecologia e Paleoecologia, mostrando como os modelos ecológicos, parametrizados com dados fósseis, se tornam importantes ferramentas para entender processos básicos de interações bióticas e abióticas no passado e ajudam a avançar nas análises teóricas com potencial aplicação no presente.

A Extinção da Megafauna: Histórico de Pesquisas e Tendências Atuais

Os eventos de extinção são recorrentes na história evolutiva da Terra. Entretanto, as extinções durante o Quaternário Tardio (i.e., últimos 50.000 anos) se diferenciam devido ao desaparecimento de animais de grande porte em todos os continentes e algumas ilhas, embora em diferentes proporções, períodos e táxons, sem subsequente reposição ecológica. A América do Sul, por exemplo, é o continente com o maior índice de extinção desses grandes animais. Cerca de 83% (~50 gêneros) da megafauna sul americana foi extinta durante o Quaternário tardio, contra apenas 10% na África. Além disso, muitos táxons inteiros da megafauna pleistocênica, como a ordem Proboscidea, foram completamente extintos em diversos continentes (inclusive na América do Sul).

Historicamente, a partir do início dos anos 1970, o debate entre os pesquisadores tem sido polarizado em torno de duas causas principais: o efeito das mudanças climáticas durante o último ciclo glacial e os impactos causados pela colonização da espécie humana (mas veja Koch & Barnosky 2006 para uma completa revisão sobre outras hipóteses). Obviamente, as duas hipóteses não são mutuamente exclusivas e, de fato, a maior parte dos estudos mais recentes, ao invés de simplesmente escolher entre as duas alternativas (como tem sido feito historicamente, e.g. Martin 1967, 1973), tenta avaliar a magnitude relativa desses efeitos em diferentes regiões geográficas ao longo dos últimos 50.000 anos atrás (Ugan & Byers 2008, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Barnosky & Lindsey 2010, Lorenzen *et al.* 2011, Prescott *et al.* 2012, Rawlence *et al.* 2012).

Na realidade, a evidência apoiando cada uma dessas duas hipóteses provém principalmente da coincidência temporal entre as extinções da megafauna e esses dois eventos (mudanças climáticas e chegada de *H. sapiens*) em diferentes regiões do planeta (e mesmo assim, há sérios problemas de amostragem e vieses nas datações – ver Steadman *et al.* 2005, mas veja também Borrero 2008). Apesar de ser um aspecto fundamental na avaliação das hipóteses para a extinção da megafauna, a análise dessas coincidências, embora seja aparentemente simples, torna-se complexa por diversos fatores, envolvendo dificuldades principalmente por falta de dados consistentes (especialmente coletados em um contexto geográfico explícito – ver Lyman 2012), vieses e problemas nas datações (e.g.,

Borrero 2008) e falta de modelos teóricos e metodologias estatísticas robustas para análise das extinções (Lima-Ribeiro *et al.* *em revisão(a)*, Lima-Ribeiro *et al.* 2012a, Prescott *et al.* 2012, Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013).

Embora análises quantitativas detalhadas e abrangentes da sobreposição temporal entre as extinções da megafauna e seus possíveis determinantes ainda sejam necessárias (mas ver Barnosky & Lindsey 2010), está claro que a coincidência desses fatores varia geograficamente (Ugan & Byers 2007, 2008, Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013). Essa coincidência é particularmente acentuada nas Américas (especialmente América do Norte, mas há sérios problemas de datação e falta de dados na América do Sul – ver Pitblado 2011), mas na Eurásia e na Austrália a colonização humana aparentemente ocorreu bem antes das mudanças climáticas que poderiam determinar a extinção (Field & Fullagard 2001, Barnosky *et al.* 2004, Koch & Barnosky 2006, mas ver Wroe & Field 2006 para uma interpretação distinta dos padrões de extinção na Austrália). Além disso, é difícil estimar a defasagem de tempo (*time lag*) entre qualquer um desses efeitos e a extinção de uma dada espécie. Outro problema é que a estimativa da magnitude relativa dos efeitos de mudança climática e da chegada do Homem é bastante dependente dos cenários sobre a época de chegada do *H. sapiens* (Lima-Ribeiro *et al.* 2012a, Prescott *et al.* 2012). Finalmente, um problema epistemológico mais sério é que a coincidência entre as datas de extinção da megafauna e o período glacial (mudanças climáticas extremas) e/ou de chegada do Homem não implica necessariamente em causalidade (Borrero 2009). Assim, mesmo que a coexistência entre os eventos seja básica para a discussão da validade de uma ou outra hipótese, torna-se crítico desenvolver novas abordagens para o problema (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013).

De qualquer modo, apesar dos diversos problemas conceituais e metodológicos, é importante tentar avaliar de forma balanceada as diferentes hipóteses e avançar na obtenção de novas evidências que as apóiem ou, melhor ainda, propor metodologias que permitam avaliar de forma mais objetiva e quantitativa a plausibilidade dos seus efeitos (e preferencialmente independente da cronologia, por causa da falha nos dados discutidas acima). É preciso, portanto, pensar em estratégias alternativas para avaliar as diferentes hipóteses e estimar a magnitude relativa dos efeitos de cada fator. Os modelos ecológicos passam, então, a ser ferramentas importantes para auxiliar na solução dessas questões (ver Brook & Bowman 2002).

Os modelos de nicho (discutidos no capítulo 2), por exemplo, permitem estimar como a distribuição das espécies extintas mudou em função das mudanças climáticas e, mais importante, avaliar de forma quantitativa o impacto climático na própria espécie (e não a mudança no clima em si, que de fato pode ter impactos totalmente distintos em diferentes espécies; e.g., Lorenzen *et al.* 2011). Por outro lado, modelos demográficos baseados na interação Homem-megafauna são uma possibilidade real e útil para estimar o impacto da caça humana sobre as possíveis presas, bem como analisar sua dinâmica populacional, no final do Pleistoceno. De qualquer maneira, é importante entender as bases conceituais e metodológicas

desses modelos a fim de compreender cada vez melhor as diferentes hipóteses e os efeitos relativos de cada um dos fatores.

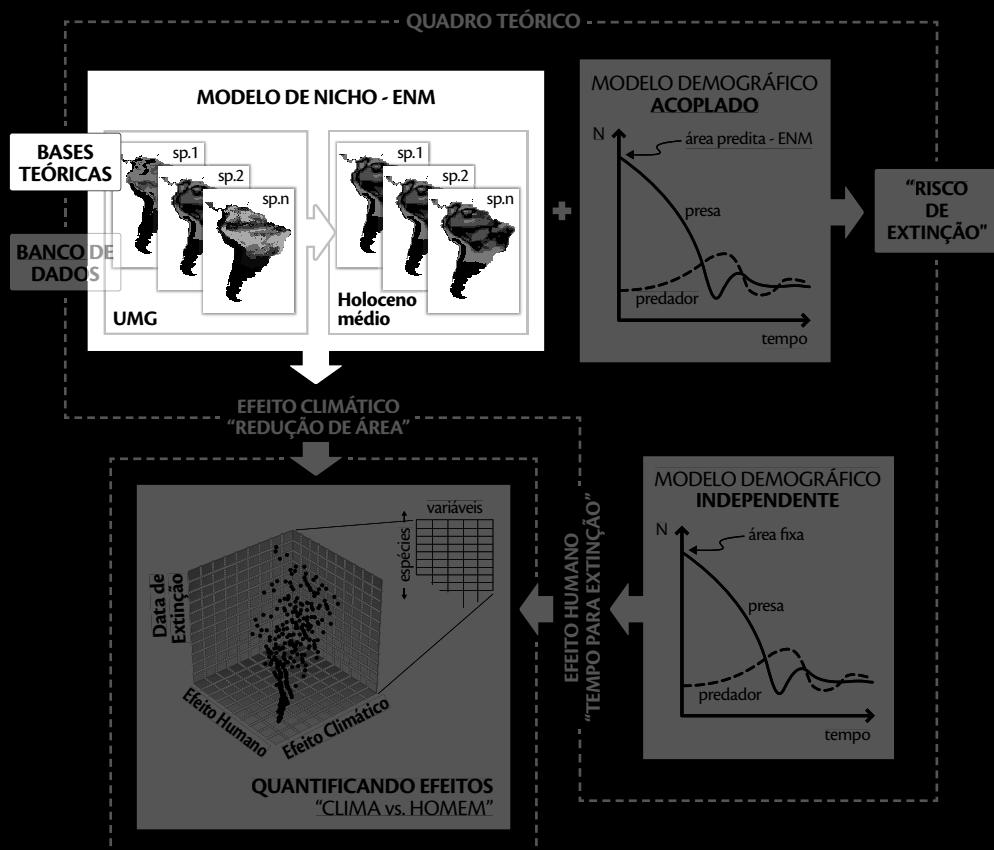
Embora ainda seja preciso melhorar a integração entre as diferentes causas, provavelmente via modelagem (o que será possível a partir da melhoria das reconstruções paleoclimáticas, em termos de resolução geográfica e intervalos mais curtos de tempo), em ambos os casos, é possível tentar, a partir dos resultados dos diferentes modelos, estimar a magnitude de cada efeito independentemente e desdobrá-los no sentido de avaliar seu poder de explicação das extinções.

Sugestões de Leitura

- Barnosky AD *et al.*, 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51-57.
- Davies AL & Bunting MJ, 2010. Applications of Palaeoecology in conservation. *The Open Ecology Journal*, 3: 54-67.
- Jablonski D, 2004. Extinction: past and present. *Nature*, 427: 589.
- Rull V, 2010. Ecology and Palaeoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal*, 3: 1-5.
- Smith FA & Boyer AG, 2012. Losing time? Incorporating a deeper temporal perspective into modern ecology. *Frontiers of Biogeography*, 4: 26-39.

CAPÍTULO 2

Modelando o Nicho Ecológico e a Distribuição Geográfica das Espécies no Passado



“... [the] restricted distribution is probably to be found in the close adjustment of the bird [species] in various physiological and psychological respects to a narrow range of environmental conditions.”

- Joseph Grinell -

Atualmente, os modelos de nicho ecológico (*ecological niche modeling* - ENM), também chamados de modelos de envelope bioclimático (*bioclimatic envelope modeling* - BEM) ou modelos de distribuição de espécies (*species distribution modeling* - SDM) (ver Peterson *et al.* 2011, Warren 2012, Peterson & Soberón 2012, Araújo & Peterson 2012) constituem um dos campos de pesquisa mais ativos em Ecologia atualmente (Zimmermann *et al.* 2010) e vem sendo aplicados em estudos com diferentes interesses (Peterson *et al.* 2011, Svenning *et al.* 2011). Em Paleoecologia, os ENMs têm sido utilizados com sucesso para analisar a dinâmica de distribuição das espécies sob cenários de mudanças climáticas passadas (Banks *et al.* 2008a, Banks *et al.* 2008b), para entender a dinâmica de extinção da megafauna no final do Pleistoceno (Lima-Ribeiro *et al.* *em revisão*(b), Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Varela *et al.* 2010, Lorenzen *et al.* 2011, Lima-Ribeiro *et al.* 2012), analisar os padrões de diversificação (especiação), migração (Peterson 2009, Maguire & Stigall 2009) e de riqueza de espécies (Wisz & Rahbeck 2007, Lima-Ribeiro *et al.* 2013), testar hipóteses filogeográficas (Collevatti *et al.* 2012a, Collevatti *et al.* 2013), conservação de nicho (Martínez-Meyer *et al.* 2004, Martínez-Meyer & Peterson 2006, Peterson & Nyári 2007) e estabelecer a localização de refúgios (Terribile *et al.* 2012) e “hotspots” de diversidade (Waltari *et al.* 2007, Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009).

O objetivo desse capítulo é discutir as bases teóricas e metodológicas que sustentam os ENMs e como eles podem ser construídos e avaliados usando dados fósseis e simulações paleoclimáticas. Pretende-se, ainda, elucidar pontos importantes quanto aos pressupostos desses modelos, suas incertezas e desafios e, mais importante, suas potenciais aplicações aos estudos paleoecológicos. Para complementar a discussão teórica, são apresentados no capítulo 3 os principais bancos de dados que disponibilizam registros fósseis e simulações paleoclimáticas que podem se integrar aos ENMs e, no capítulo 4, demonstra-se, em um exemplo aplicado, como os efeitos das mudanças climáticas afetando a distribuição geográfica de espécies extintas podem ser detectados usando esses modelos.

O Nicho Ecológico e sua Relação com o Espaço Geográfico

O termo “nicho ecológico” possui múltiplos significados que são definidos conforme o propósito e/ou problema biológico abordado. Várias dessas definições geram conceitos complexos, algumas vezes contraditórios, e que podem ser interpretados de diferentes maneiras (Soberón 2007, Colwell & Rangel 2009, Soberón & Nakamura 2009). Como consequência, a primeira abordagem aqui é elucidar a definição mais pertinente para a proposta deste capítulo que é analisar a distribuição geográfica das espécies.

O nicho de uma espécie está intimamente ligado às suas necessidades ecológicas, mas, evidentemente, tem relação intrínseca com o (e é expresso no) espaço geográfico (Pulliam 2000). A área que uma espécie ocupa no espaço geográfico é resultado da ação conjunta de três fatores básicos: 1) condições abióticas, 2) interações bióticas e 3) capacidade de dispersão. Esses fatores afetam a distribuição das espécies de diferentes maneiras, em diferentes escalas espaciais, e normalmente são abordados a partir do chamado diagrama “BAM” (Fig. 2.1; ver também Soberón & Peterson 2005, Peterson *et al.* 2011). Os fatores abióticos (e.g., clima) agem principalmente em grandes escalas espaciais (escalas continentais, globais; Pearson & Dawson 2003) e representam o conjunto de condições ambientais favoráveis (em termos fisiológicos) ao estabelecimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos. Esse aspecto do nicho ecológico foi primeiro descrito por Joseph Grinnel em 1917 e é comumente denominado “nicho Grineliano” (ver Soberón 2007, Peterson *et al.* 2011). Mais tarde, Hutchinson (1957) designou a esse aspecto do nicho o termo “nicho fundamental” (mas ver também Colwell & Rangel 2009) porque se refere às condições fisiológicas fundamentais nas quais populações de uma espécie conseguem manter-se viáveis (i.e., com taxas positivas de crescimento populacional). Seguindo o raciocínio de Colwell & Rangel (2009), o aspecto abiótico do nicho ecológico é expresso na dimensão geográfica por onde a espécie se distribui, ou seja, uma espécie é apta para ocupar qualquer local cujas condições ambientais sejam adequadas fisiologicamente para os indivíduos (Soberón & Peterson 2005).

A distribuição geográfica das espécies é restrinida, entretanto, pela ação dos outros dois fatores acima (interações bióticas e capacidade de dispersão) que normalmente agem em escalas geográficas locais (Pearson & Dawson 2003). Enquanto as interações positivas (e.g., mutualismo) reforçam a permanência das espécies em locais ambientalmente favoráveis, sua ausência ou a presença de interações negativas (e.g., competição, predação, parasitismo) restringem os locais onde elas podem potencialmente ocupar (a interseção entre os círculos A e B no diagrama BAM, Fig. 2.1). A porção do nicho fundamental (condições ambientais favoráveis) que uma espécie realmente ocupa como reflexo da ação restritiva das interações bióticas é denominada de “nicho realizado” (Begon *et al.* 2006). Embora o nicho realizado possa ser mapeado (segundo a dualidade entre os espaços ecológico e geográfico segundo Colwell & Rangel 2009, mas veja também Soberón & Nakamura 2009) sabendo-se a distribuição geográfica das espécies competidoras (mas também predadores e/ou parasitas, bem como a disponibilidade de recursos e a taxa de consumo em cada ambiente), essa não é uma tarefa fácil do ponto de

vista conceitual e nem exequível do ponto de vista prático, porque as interações bióticas são difíceis de mensurar e, além disso, são temporalmente dinâmicas (Davis *et al.* 1998, Araújo & Luoto 2007). As interações bióticas mudam ao longo do tempo de acordo com as espécies que chegam e saem da comunidade, levando o nicho realizado a expressar, portanto, a porção do nicho fundamental disponível para a espécie em um único instante (Fig. 2.1).

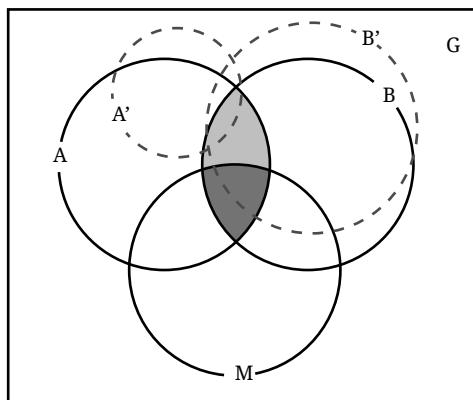


Figura 2.1. Representação esquemática dos fatores fundamentais que afetam a distribuição geográfica de uma espécie e sua dinâmica no tempo. **G** representa todo o espaço geográfico de interesse, ou a área de estudo. **A** representa toda a região com condições ambientais (fatores abióticos) favoráveis ao estabelecimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos que são estabelecidas pelo nicho fundamental. **B** representa o espaço geográfico onde a espécie pode ocorrer, dadas as restrições impostas pelas interações bióticas. A interseção de **A** e **B** (área cinza) representa, portanto, a região geográfica refletida pelo nicho realizado. **M** representa toda a região acessível à espécie conforme sua capacidade de dispersão. Note que as regiões **A** e **B** podem mudar ao longo do tempo (círculos tracejados **A'** e **B'**), refletindo diferentes áreas favoráveis à ocorrência da espécie. Dependendo do nível e direção de mudança, essas áreas favoráveis podem reduzir drasticamente de tamanho (**A**→**A'**) e mesmo ocorrer em regiões inacessíveis à espécie (interseção **A'** e **B'**), levando-a à extinção (adaptado de Soberón & Peterson 2005).

O terceiro fator fundamental, capacidade de dispersão, afeta a distribuição geográfica de uma espécie restringindo a acessibilidade dos indivíduos aos locais ambientalmente favoráveis e sem interações desfavoráveis. Na figura 2.1, a área cinza clara representa a região geográfica com condições ambientais favoráveis à espécie e com recursos suficientes (atributos do nicho ecológico com dualidade ao espaço geográfico), mas inacessível. Ao contrário, a interseção entre os três círculos (área cinza escuro) representa a parte do nicho realizado expresso no espaço geográfico que é acessível aos indivíduos (Soberón & Peterson 2005, Soberón 2007, Soberón & Nakamura 2009, Peterson *et al.* 2011). A acessibilidade depende basicamente da existência de barreiras (e.g., rios, montanhas, oceanos) que são determinadas, em última instância, pela capacidade de dispersão de cada espécie. Esse fator, portanto, não é um atributo do nicho ecológico (meio biótico e abiótico), mas representa uma limitação das espécies no espaço geográfico.

Dessa forma, reduzindo a definição de nicho ao conceito grineliano (ou nicho fundamental de Hutchinson), a dualidade entre os espaços ambiental e geográfico se torna uma questão puramente operacional (Colwell & Rangel 2009). É tecnicamente viável registrar as condições ambientais nos locais onde uma espécie

ocorre ou estabelecer a tolerância fisiológica via experimentação (i.e., o nicho fundamental) e determinar quais regiões de interesse são potencialmente viáveis para a sobrevivência dos indivíduos (i.e., sua distribuição geográfica potencial; mas veja outras limitações em Pulliam 2000). A dualidade do nicho fundamental entre os espaços ambiental e geográfico se torna um aspecto importante para modelagem em Ecologia e interessante sob a perspectiva paleoecológica, já que os ENMs possibilitam analisar a dinâmica da distribuição geográfica das espécies como resposta às mudanças ambientais ao longo do tempo. O registro fóssil, nesse caso, pode ser usado diretamente para calibrar os modelos (junto com simulações paleoclimáticas) informando onde e sob quais condições uma determinada espécie ocorreu no passado ou, ainda, pode ser usado como dados empíricos robustos que possibilitam validar as previsões desses modelos quando projetadas para períodos passados. Seguindo os conceitos estabelecidos em Peterson et al. (2011) para o contexto dos ENMs, os termos “calibrar” e “ajustar” os modelos serão utilizados como sinônimos em todo o livro.

O processo de modelagem da distribuição geográfica das espécies por meio de ENMs é, então, conceitualmente baseado na teoria do nicho ecológico (Austin 2002, mas veja Soberón 2007, Soberón & Nakamura 2009, Colwell & Rangel 2009, e Peterson et al. 2011) e tecnicamente sustentado por três pilares fundamentais: 1) a informação sobre as espécies (tolerância fisiológica a partir de dados de ocorrência), 2) as variáveis ambientais (variáveis preditoras) e 3) os próprios métodos analíticos (funções ou modelos que relacionam as informações sobre as espécies aos preditores ambientais). É importante ter em mente, entretanto, que a distribuição geográfica normalmente obtida por esses modelos de nicho ecológico não reflete os efeitos da dispersão e das interações bióticas (ver críticas em Soberón 2010), importantes principalmente para previsões em escalas espaciais finas. Devido a essas limitações técnicas, será adotado o termo “Modelos de Nicho Ecológico - ENMs” em todo este livro, embora o interesse para aplicação destes modelos seja propriamente obter um mapa preditivo da distribuição geográfica das espécies (veja uma discussão completa dos conceitos e terminologia em Araújo & Peterson 2012, Peterson & Soberón 2012).

Conceitos e Princípios dos Modelos de Nicho Ecológico

Concepções gerais

O princípio geral de modelagem do nicho ecológico, independente do método e do tipo de dado utilizado, é obter um mapa de adequabilidade ambiental a partir de um modelo que descreva o nicho das espécies (veja Quadro 2.1; Pearce & Ferrier 2000, Guisan et al. 2002, Thuiller 2003). O mapa de adequabilidade define que locais são mais ou menos adequados à sobrevivência da espécie focal dados seus requerimentos ecológicos (isto é, o modelo), o que é chamado de ‘distribuição geográfica modelada’ ou ‘mapa preditivo’ (Elith & Leathwick 2009, Franklin 2009). Dependendo do método utilizado, os mapas preditivos podem indicar desde uma

distribuição potencial, em que os modelos não subestimam a capacidade potencial das espécies (i.e., seu nicho fundamental), até uma distribuição realizada (mais restrita), em que a amplitude de tolerância ambiental das espécies é restringida seguindo alguns critérios (Jiménez-Valverde *et al.* 2008, mas veja as críticas e discussão em Soberón 2010).

Existem várias classes de métodos analíticos usados para determinar o nicho ecológico de uma espécie, os quais podem ser divididos em dois grupos de acordo com seus princípios metodológicos: modelos mecanísticos e modelos correlativos. Em um modelo mecanístico, o nicho é predito por um conjunto de funções baseadas no conhecimento fisiológico das espécies. Os modelos mecanísticos são, no entanto, espécie-específicos e inacessíveis para espécies extintas ou dados fósseis, visto que a tolerância fisiológica é estabelecida por meio de experimentação controlada, o que a torna pobemente conhecida para a maioria das espécies (Prentice *et al.* 1992, veja também a discussão em Guisan & Zimmermann 2000). Os modelos correlativos são mais gerais e utilizam a informação ambiental contida em um conjunto de pontos de ocorrência de uma espécie para determinar suas condições ambientais favoráveis (veja Quadro 2.1; Pearce & Ferrier 2000, Guisan *et al.* 2002, Thuiller 2003). Em outras palavras, os modelos correlativos assumem que a distribuição geográfica das espécies é resultado de seus requerimentos ambientais (isto é, a dimensão abiótica do seu nicho ecológico; mas veja conceitos em Pulliam 2000, Soberón 2007, Soberón & Nakamura 2009, Colwell & Rangel 2009, Peterson *et al.* 2011) e indicam quais regiões possuem dimensões ambientais semelhantes àquelas encontradas nos locais onde a espécie foi observada (veja Franklin 2009 para uma completa revisão). Seguindo esse princípio geral é possível calibrar os modelos correlativos utilizando o registro fóssil e as simulações paleoclimáticas disponíveis a partir dos modelos climáticos globais (GCMs, sigla em inglês para *Global Circulation Models*; veja capítulo 3). Por essa razão, apenas os modelos correlativos serão apresentados e discutidos neste capítulo.

Operacionalmente (isto é, em termos do tipo de dado necessário para a construção do modelo), é interessante dividir os ENMs em dois grupos (Tab. 2.1): 1) aqueles modelos que utilizam tanto dados de presença (locais onde a espécie foi observada) quanto de ausência das espécies (locais onde certamente a espécie não ocorre; em inglês, *presence-absence methods*), e 2) aqueles modelos que utilizam apenas dados de presença (em inglês, *presence-only methods*; Franklin 2009). A escolha desses modelos depende, *a priori*, do tipo de dado disponível para as espécies analisadas, bem como do objetivo do estudo. Atualmente, dados de presença são obtidos de forma relativamente fácil em bancos de dados “on-line”, coleções zoológicas e botânicas e em museus. Por outro lado, os dados de ausência devem ser obtidos a partir de amostragens exaustivas em diferentes ambientes e, portanto, são muito mais difíceis de obter (Jiménez-Valverde *et al.* 2008, Elith & Leathwick 2009). Os dados de ausência não estão, de fato, disponíveis para a maioria das espécies e são impossíveis de serem obtidos a partir do registro fóssil (Varela *et al.* 2011). Devido à fossilização diferencial em distintos ambientes, táxons e períodos geológicos (Simões & Holz 2004), a ausência de registro fóssil

Quadro 2.1. Modelando a distribuição potencial das espécies.

A modelagem da distribuição potencial das espécies sempre começa com a coleta de dados de ocorrência (atuais ou registro fóssil) e dos dados ambientais no espaço geográfico (veja capítulo 3). O vínculo entre os pontos de ocorrência da espécie e as condições ambientais daqueles pontos é feito usando suas coordenadas geográficas (Fig. Q2.1). Para facilitar a localização dos possíveis ambientes que podem ser colonizados pela espécie, normalmente cria-se várias parcelas de mesmo tamanho (o tamanho das parcelas depende do objetivo do estudo e da qualidade dos dados que se tem) equidistribuídas na área geográfica de interesse, o que é chamado de grade (ver Barve et al. 2011 para discussão sobre os efeitos da área geográfica de interesse sobre os ENMs). Para cada parcela da grade determina-se, então, sua localização geográfica (latitude e longitude do centróide da célula), o valor das variáveis ambientais e se a espécie está presente ou ausente (no caso dos modelos somente-de-presença indica-se apenas os locais onde a espécie está presente). Com a planilha de dados montada, ou seja, sabendo quais as condições ambientais de cada ponto de ocorrência da espécie, bem como de cada local dentro da área geográfica de interesse, pode-se, então, modelar as condições ambientais que determinam o nicho da espécie.

Nesta segunda etapa utilizam-se os algoritmos de modelagem para determinar as preferências da espécie no espaço ambiental (isto é, calibrados os modelos; Fig. Q2.1). Os modelos de presença-ausência, como a regressão logística, estabelecem uma curva de probabilidades de presença em função das variáveis ambientais. Na figura Q2.1a, por exemplo, note que a espécie sempre está presente quando a variável ambiental V1 possui valores pequenos (pontos escuros) e ausente quando V1 é alta (pontos claros). Dessa forma, o algoritmo ajusta uma função descrevendo que a espécie tem maior probabilidade de ocorrer em locais com baixos valores de V1 (Fig. Q2.1a). Para facilitar o entendimento sobre a construção do modelo de regressão logística, nós utilizamos apenas uma variável ambiental (V1) para determinar o nicho da espécie, mas isso é igualmente possível (e desejado) utilizando várias variáveis ao mesmo tempo.

Os modelos somente-de-presença não estabelecem uma curva de probabilidades para a ocorrência da espécie, mas sim um valor de adequabilidade do ambiente em cada local. Na figura Q2.1b, por exemplo, a distância ambiental (seta 'D') entre cada célula da grade (círculos vazios) e o ótimo ecológico da espécie (porção escura da área sombreada) determina a adequabilidade de cada local para a ocorrência da espécie (quanto menor a distância, mais adequado é o ambiente). A área sombreada delimita o espaço ambiental adequado à sobrevivência da espécie considerando a maior distância entre um de seus pontos de ocorrência (círculos preenchidos) e seu ótimo ecológico (Fig. Q2.1b). Essa distância máxima é chamada de limiar de decisão (seta 'LPT', ou *lowest presence threshold*). Na figura Q2.1c, o espaço ambiental adequado à sobrevivência da espécie é delimitado por um envelope a partir da amplitude das variáveis ambientais (ou percentil) dos locais onde a espécie foi observada (círculos preenchidos). Nos dois casos, note que vários locais vazios na área geográfica de interesse (onde a espécie não foi observada, círculos vazios) são ambientalmente muito próximos daqueles locais onde a espécie ocorre (círculos preenchidos). Portanto, sob a teoria de nicho, são locais ambientalmente adequados à sobrevivência da espécie.

A partir desses modelos, pode-se, então, determinar a distribuição potencial da espécie a partir da representação geográfica do seu nicho ecológico (terceira etapa). Os modelos calibrados para um determinado período (UMG, por exemplo; Fig. Q2.1) também podem ser projetados para outros períodos, ou seja, determinar a distribuição potencial da espécie em um outro período (126 ka AP e 11 ka AP, por exemplo). A distribuição potencial da espécie deve ser utilizada para avaliar a capacidade preditiva dos modelos e validar suas

Quadro 2.1. continuação...

projeções usando os dados de teste (veja item “Escolhendo limiares de decisão, avaliando os modelos e validando suas projeções”). Nesse exemplo, a projeção do modelo para 11 ka AP foi apta para predizer a ocorrência de metade dos registros fósseis datados para o mesmo período (dados de teste independentes; Fig. Q2.1). Ainda nessa etapa, as previsões de diferentes modelos individuais podem ser combinadas a fim de obter uma única solução final com menos incertezas preditivas. Por exemplo, a solução final pode ser determinada pelo conjunto de ambientes preditos por todos os modelos ou parte deles (>50%), o que é chamado de consenso. O critério de consenso deve ser preferido para combinar as previsões dos modelos quando os dados utilizados não são de boa qualidade, o que normalmente é o caso dos estudos de interesse paleoecológicos.

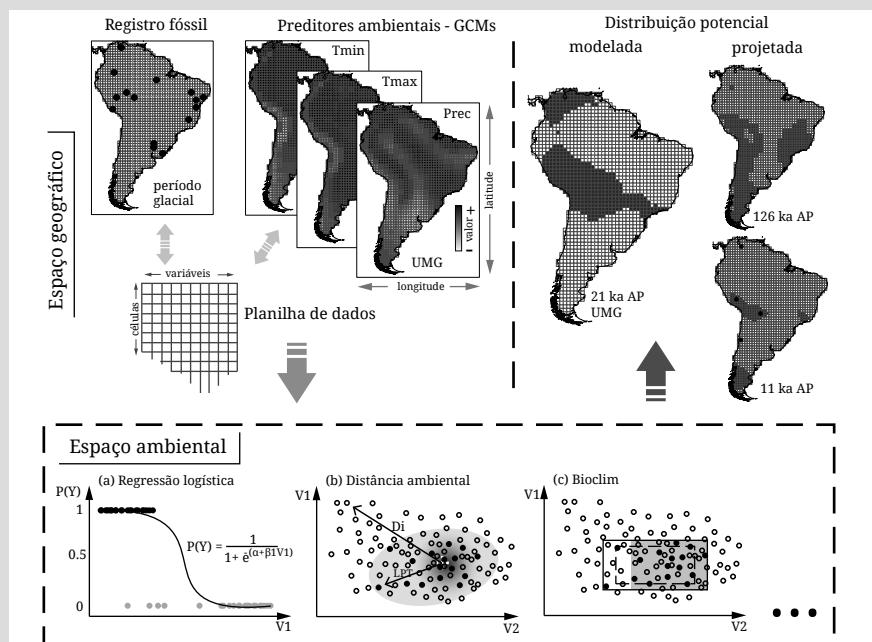


Figura Q2.1. Etapas gerais do processo de modelagem: 1) compilação dos dados, 2) calibragem dos modelos e 3) delimitação da distribuição potencial. Note que a calibragem dos modelos (determinação do nicho) é feita no espaço ambiental, enquanto as demais etapas são representações geográficas das preferências ecológicas da espécie, ou seja, sua distribuição observada e potencial. Em (a), a curva de resposta da espécie (isto é, a probabilidade de ocorrência – $P(Y)$) em função da variável ambiental V_1 é determinada pelo modelo de regressão logística usando dados de presença (pontos escuros) e ausência (pontos claros). Em (b), o algoritmo calcula a distância ambiental (D_i) de cada local da área geográfica de interesse ao ótimo ecológico da espécie (cruz branca junto ao ponto mais escuro da área sombreada), enquanto em (c), um envelope bioclimático retilíneo é determinado a partir da amplitude ambiental dos registros de ocorrência da espécie (círculos preenchidos). Ainda em (c), o retângulo contínuo representa a amplitude total do envelope bioclimático (engloba todos os pontos de ocorrência), o retângulo tracejado representa 90% dessa amplitude total (percentil 0.9) e a área sombreada representa o envelope bioclimático excluindo os valores extremos. Os registros fósseis de 11 ka AP (círculos escuros sobre a distribuição potencial) são usados, nesse exemplo, como dados de teste independentes para validar as projeções dos modelos nos períodos interglaciais (126 ka AP e 11 ka AP).

não necessariamente (ou quase nunca, de fato) assegura que a espécie não existiu naquela região em um período qualquer.

Os estudos de interesse paleoecológico devem, portanto, utilizar preferencialmente os modelos baseados apenas em presenças a fim de obter a distribuição geográfica das espécies em períodos passados (Varela *et al.* 2011). Além disso, os modelos baseados em presenças devem ser preferidos em estudos paleoecológicos devido, também, a algumas restrições conceituais, como: 1) a ausência de uma espécie em um determinado local não depende apenas de fatores abióticos (clima, solo, relevo), mas também das interações bióticas e barreiras à dispersão, por exemplo, as quais mudam ao longo do tempo e são impossíveis de serem estabelecidas a partir de dados fósseis (Varela *et al.* 2011) ou mesmo adequadamente a partir de dados atuais; 2) análises paleoecológicas devem ser preferivelmente realizadas modelando-se a distribuição potencial das espécies, mas os modelos mais complexos baseados em dados de presenças e ausências tendem a modelar uma distribuição mais restrita (distribuição realizada ao invés de sua distribuição potencial, Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; mas veja abaixo o caso excepcional dos modelos mais complexos GARP e Maxent, categoricamente classificados como um método baseado em presenças, embora usem pseudo-ausências para ajustarem suas funções); 3) modelos mais simples, como aqueles baseados apenas em presenças, são mais apropriados para estudos

Tabela 2.1. Alguns algoritmos e programas computacionais utilizados na modelagem do nicho ecológico, com ênfase nos modelos baseados apenas em presenças.

Algoritmo	Software*	Referência
<i>presença e ausência</i>		
modelos regressivos: reg. logística, GLM, GAM, CART	R (pacotes ‘BIOMOD’** e ‘dismo’)	Thuiller <i>et al.</i> , 2009
<i>apenas presenças</i>		
Bioclim	Diva-GIS e R (pacote ‘dismo’)	Busby, 1986, 1991
Distância Euclidiana Distância de Gower	R (pacote ‘vegan’)	Carpenter <i>et al.</i> , 1993
Distância de Mahalanobis	R (pacotes ‘stats’ e ‘dismo’)	Farber & Kadmon, 2003
ENFA	Biomapper	Hirzel <i>et al.</i> , 2002
<i>presença e pseudo-ausência</i>		
GARP	Garp-desktop***	Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999
Maxent	Maxent e R (pacote ‘dismo’)	Phillips <i>et al.</i> , 2006; Phillips & Dudik, 2008; Elith <i>et al.</i> , 2011

*Todos esses algoritmos estão implementados na plataforma computacional BioEnsembles (ver Diniz-Filho *et al.* 2009), sob a abordagem de combinação de previsões (*ensemble solutions*). Distribuído pelos autores.

**O pacote BIOMOD, implementado em linguagem R (software livre), também foi desenvolvido sob a abordagem de combinação de previsões, porém apenas com modelos de presença-ausência (e/ou pseudo-ausência).

***O algoritmo GARP também é implementado na plataforma openModeler, a qual ainda disponibiliza uma variedade de outros algoritmos (ver: <http://openmodeller.sourceforge.net/>).

paleoecológicos devido aos pressupostos assumidos para calibrar os ENMs (veja o item “Pressupostos teóricos dos ENMs”; Nogués-Bravo 2009, Svenning *et al.* 2011, Varela *et al.* 2011).

Descrição dos modelos e algoritmos usados nos ENMs

Os ENMs baseados em presenças e ausências (Tab. 2.1) são, em sua maioria, modelos estatísticos complexos de regressão não-linear (regressão logística, modelos lineares generalizados – GLM, modelos aditivos generalizados – GAM, árvores de regressão e classificação – CART) cujos parâmetros são obtidos analiticamente ou por meio de algoritmos de busca desenvolvidos em sistemas de inteligência artificial (veja Thuiller *et al.* 2009). Nesses modelos, as informações ambientais associadas aos dados de ausência funcionam como uma restrição às preferências ambientais das espécies, que são acessadas a partir dos seus dados de presença (Franklin 2009). Por definição, as variáveis ambientais utilizadas na modelagem deveriam representar as principais dimensões do nicho ecológico daquela espécie analisada e, portanto, ser os únicos fatores afetando sua distribuição geográfica (Pearson & Dawson 2003). No entanto, como visto acima, outros fatores ecológicos (interações bióticas, por exemplo) além das variáveis ambientais utilizadas nos modelos também influenciam a distribuição observada das espécies, eliminando-as de potenciais ambientes acessíveis e adequados (Davis *et al.* 1998, Araújo & Luoto 2007). Nesse caso, as presenças e ausências fornecem informações conflitantes quanto à tolerância ambiental das espécies e as previsões dos modelos tornam-se mais restritas no espaço ambiental (mas veja as críticas em Soberón 2010). Como consequência, a distribuição modelada será mais reduzida que aquela realmente esperada apenas sob a influência dos preditores ambientais.

Os ENMs baseados apenas em presenças são implementados em diferentes algoritmos, como envelopes bioclimáticos (Bioclim), distâncias ambientais (Euclidian, Gower), análises multivariadas (distância de Mahalanobis, ENFA) e algoritmos mais complexos de aprendizagem-automática ou inteligência artificial (*machine-learning*; Maxent e GARP, Tab. 2.1). Esses modelos também buscam estabelecer a relação entre os registros de ocorrência das espécies e as variáveis ambientais de interesse, porém sem considerar qualquer informação sobre suas ausências. Como consequência, as preferências ambientais das espécies são modeladas sem restrições, de maneira que a distribuição geográfica predita seja maior (distribuição potencial) que aquela esperada a partir dos modelos baseados também em ausências (distribuição realizada; mas veja texto abaixo e Jiménez-Valverde *et al.* 2008 para mais detalhes sobre GARP e Maxent). Embora essas assertivas ainda sejam alvo de discussões conceituais e necessitem de validação empírica, os modelos conceitualmente baseados apenas em dados de presença (sobretudo Bioclim e as distâncias ambientais, incluindo a distância Mahalanobis e ENFA; GARP e Maxent são exceções, visto que usam pseudo-ausências, veja texto abaixo) modelam o nicho fundamental das espécies, mas os modelos baseados tanto em presenças quanto ausências não necessariamente modelam seu nicho

realizado (mas veja Soberón 2010). Esses métodos assumem, independente dos fatores não-climáticos, que uma dada espécie pode apresentar taxa positiva de crescimento populacional em qualquer ambiente com condições ambientais semelhantes àquelas presentes em seu conjunto de pontos de ocorrência, de tal modo que eles não subestimam sua capacidade potencial (Jiménez-Valverde *et al.* 2008, Varela *et al.* 2011). Conforme já abordado, os ENMs baseados somente em presenças (Tab. 2.1) deveriam ser preferidos em estudos paleoecológicos e, por isso, serão discutidos com mais detalhes a seguir.

O Bioclim é um dos algoritmos mais antigos e representa a lógica do nicho ecológico por meio dos envelopes bioclimáticos (Busby 1986, Busby 1991). Esse algoritmo assume total independência entre a influência das variáveis ambientais sobre as espécies e estabelece um envelope retilíneo que delimita as condições ambientais adequadas à sua sobrevivência (veja exemplo no Quadro 2.1). Os limites que definem o envelope são obtidos a partir da amplitude de cada variável ambiental relacionada aos pontos de ocorrência da espécie (Carpenter *et al.* 1993). Por exemplo, se uma espécie ocorre em locais onde a temperatura média varia de 16 °C a 23 °C, a precipitação de 800 mm a 1800 mm anuais e a altitude de 300 m a 1200 m acima do nível do mar, então o algoritmo seleciona todas as regiões que apresentam valores obrigatoriamente dentro desses intervalos para essas três variáveis (o envelope bioclimático retilíneo). O conjunto dessas regiões indica a distribuição potencial modelada para essa espécie. Esses limites podem, entretanto, ser definidos de forma mais estatística a partir de intervalos de confiança usando, por exemplo, 95% das observações (ou outro percentil qualquer). Os intervalos de confiança permitem balancear os erros de predição oriundos dos pontos de ocorrência extremos (*outliers*) no espaço ambiental (veja Quadro 2.1; veja detalhes sobre os erros de predição no item “Escolhendo limiares de decisão, avaliando os modelos e validando suas projeções”). O Bioclim, portanto, não produz um gradiente contínuo de adequabilidade de habitat como os demais métodos (veja texto abaixo), mas indica se um local é adequado ou não à sobrevivência da espécie conforme seu envelope bioclimático.

As distâncias ambientais (distância Euclidiana e distância de Gower) e os modelos baseados em análises multivariadas (distância Mahalanobis e ENFA) caracterizam um conjunto de métodos que representa a lógica do nicho ecológico de forma mais intuitiva (De Marco & Siqueira 2009). Esses métodos assumem a existência de um “ótimo” ecológico para a sobrevivência de cada espécie e o determina a partir do centróide das condições ambientais relacionadas aos pontos de ocorrência (veja exemplo no Quadro 2.1). Em seguida, estabelecem um envelope com formato circular ou elipsoidal no espaço ambiental, e não retilíneo, refletindo melhor o princípio de tendência central da resposta das espécies ao gradiente ambiental, como expressado pela teoria de nicho. Em outras palavras, esses métodos assumem que as populações apresentam taxas de crescimento cada vez menores quanto mais diferente for um ambiente do ótimo ecológico da espécie. Além disso, suas predições são baseadas em todo o conjunto de dados, sendo, portanto, menos suscetíveis aos valores extremos dos pontos de ocorrência que os envelopes retilíneos (Quadro 2.1). A diferença entre os algoritmos de

distâncias ambientais e aqueles baseados em análises multivariadas é apenas o método para determinar o envelope elíptico.

As distâncias Euclidiana e de Gower determinam os envelopes calculando sua respectiva distância, no espaço ambiental, entre cada local (parcela de uma grade) da área geográfica de interesse e o “ótimo” ecológico da espécie (Carpenter *et al.* 1993). Por definição, adequabilidade do habitat e distância ambiental são, portanto, inversamente proporcionais, ou seja, quanto menor a distância ambiental de uma região em relação ao ótimo ecológico da espécie, mais adequado será aquele local para sua ocorrência e vice-versa (princípio de tendência central; mas veja como delimitar a área modelada de distribuição das espécies a partir de um gradiente contínuo de adequabilidade ambiental no item “Escolhendo limiares de decisão, avaliando os modelos e validando suas projeções”). No entanto, as distâncias ambientais ainda assumem independência entre a influência das variáveis sobre a resposta das espécies aos gradientes ambientais.

A distância Mahalanobis, por sua vez, é um algoritmo que também determina o envelope elíptico a partir da distância ambiental entre cada local e o ótimo de resposta da espécie. No entanto, o ótimo da espécie é estimado em um espaço ambiental multivariado representado por um vetor das médias das variáveis e a estrutura de covariância entre elas. Por isso é considerada um método multivariado e apresenta uma grande vantagem em relação às distâncias ambientais comuns, bem como ao Bioclim, por lidar com a colinearidade e possíveis interações entre as variáveis ambientais (isto é, não assume independência entre as variáveis; Farber & Kadmon 2003). A distância Mahalanobis deve, portanto, ser interpretada como um índice de similaridade, assim como as distâncias Euclidiana e de Gower.

O algoritmo ENFA (sigla do inglês para *Ecological Niche Factor Analysis*) é baseado nos princípios das análises multivariadas, de modo que utiliza a ordenação (semelhante à Análise de Componentes Principais - PCA, por exemplo) das variáveis ambientais para descrever o nicho ecológico da espécie (envelope elíptico) a partir dos fatores de marginalidade e especialização. O fator marginalidade é obtido pela distância entre o ótimo ecológico da espécie focal e a média, no espaço ambiental, dos ambientes disponíveis para colonização. Considerando o mesmo espaço ambiental, o fator especialização é obtido pela razão entre a variância observada para os ambientes da área geográfica de interesse e aqueles ocupados pela espécie focal. Esses fatores são ortogonais entre si, portanto, independentes e expressam, respectivamente, o quanto a espécie ocupa ambientes únicos na região geográfica de interesse e a amplitude ambiental desses habitats ocupados pela espécie em relação àqueles disponíveis na região. O mapa de adequabilidade ambiental é então obtido a partir da distância Manhattan (a menor distância entre dois pontos obrigatoriamente conectados por dois eixos ortogonais), calculada entre cada local e o ótimo ecológico da espécie nesse espaço transformado (ou seja, usando os autovalores e autovetores da matriz de ordenação; veja mais detalhes em Hirzel *et al.* 2002).

A vantagem dos métodos de análise multivariada, por um lado, é que a distribuição geográfica das espécies é determinada pelos eixos da ordenação que explicam a maior parte da variância ambiental nos pontos de ocorrência. Variáveis redundantes não fornecem informação complementar para descrever as dimensões do nicho das espécies, afetando o desempenho dos modelos. Esses métodos eliminam, portanto, o efeito negativo da multicolinearidade entre as variáveis ambientais. Por outro lado, o gradiente de adequabilidade obtido pelo método ENFA é altamente dependente da área geográfica de interesse, já que os fatores marginalidade e especialização (os eixos da ordenação, seus autovalores e autovetores) variam com o conjunto total das condições ambientais consideradas na modelagem (esse problema também é observado nos modelos de aprendizagem-automática, como GARP e Maxent, por utilizarem pseudoausências determinadas aleatoriamente a partir do conjunto total de ambientes; veja texto abaixo). Além disso, o resultado desses métodos multivariados, bem como das distâncias ambientais, é muito afetado pela escala das variáveis (Franklin 2009). Altitude (variando entre 300 m e 1200 m) e precipitação (variando entre 800 mm e 1800 mm), por exemplo, normalmente afetam mais esses modelos que temperatura (variando entre 16 °C e 23 °C) simplesmente devido à diferença na escala de seus valores. Para evitar esse problema, as variáveis devem ser transformadas (e.g., padronização) antes de construir os modelos, de modo a equalizar suas influências sobre as previsões finais (Noy-Meir *et al.* 1975, veja discussão mais recente em Pavoine *et al.* 2009).

Os métodos de aprendizagem automática ou inteligência artificial, embora sejam bem mais complexos e computacionalmente mais intensivos, se diferenciam dos demais modelos principalmente porque utilizam ‘pseudo-ausências’ para ajustarem suas funções. As localidades consideradas como pseudo-ausências normalmente são selecionadas aleatoriamente dentro da área de estudo (mas veja outras estratégias para amostrar as pseudo-ausências em Phillips *et al.* 2009) e utilizadas somente como um suporte para a construção desses modelos. Embora existam estratégias alternativas para amostrar as pseudo-ausências (veja Phillips *et al.* 2009), elas nunca indicam, por definição, que o ambiente é realmente inadequado à sobrevivência das espécies, como é assumido com os dados reais de ausência (Phillips *et al.* 2006). Dessa maneira, os algoritmos GARP e Maxent tendem a predizer distribuições geográficas intermediárias entre aquelas preditas pelos métodos mais simples baseados apenas em presenças (distribuição potencial) e aquelas preditas pelos modelos mais complexos baseados em presenças e ausências (distribuição realizada; veja Jiménez-Valverde *et al.* 2008). Os modelos baseados em presenças e ausências também podem ser calibrados usando pseudoausências, porém, nesse caso, suas previsões refletem distribuições mais amplas, aproximando daquelas a partir de GARP e Maxent, e devem ser interpretadas seguindo os mesmos critérios descritos abaixo.

O método GARP (sigla do inglês para *Genetic Algorithm for Rule-set Production*), por exemplo, é um algoritmo genético que utiliza os dados de presença e as pseudo-ausências para gerar um conjunto de regras em relação às variáveis

ambientais que descrevem o nicho das espécies (Stockwell & Noble 1992, Stockwell & Peters 1999). Essas regras são geradas aleatoriamente a partir de ferramentas de inferência (e.g., regressão logística, envelopes bioclimáticos) e modificadas sequencialmente. A cada modificação das regras iniciais, o algoritmo testa o desempenho da nova regra e um conjunto das melhores regras criadas a cada passo é então selecionado (Stockwell & Peters 1999). Os algoritmos genéticos, como GARP, estabelecem os modelos imitando os mecanismos de evolução biológica por seleção natural. Uma regra inicial é criada como uma alusão à especiação, as regras vão mudando aleatoriamente como as mutações e somente as melhores regras são selecionadas como em um processo de seleção natural. Sendo assim, as previsões do algoritmo GARP variam muito entre diferentes ajustes individuais porque o resultado final de cada ajuste é baseado em mecanismos não-determinísticos (Pereira & Siqueira 2007), ao contrário dos demais algoritmos. Dessa maneira, é recomendado e muito utilizado ajustar vários modelos GARP (e.g., 100 ou mais ajustes) para o mesmo conjunto de dados, selecionar os melhores modelos (10% dos melhores modelos, por exemplo) e usar suas múltiplas previsões para determinar o mapa de adequabilidade de hábitat para a espécie focal (veja boas práticas de modelagem usando GARP em Anderson *et al.* 2003). Nesse sentido, pode-se, por exemplo, calcular quantos dos melhores modelos GARP predisseram determinado local (parcela da grade) como adequado à ocorrência da espécie usando o critério de consenso (o mesmo utilizado para combinar os resultados a partir de diferentes métodos; veja item “Erros, incerteza e desafios”).

O Maxent (sigla do inglês para *Maximum Entropy*) é um dos modelos mais recentes e analiticamente complexos, baseado em presenças e pseudo-ausências, e foi idealizado como um algoritmo estatístico de aprendizagem automática seguindo o conceito de máxima entropia (Phillips *et al.* 2006, Phillips & Dudik 2008, Elith *et al.* 2011). A máxima entropia de um sistema é alcançada quando se tem a maior incerteza de ocorrência de um evento, neste caso, a maior incerteza quanto à presença da espécie em um determinado local (Phillips *et al.* 2006). Dessa forma, o algoritmo Maxent ajusta uma distribuição de probabilidades de ocorrência da espécie no espaço geográfico a partir das variáveis ambientais relacionadas tanto aos dados de presença quanto à paisagem, considerada como pseudo-ausências, tornando-a mais próxima de uma distribuição uniforme (distribuições uniformes geram maior incerteza quanto à ocorrência de um evento, portanto, alcançam a máxima entropia do sistema). A distribuição uniforme é ajustada, contudo, sob a restrição de que os valores esperados para cada variável ambiental na paisagem estejam de acordo com os valores empíricos observados nos pontos de ocorrência. Segundo Elith *et al.* (2011), esta abordagem é análoga à ajustar duas distribuições de probabilidades de ocorrência da espécie, mas no espaço ambiental e não geográfico, uma para as condições ambientais dos pontos de ocorrência e outra para as condições ambientais da paisagem (pseudo-ausências), minimizando a entropia relativa entre elas. Isso implica em deixá-las o mais semelhante possível entre si (veja demonstrações e mais discussões em Elith *et al.* 2011). Com isso é possível calcular a adequabilidade climática para a

espécie focal no espaço geográfico sabendo o valor de cada variável ambiental em um determinado conjunto de ambientes, o que implica em um mapa preditivo da distribuição geográfica da espécie.

Os valores de adequabilidade climática gerados pelo algoritmo Maxent são, entretanto, altamente dependentes de alguns parâmetros de regularização, como a prevalência da espécie estudada (isto é, a proporção da paisagem ocupada pela espécie; Phillips *et al.* 2006, Phillips & Dudik 2008). O ajuste correto desses parâmetros de regularização, que variam de espécie para espécie, ajuda o modelo a obter melhor habilidade preditiva, porém sem perder generalização. Isto significa que o modelo não indicará uma área muito restrita como sendo adequada à sobrevivência da espécie, por exemplo apenas os locais ambientalmente muito semelhantes àqueles onde a espécie ocorre (neste caso, as previsões do modelo não seriam generalistas), nem indicará uma área exageradamente grande (neste caso, o modelo seria pobremente preditivo; Elith *et al.* 2011). Considerando que a prevalência real das espécies não é possível de ser estimada a partir de dados fósseis (isso depende dos dados de ausência) e que muda ao longo do tempo, principalmente sob cenários de mudanças climáticas globais como nos ciclos glaciais/interglaciais, não seria adequado assumir uma prevalência fixa, como é predefinida no software Maxent (Phillips *et al.* 2006, Elith *et al.* 2011), para modelar a distribuição das espécies em estudos paleoecológicos. Em outras palavras, modelar a distribuição geográfica de espécies extintas sob distintos cenários paleoclimáticos não é uma tarefa fácil, ou talvez confiável, usando Maxent.

Pressupostos Teóricos dos ENMs

Quando algum atributo é modelado (e.g., o nicho ecológico), alguns pressupostos são normalmente assumidos durante o processo de construção dos modelos. A utilização de um ENM, especialmente quando aplicado a estudos paleoecológicos, presume a aceitação de pelo menos três pressupostos básicos relacionados tanto à dinâmica e evolução das espécies (Nogués-Bravo 2009) quanto ao seu registro fóssil (Varela *et al.* 2011): 1) estabilidade do nicho ecológico, 2) equilíbrio espécie-clima e 3) controle taxonômico e tafonômico do registro fóssil (este último apenas quando são utilizados dados fósseis para calibrar os modelos). A não-confirmação desses três pressupostos antes de construir os ENMs pode levar a obter previsões irrealistas, portanto, não muito confiáveis, do nicho e, consequentemente, das distribuições geográficas das espécies. Isso é especialmente importante quando esses modelos são projetados para diferentes condições ambientais, ou seja, o modelo é utilizado para fazer previsões em outras regiões geográficas ou períodos geológicos além daqueles usados para calibrar os modelos. A melhor solução é sempre calibrar os modelos usando dados de ocorrência contemporâneos aos dados climáticos e evitar projetar as previsões dos modelos para outros cenários climáticos em diferentes áreas geográficas ou período geológico (veja discussão em Varela *et al.* 2009), principalmente quando o objetivo do estudo para o qual esteja utilizando a modelagem exige cenários mais realistas da distribuição

geográfica da espécie focal (veja exemplo em Lorenzen *et al.* 2011). Entretanto, quando não há dados de ocorrência das espécies para todas as regiões geográficas de interesse ou períodos no tempo, projetam-se as previsões dos modelos para essas outras condições ambientais. Mas é importante, nesse caso, tentar validar minimamente os pressupostos descritos abaixo, apesar das dificuldades.

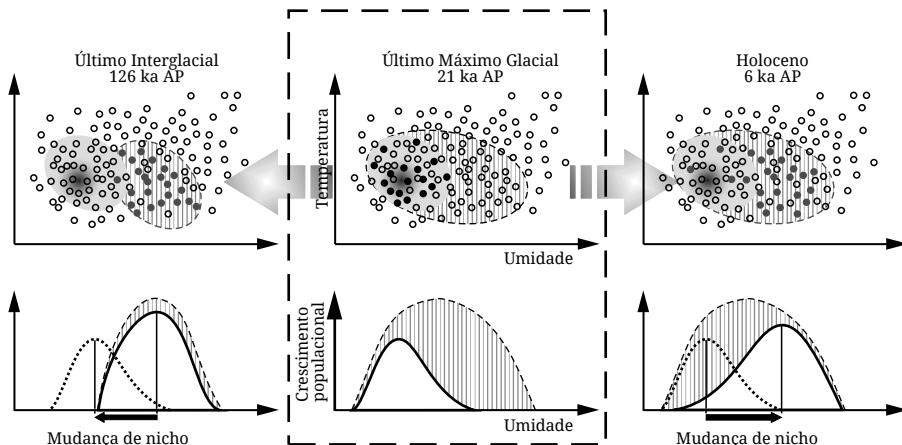


Figura 2.2. Cenários fictícios de mudança de nicho ao longo do tempo, equilíbrio espécie-clima e suas implicações para o uso dos ENMs em paleoecologia. Nos dois painéis, o nicho fundamental é representado pela área hachurada (linhas verticais). O painel superior mostra o nicho de uma espécie fictícia modelado para o UMG em função de seu registro fóssil (área sombreada em cinza com o gradiente de adequabilidade de habitat como predito pelos ENMs) e projetado para dois períodos interglaciais (126 ka AP e 6 ka AP; o espaço ambiental está representado por duas variáveis climáticas – umidade e temperatura –, os círculos preenchidos indicam os pontos de ocorrência da espécie – registro fóssil – e os círculos vazios indicam os habitats não ocupados; adaptado de Nogués-Bravo 2009). No painel inferior, a taxa de crescimento populacional é mostrada apenas em função da umidade (adaptado de Pearman *et al.* 2008) para os mesmos cenários do painel superior e o nicho realizado (parte do nicho fundamental – área hachurada) é representado pela área em branco. Note que nos períodos interglaciais a espécie ocupa ambientes mais úmidos do que no período glacial (a linha tracejada indica o nicho realizado da espécie para 21 ka AP e a seta cheia indica o sentido da mudança do nicho em cada intervalo). Durante o intervalo de 126 ka AP a 21 ka AP, as pressões seletivas relacionadas às condições glaciais agiram a favor dos indivíduos que toleraram condições ambientais mais secas, deslocando o nicho realizado da espécie nessa direção e ampliando as condições ambientais nas quais suas populações apresentam taxas positivas de crescimento (nicho fundamental). Durante o Holocene, as pressões seletivas agiram em sentido contrário, favorecendo os indivíduos que toleram ambientes mais úmidos. Nesse período, o nicho realizado foi então deslocado (veja a seta), mas o nicho fundamental permaneceu estável. Observe que nos dois casos o nicho modelado para 21 ka AP (painel central superior) não prediz corretamente a ocorrência da espécie quando projetado para ambos os períodos interglaciais. Além dos erros de previsão devidos à mudança de nicho ao longo do tempo, a espécie também não se encontra em equilíbrio com o clima durante o UMG (isto é, quando o modelo é calibrado, a espécie não ocupa todos os locais ambientalmente disponíveis; veja a proporção da área do nicho fundamental – área hachurada – não ocupada pela espécie – círculos vazios). Dessa forma, embora o nicho fundamental da espécie seja estável no intervalo de 21 ka AP a 6 ka AP, o modelo apresenta baixa capacidade preditiva quando projetado para o Holocene devido ao desequilíbrio espécie-clima. Contudo, as previsões são evidentemente mais afetadas quando ambos os pressupostos (estabilidade do nicho e equilíbrio espécie-clima) são violados, como no caso da projeção para 126 ka AP. Note que o nicho modelado para 21 ka AP (área sombreada) estima apenas uma pequena fração do nicho fundamental da espécie quando projetado para 126 ka AP.

Estabilidade do nicho ecológico

Este pressuposto assume que as espécies mantêm o mesmo nicho ecológico ao longo do tempo, ou pelo menos entre os períodos utilizados na modelagem, sem nenhuma evolução de caracteres (e.g., comportamentais, fisiológicos) que interfiram em seus requerimentos ambientais fundamentais (Peterson *et al.* 1999). Esse pressuposto é especialmente importante quando os ENMs são utilizados para análises paleoecológicas, visto que a distribuição geográfica das espécies normalmente é projetada para outros períodos geológicos (veja discussão em Belyea 2007, Pearman *et al.* 2008). Por exemplo, alguns estudos paleoecológicos sobre a dinâmica de extinção da megafauna modelaram a distribuição geográfica dessas espécies para os períodos glaciais (21 ka AP, Último Máximo Glacial – UMG, por exemplo, para o qual existe mais registros fósseis) e projetaram sua distribuição para os períodos interglaciais (126 ka AP e 6 ka AP, para os quais existem poucos registros fósseis; veja exemplos em Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Varela *et al.* 2010, Lima-Ribeiro *et al.* 2012b). Neste caso, se houver indícios de mudanças evolutivas e/ou ecológicas nas condições ambientais ocupadas pelas espécies durante os ciclos glaciais/interglaciais, obviamente as previsões estabelecidas para o UMG serão enviesadas, sob a teoria de nicho, quando projetadas para 126 ka AP e 6 ka AP (Fig. 2.2). Ao contrário, quando o nicho ecológico das espécies é estável ao longo do tempo, deve-se usar os registros fósseis de diferentes períodos (e.g., diferentes períodos glaciais, como 42 ka AP, 30 ka AP e 21 ka AP) para calibrar os ENMs e então projetá-los para os períodos interglaciais (veja exemplo em Nogués-Bravo *et al.* 2008). Essa abordagem, chamada de ‘calibragem multitemporal’ (Fig. 2.3), fornece mais dados fósseis para a construção dos modelos e torna suas previsões mais confiáveis, uma vez que o nicho fundamental das espécies é melhor determinado (veja Nogués-Bravo, 2009).

Existem várias maneiras alternativas para testar o pressuposto da estabilidade do nicho ecológico em estudos paleoecológicos (Nogués-Bravo 2009, Svenning *et al.* 2011). Quando se tem apenas variáveis ambientais quantitativas, uma boa saída, utilizada por Nogués-Bravo *et al.* (2008), por exemplo, é testar se as condições ambientais ocupadas pela espécie diferem entre os períodos de interesse usando testes estatísticos (tais como MANOVA, ANOVA, teste de Kruskal-Wallis). Outra maneira é avaliar as previsões dos ENMs por meio de projeções intertemporais, ou seja, projeta-se as previsões de um modelo para outros períodos e testa-se seu desempenho utilizando registros fósseis datados para esses mesmos períodos (veja Quadro 2.1 e o capítulo 4; veja também a discussão sobre avaliação dos modelos na seção “Escolhendo limiares de decisão e avaliando os modelos” e exemplos em Martínez-Meyer *et al.* 2004, Martínez-Meyer & Peterson 2006, Lima-Ribeiro *et al.* 2012b). A avaliação por meio de projeções intertemporais deve ser preferida a outros métodos sempre que houver dados fósseis para diferentes períodos de interesse, uma vez que os dados utilizados como teste são independentes daqueles utilizados para construir o modelo (Araújo *et al.* 2005).

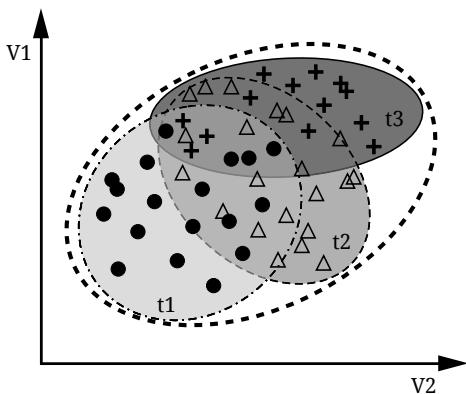


Figura 2.3. Enfoque ao procedimento de calibragem multitemporal (modificado de Nogués-Bravo 2009). O esquema mostra o nicho fundamental (linha pontilhada) de uma espécie fictícia definido por duas variáveis ambientais, V1 e V2, e seu espaço ocupado em três períodos, t1, t2 e t3, cujas condições climáticas são diferentes entre si. Os pontos indicam as evidências fósseis datadas em cada um dos três períodos (separados por símbolos). Observe que os pontos de ocorrência (fósseis) exclusivos de qualquer um dos três períodos não indicam o espaço ambiental completo em que a espécie consegue sobreviver (isto é, seu nicho fundamental). Nesse exemplo fictício, o nicho fundamental da espécie é plenamente indicado apenas quando todos os registros fósseis de t1, t2 e t3 são considerados para construir o modelo, ou seja, quando o modelo é calibrado usando os dados de ocorrência multitemporais. O nicho multitemporal pode ser modelado em t1, t2 ou t3, bem como projetado para qualquer outro período geológico não considerado no procedimento de calibragem.

Equilíbrio espécie-clima

Este pressuposto, embora assuma aspectos distintos sobre a dinâmica das espécies em relação àqueles a partir da estabilidade do nicho ecológico, tem implicações semelhantes para a utilização dos ENMs, especialmente em estudos paleoecológicos. O pressuposto do equilíbrio espécie-clima também é essencial para que as previsões dos modelos sejam transferidas para outras condições ambientais (Guisan & Thuiller 2005, mas veja algumas limitações em Varela *et al.* 2009).

A distribuição de uma espécie é considerada em equilíbrio com o clima quando ela está presente em todas as áreas climaticamente adequadas à sua ocorrência e não ocorre nas regiões inadequadas (*sensu* Araújo & Pearson 2005). Vários outros fatores além do clima moldam a distribuição geográfica de uma espécie, tais como as barreiras à dispersão, interações interespecíficas e contingências históricas (Davis *et al.* 1998, Araújo & Luoto 2007). A ação desses fatores, consequentemente, faz com que as espécies saiam do “equilíbrio” com suas condições climáticas adequadas (Araújo & Pearson 2005). Uma mudança nas interações bióticas ao longo do tempo, por exemplo, provoca alterações no padrão de distribuição espacial das espécies (desequilíbrio), fazendo os modelos de nicho um ponto discutível (Davis *et al.* 1998). Nesse caso, o desequilíbrio provocará falhas e/ou restrições nas previsões dos modelos, principalmente aqueles baseados apenas em dados de presença, os quais predizem a distribuição potencial das espécies sem considerar a informação sobre suas ausências (as

ausências são necessárias para testar o pressuposto, veja texto abaixo). Assim, se os pontos de ocorrência de uma espécie forem enviesados no espaço ambiental e não refletirem seus requerimentos ecológicos adequadamente, as previsões dos ENMs também serão enviesadas no mesmo sentido e, consequentemente, a distribuição geográfica predita para essa espécie será menor que sua distribuição potencial real (veja Fig. 2.2; Svenning *et al.* 2011). Dessa forma, a validade desse pressuposto, bem como das previsões dos modelos, podem variar substancialmente para os diferentes grupos de organismos e cenários climáticos (Araújo & Pearson 2005). Isso sugere que as previsões baseadas em modelos de nicho devem ser analisadas com cuidado, sobretudo, em estudos paleoecológicos (Nogués-Bravo 2009, Varela *et al.* 2009).

Assim como para o pressuposto anterior, também existem alguns métodos alternativos para testar o pressuposto do equilíbrio espécie-clima (Nogués-Bravo 2009). Um método que tem sido bastante utilizado, talvez pela simplicidade analítica, é medir o quanto a distribuição potencial de uma espécie está realmente ocupada com suas populações (*range filling*; Svenning & Skov 2004), ou seja, a razão (variando, portanto, de 0 a 1) entre suas distribuições realizada e potencial (veja discussão sobre como obter uma distribuição potencial confiável no item “Incertezas, desafios e soluções”; veja exemplos em Varela *et al.* 2009). Quanto mais próxima de 1 for a razão, maior o equilíbrio da espécie com o clima (Fig. 2.2).

Outro método, talvez mais complicado, porém possível de ser aplicado utilizando cenários paleoecológicos, é incorporar variáveis preditoras que representam processos populacionais importantes, como dispersão e extinção local (De Marco *et al.* 2008), e que afetam o equilíbrio das espécies com o clima (Nogués-Bravo 2009). Tarkhnishvili *et al.* (2012), por exemplo, utilizaram a distância mínima para dispersão a partir dos refúgios glaciais como uma variável preditora adicional para modelar a distribuição atual de espécies florestais no Cáucaso usando ENMs. No hemisfério norte, as espécies ficaram restritas em refúgios durante o UMG e muitas delas ainda não conseguiram colonizar todas as áreas climaticamente adequadas após a última glaciação, de modo que estão em desequilíbrio com o clima atualmente (Svenning & Skov 2007). A distância a partir dos refúgios representa, nesse caso, uma medida de custo para dispersão. Segundo os autores, essa variável adicional melhorou o desempenho preditivo dos ENMs em relação àqueles construídos apenas com variáveis climáticas, além de possibilitar previsões mais reais considerando as restrições impostas pela dinâmica de dispersão pós-glacial. Esse estudo é um exemplo claro de como incorporar os efeitos restritivos da dispersão nos modelos de nicho.

Controle taxonômico e tafonômico do registro fóssil

A equivalência taxonômica entre as espécies ou outras unidades taxonômicas representadas no registro fóssil é um pressuposto essencial nos estudos paleoecológicos em geral. Se o registro fóssil não indicar pontos de ocorrência de uma única espécie no espaço e no tempo, então qualquer previsão para esta espécie a partir dos modelos correlativos, por exemplo, será enviesada sob a

teoria de nicho (Belyea 2007). Já o controle tafonômico (ou a falta dele) influencia os ENMs exclusivamente no vínculo, durante a construção dos modelos, entre a evidência fóssil e as condições paleoclimáticas onde a espécie existiu. Esta conexão pode ser enviesada tanto espacialmente quanto temporalmente se o registro fóssil não indicar a região e/ou o período real em que a espécie sobreviveu (Varela *et al.* 2011). Os fósseis, por exemplo, podem ser transportados horizontalmente a grandes distâncias por rios e ventos, por exemplo, e verticalmente por retrabalhamento das camadas estratigráficas, formando, assim, assembleias alóctones (Simões & Holz 2004). Em ambos os casos o registro fóssil geraria uma descrição enviesada do nicho ecológico da espécie e certamente afetaria as previsões dos modelos. É importante, portanto, que sejam selecionadas apenas as evidências fósseis sem indícios de transporte ou que tenham um controle tafonômico confiável. Não obstante, essa avaliação deve levar em consideração a escala e amplitude da área geográfica de interesse, bem como a resolução dos ambientes considerados na modelagem (e.g., tamanho das parcelas de uma grade). Esses problemas de transporte são menos importantes quando o objetivo é modelar uma espécie amplamente distribuída no espaço (e.g., escalas continentais, globais) e no tempo e, principalmente, quando os ambientes possuem resolução grosseira (quando as parcelas de uma grade, por exemplo, possuem 100×100 km ou mais; veja a discussão completa em Varela *et al.* 2011).

Escolhendo Limiares de Decisão, Avaliando os Modelos e Validando suas Projeções

Apesar dos termos ‘avaliação’ e ‘validação’ dos modelos serem frequentemente usados como sinônimos na literatura, inclusive no caso dos ENMs (Franklin 2009), eles possuem significados bem distintos e serão utilizados, no contexto deste capítulo, para tratar da habilidade preditiva dos modelos calibrados e suas projeções para outros períodos, respectivamente. Segundo Peterson *et al.* (2011), a avaliação dos modelos é dependente de testes estatísticos e normalmente é feita utilizando parte dos dados de calibração como dados de teste. A validação, por outro lado, é um caso especial de avaliação em que são utilizados dados de teste independentes (Peterson *et al.* 2011).

Avaliação dos modelos

Um passo importante após construir qualquer modelo é avaliar seu desempenho. No caso dos ENMs, deve-se avaliar se a distribuição geográfica modelada (refletida pelo nicho) representa uma previsão melhor do que outra gerada ao acaso, ou seja, como se os pontos de ocorrência da espécie tivessem sido amostrados aleatoriamente por todo o domínio geográfico ou ambiental de interesse (Fielding & Bell 1997). Obviamente, o conjunto de pontos de ocorrência de uma espécie em uma região qualquer, que é usado pelos ENMs para modelar seu nicho ecológico,

não é determinado aleatoriamente ao longo dos gradientes ambientais. Assim, se as predições de um modelo não diferirem de uma predição ao acaso, então não devem ser confiáveis.

A maioria dos ENMs prediz, no entanto, um gradiente de adequabilidade ambiental, de modo que é necessário escolher um valor desse gradiente para determinar os limites da área de distribuição geográfica modelada (chamado de limiar de decisão ou *threshold*; Liu *et al.* 2005). Neste contexto, somente os locais com adequabilidade igual ou superior ao limiar de decisão são preditos como adequados à ocorrência da espécie. A área predita para a distribuição geográfica da espécie é, então, totalmente dependente do critério utilizado para escolher o limiar de decisão (Nenzén & Araújo 2011). Por exemplo, a escolha de um limiar conservador, por um lado, resulta em uma área de distribuição modelada extremamente ampla, que seria facilmente obtida ao acaso, aumentando os erros de predição (neste caso, erro de comissão, ou seja, o modelo prediz presença enquanto a espécie não foi observada – está ausente – naquele ambiente; veja figura 2.4a e texto abaixo). Por outro lado, um limiar muito restritivo leva à predição de uma área de distribuição reduzida, aumentando os erros de omissão (o modelo prediz que a espécie está ausente enquanto ela foi observada – está presente – naquele ambiente; Fielding & Bell 1997).

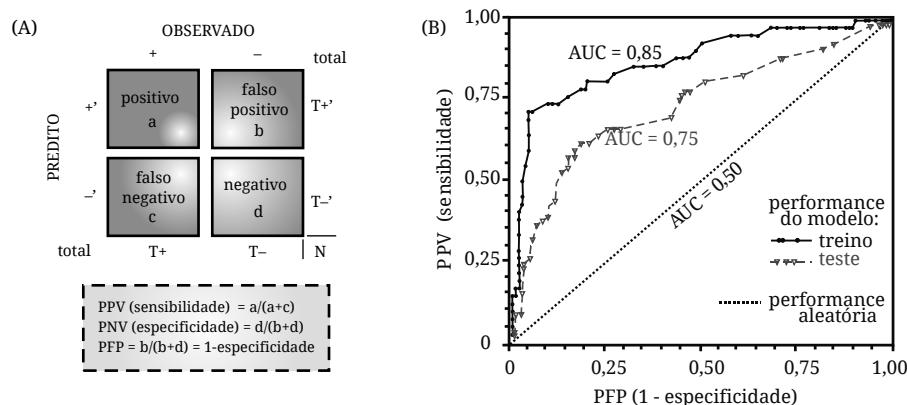


Figura 2.4. (A) matriz de confusão, representada por uma tabela de contingência 2x2, e (B) curva ROC, representando o desempenho do modelo (índice AUC) quando avaliado pelos próprios dados de treinamento (linha contínua) e pelos dados de teste (linha tracejada). Em (A) também estão representadas as equações para calcular os índices de sensibilidade (ou proporção de positivos verdadeiros - PPV) e especificidade (ou proporção de negativos verdadeiros - PNV), necessários para construir a curva ROC. Note que o complemento da especificidade ($1 - \text{especificidade}$) nada mais é do que a proporção de falsos positivos - PFP. Portanto, dadas as previsões dos modelos, PPV (sensibilidade) indica a probabilidade de selecionar um ambiente corretamente classificado como positivo (presença da espécie) dentro de todo o domínio geográfico ou ambiental de interesse, enquanto PFP ($1 - \text{especificidade}$) indica o contrário, ou seja, a probabilidade de obter um ambiente erroneamente classificado como positivo (erro de comissão). O erro de omissão é obtido pelo complemento da sensibilidade (ou proporção de falsos negativos). Em (B), cada ponto da curva ROC indica um par de índices PPV e PFP calculados para um possível limiar de decisão selecionado dentro do gradiente contínuo de adequabilidade ambiental predito pelo modelo.

Assim, a escolha do limiar de decisão deve ser baseada no objetivo do estudo, a fim de controlar a direção dos erros de predição (i.e., penalizar os erros de omissão – também chamados de falsos negativos – ou os erros de comissão – falsos positivos –, ou ainda equilibrá-los). Como pode ser observado, aumentando os erros de omissão tende-se a diminuírem os erros de comissão e vice-versa, embora essa relação não seja perfeitamente linear. Convenientemente, vários índices podem ser calculados para essa finalidade usando a matriz de confusão (Fig. 2.4A) que contém os erros de predição estabelecidos a partir de um limiar qualquer. Com os índices calculados a partir de vários limiares, seleciona-se, então, aquele cujo balanço entre os erros de predição seja mais adequado para o estudo em questão (veja Fielding & Bell 1997, Liu *et al.* 2009 para uma completa revisão sobre os índices e critérios utilizados para determinar o melhor balanço entre os erros de predição). Para montar a matriz de confusão, entretanto, necessita-se de informações sobre a ausência das espécies, o que não é possível usando dados fósseis.

Ainda, outro problema comum com essas métricas dependentes de um limiar específico de decisão, como discutido acima, é sua incapacidade de usar toda a informação proveniente do modelo. No caso dos ENMs, por exemplo, as previsões contínuas de adequabilidade ambiental são classificadas dicotomicamente em presença/ausência da espécie usando um único limiar de decisão a fim de montar a matriz de confusão. Entretanto, essa matriz varia enormemente quando se utiliza diferentes critérios (veja a influência de diferentes limiares de decisão sobre os resultados de um modelo em Nenzén & Araújo 2011). Embora a classificação binária seja conveniente para que o pesquisador tome suas decisões, muitas vezes ela é dependente de critérios subjetivos, o que pode gerar distorções nas previsões originais e enviesar os resultados (Jiménez-Valverde & Lobo 2007).

Para evitar esse problema, existem alguns métodos de avaliação independentes de limiares específicos de decisão, como a análise da curva ROC (sigla do inglês para *Receiver Operating Characteristic*, Fig. 2.4B; mas veja outros métodos em Liu *et al.* 2009). A curva ROC é obtida relacionando-se os valores de sensibilidade (proporção de positivos verdadeiros) no eixo-y ao complemento da especificidade ($1 -$ especificidade, ou proporção de falsos positivos) no eixo-x, de modo que a área sob essa curva, denominada AUC (sigla do inglês para *Area Under Curve*), indica a qualidade das previsões do modelo (Fig. 2.4B). O índice AUC é considerado uma importante métrica do desempenho do modelo justamente porque ele não é baseado na escolha de um único limiar de decisão em particular. Os valores de sensibilidade e especificidade são calculados a partir de diversos limiares de decisão, ou seja, vários valores do gradiente de adequabilidade ambiental preditos pelo modelo. O índice AUC indica ainda a probabilidade do classificador (neste caso, o ENM) identificar corretamente o evento modelado (presença da espécie, Fielding & Bell 1997, mas veja algumas críticas importantes em Lobo *et al.* 2008). No contexto dos ENMs, um AUC de 0,9 (variando de 0,5 a 1), por exemplo, indica que se forem selecionados, aleatoriamente, inúmeros pares de ambientes onde a espécie foi observada presente e ausente dentro de todo o domínio geográfico ou

ambiental considerado no estudo (dados de presença e ausência da espécie), em 90% dos casos o modelo corretamente prediz um valor de adequabilidade maior para os ambientes positivos (onde a espécie está presente) do que para seus pares negativos (Pearce & Ferrier 2000). Desse modo, um AUC de 0,5 indica que o modelo é tão preciso quanto uma predição aleatória para classificar os ambientes positivos e negativos. Em outras palavras, o modelo não consegue distinguir eficientemente as características ambientais dos locais onde a espécie está presente daqueles aonde ela está ausente. Na verdade, segundo Swets (1988), um bom desempenho preditivo seria alcançado apenas com AUCs acima de 0,9 (AUC igual a 1 indica previsões perfeitas), mas ENMs com AUCs acima de 0,75 são potencialmente úteis nas análises ecológicas (segundo recomendações de Elith 2002).

Segundo Phillips *et al.* (2006), outra vantagem importante do AUC é que ele também pode ser obtido para os modelos baseados somente em presenças, usando as pseudo-ausências para montar a matriz de confusão (que é necessária para calcular sensibilidade e especificidade; veja Fig. 2.4A). Nesse caso, como as pseudo-ausências não podem ser interpretadas como ausência real da espécie em um determinado ambiente, o AUC indica apenas se os modelos classificam as presenças com maior precisão do que uma predição aleatória, ao invés de indicar se o modelo é apto para distinguir presença de ausência (Phillips *et al.* 2006).

Paradoxalmente, embora a curva ROC forneça um único índice AUC relativamente adequado para avaliar os modelos, inclusive aqueles baseados somente em dados de presença, ela não proporciona uma regra única e geral para classificação binária (presença/ausência) das previsões contínuas (Lobo *et al.* 2008). Em outras palavras, vários critérios podem ser utilizados para determinar um limiar de decisão a partir da curva ROC. Uma possibilidade é usar o ponto máximo de inflexão da curva – máxima somatória de sensibilidade e especificidade –, ou ainda a somatória mínima de sensibilidade e especificidade, dependendo das taxas de acerto e erro do modelo e do objetivo do estudo. Em estudos paleoecológicos, contudo, muitas vezes é necessário delimitar a área modelada de distribuição geográfica potencial das espécies sem erros de omissão a fim de analisar, por exemplo, a própria mudança na distribuição geográfica das espécies em um determinado intervalo de tempo (Banks *et al.* 2008a, Banks *et al.* 2008b), a dinâmica de extinção (Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Varela *et al.* 2010, Lorenzen *et al.* 2011, Lima-Ribeiro *et al.* 2012b), os padrões de diversificação (especiação) e migração (Peterson 2009, Maguire & Stigall 2009), riqueza de espécies (Wisz & Rahbeck 2007, Lima-Ribeiro *et al.* 2013), conservação de nicho (Martínez-Meyer *et al.* 2004, Martínez-Meyer & Peterson 2006, Peterson & Nyári 2007) e localização de refúgios (Waltari *et al.* 2007, Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009).

Assim, um bom critério para estabelecer o limiar de decisão em estudos paleoecológicos é truncar a adequabilidade pelo menor valor associado a um ponto de ocorrência conhecido da espécie dentre aqueles usados para calibrar o modelo (chamado LPT, sigla do inglês para *lowest presence threshold*; Nogués-Bravo 2009, Svenning *et al.* 2011, Varela *et al.* 2011). Esse critério para escolha do limiar de decisão assegura ausência total de erros de omissão dados os pontos

de ocorrência da espécie utilizados no modelo (veja discussão em Pearson *et al.* 2007, veja também De Marco & Siqueira 2009), pois todos os locais tão adequados quanto, ou mais adequados que aqueles ocupados pela espécie, são preditos, por definição, como presença. Na verdade, nenhum local ocupado pela espécie será predito pelo modelo como inadequado à sua ocorrência. Outros critérios também podem ser utilizados, como a escolha arbitrária de um valor do gradiente de adequabilidade (e.g., eliminando 10%, 20%, enfim, um percentil qualquer arbitrário, dos piores valores de adequabilidade preditos pelo modelo), contudo, normalmente apresentam desempenho pior que LPT (Pearson *et al.* 2007).

Outro aspecto importante é que também é comum dividir os dados de ocorrência em dois subconjuntos, dados de treinamento e dados de teste, já que dados de teste independentes normalmente não são disponíveis e/ou amostrados apenas para essa finalidade (Fielding & Bell 1997). Assim, os modelos são calibrados com o subconjunto dos dados de treinamento e os dados de teste são usados como o exemplo real da distribuição da espécie contra a qual suas previsões são avaliadas. Ou seja, os dados de teste são usados para estabelecer a proporção dos erros de previsão na matriz de confusão (Fielding & Bell 1997). Embora a curva ROC possa ser construída usando os próprios dados de treinamento para montar a matriz de confusão a cada nível possível de limiar, é recomendado que também se avalie o índice AUC a partir dos dados de teste (veja exemplo na Fig. 2.4b). Portanto, considerando que a maioria das espécies tem um registro fóssil reduzido para a maioria dos continentes (e.g., América do Sul) e períodos geológicos mais antigos (Varela *et al.* 2011), a divisão dos registros fósseis prejudicaria, em termos de reduzir o poder estatístico, tanto a calibragem quanto a avaliação dos modelos. Ou seja, com poucos graus de liberdade, os modelos podem ser erroneamente avaliados como confiáveis (veja discussão em Hanberry *et al.* 2012).

Seguindo essa lógica, Pearson *et al.* (2007) descreve um método, chamado *leave-one-out* (LOO), para avaliar o desempenho estatístico dos modelos calibrados com poucos pontos de ocorrência. Por essa razão, LOO deve ser preferivelmente usado em estudos paleoecológicos com poucas evidências fósseis. LOO é descrito como um caso especial dos métodos de divisão de dados (chamados *k-fold partitioning* ou *k-fold cross-validation*) no qual é imposta uma técnica de reamostragem por “Jackknife”, como se segue. Um único ponto de ocorrência da espécie é removido do conjunto total (com ‘*k*’ pontos de ocorrência) e o modelo é, então, calibrado com os *k*-1 pontos de ocorrência restantes. Em seguida, verifica-se se o modelo foi apto para prever corretamente a ocorrência omitida (Fig. 2.5). O procedimento é repetido ‘*k*’ vezes, omitindo-se um ponto de ocorrência diferente a cada etapa. Ao final, é calculada uma probabilidade, relativa à área total predita como presença (aqui seria adequado utilizar o limiar LPT) e à taxa de sucesso/insucesso preditivo de cada etapa, usando uma extensão da distribuição de probabilidades binomial cumulativa (Fig. 2.5; veja o programa computacional disponibilizado por Pearson *et al.* 2007 para calcular essa probabilidade). Resumindo, probabilidades estatisticamente significativas ($P < 0,05$) indicam que as previsões do modelo são confiáveis, ou seja, melhores que uma previsão aleatória.

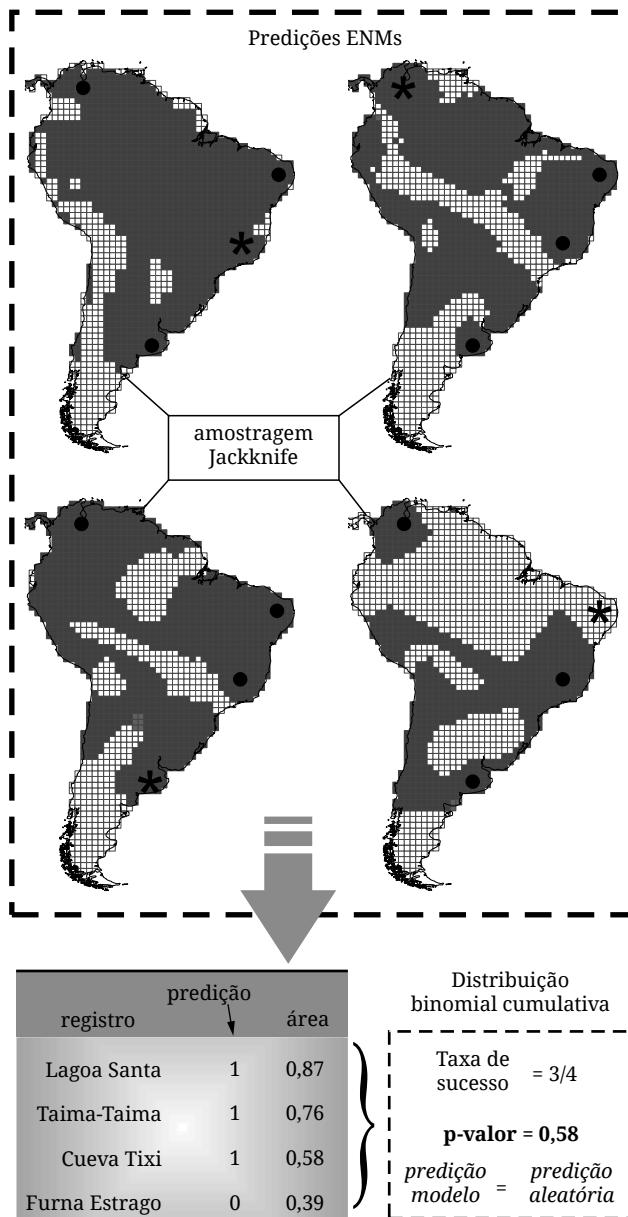


Figura 2.5. Panorama geral do teste *leave-one-out* baseado na técnica de reamostragem “Jackknife”, como descrito por Pearson *et al.* (2007) no contexto dos ENMs. Cada mapa mostra a distribuição modelada quando um dos quatro pontos de ocorrência de uma espécie fictícia é excluído durante a construção do modelo (o ponto omitido em cada etapa está indicado com asterisco). Nesse exemplo, a ocorrência observada da espécie está representada por registros fósseis em quatro sítios paleontológicos. As quatro previsões, cada uma omitindo um dos registros de ocorrência, foram obtidas com um mesmo algoritmo e a área de distribuição geográfica foi delimitada usando o limiar LPT. Apenas um dos registros (Furna do Estrago, nordeste brasileiro), quando excluído, não foi predito pelo modelo calibrado com os outros três pontos. Note que, embora a taxa de sucesso preditivo seja relativamente alta (três pontos dentre os quatro, no total, foram preditos como presença), a área de distribuição geográfica predita pelo modelo em cada etapa é muito grande (chega a 87% de toda a América do Sul em uma das etapas), de modo que essas previsões são facilmente obtidas ao acaso ($P > 0,05$).

Um ponto importante, especialmente em estudos paleoecológicos, é que como cada registro de ocorrência é usado para calibrar k-1 modelos (mas em k-1 combinações diferentes com outros registros) e os modelos são avaliados contra cada registro, as previsões confiáveis ($P < 0,05$), quando avaliadas pelo teste LOO, indicam que a estimativa do tamanho e localização da área de distribuição geográfica modelada para a espécie analisada não é sensível a nenhum registro de ocorrência específico. Em outras palavras, todos os registros de ocorrência contribuem de forma similar para determinar o nicho da espécie e, consequentemente, para construir as previsões do modelo. Isso sugere também que o conjunto de dados de ocorrência não apresenta viés espacial e/ou ambiental relevante (veja também essa discussão em Lorenzen *et al.* 2011). Ao contrário, se os registros de ocorrência forem muito enviesados no espaço ambiental, os modelos construídos a partir de diferentes combinações de ocorrências gerariam diferentes estimativas do tamanho e localização da área de distribuição geográfica da espécie, de modo que o conjunto de previsões não diferiria, ao final, de uma previsão ao acaso ($P > 0,05$). Essa discussão se torna importante em estudos paleoecológicos porque os registros fósseis normalmente são reduzidos, incompletos e enviesados para a maioria das espécies (veja os efeitos do viés de amostragem sobre as hipóteses de distribuição das espécies em Lobo *et al.* 2007, Hortal *et al.* 2008).

Validação das projeções

Um dos maiores desafios de se usar ENMs é validar as projeções do nicho ecológico (i.e., o modelo) para outros períodos usando dados de teste independentes (Peterson *et al.* 2011), sobretudo sob cenários de mudanças climáticas (Araújo *et al.* 2005). Embora a divisão dos dados de ocorrência seja aceitável para avaliar os modelos, como discutido acima (e.g., veja o teste *leave-one-out*), é impossível validar as previsões projetadas para diferentes cenários climáticos, frequentemente utilizadas nos estudos paleoecológicos, utilizando esse método. Os dados de teste sempre são contemporâneos aos dados de treinamento e, portanto, avaliam apenas o desempenho do modelo no período em que ele foi calibrado, mas nunca suas projeções para outros períodos. Além disso, o subconjunto dos dados de teste normalmente é autocorrelacionado com os dados de treinamento, aumentando o erro tipo I associado ao teste de desempenho do modelo (o modelo é avaliado com bom desempenho mais vezes do que seria esperado ao acaso).

Entretanto, há uma possibilidade interessante em paleoecologia, já que não é muito difícil obter evidências fósseis datadas para diferentes períodos no tempo, embora não em grandes quantidades. Pode-se calibrar os ENMs usando as ocorrências fósseis de um período (tempo 1 - t₁ -, por exemplo, com o maior número de registros fósseis), projetar o nicho ecológico modelado para outro período (t₂, com menos registros fósseis) e validar suas previsões a partir das ocorrências fósseis datadas para t₂ (Martínez-Meyer *et al.* 2004). Nesse caso, deve-se avaliar se os modelos construídos com as condições ambientais de t₁ são capazes

de predizer, como presença, aqueles locais realmente ocupados pela espécie em t2, os quais são determinados pelo registro fóssil da espécie em t2 (ver Quadro 2.1). Essa abordagem é mais eficiente que os métodos de divisão do conjunto de dados (*k-fold cross-validation*) quando as previsões de um modelo são projetadas para diferentes períodos, pois os conjuntos de dados de treinamento e de teste são independentes entre si, embora ambos indiquem as preferências ambientais da espécie. Nesse sentido, se o modelo não é capaz de predizer a presença da espécie nos locais onde ela realmente ocorre, obviamente suas previsões não são confiáveis, pelo menos quando projetadas àqueles períodos específicos cujos dados de teste independentes estão disponíveis. É importante lembrar, entretanto, que essa comparação entre t1 e t2 é válida apenas sob o pressuposto de não-evolução do nicho (Fig. 2.2), conforme discutido anteriormente (veja item “Pressupostos teóricos dos ENMs”).

Outros métodos alternativos, menos eficientes, porém aceitáveis, são baseados em comparações narrativas. Por exemplo, a distribuição geográfica de uma espécie projetada para diferentes períodos pode ser comparada com a distribuição de algum indicador (*proxy*) que representa as preferências ambientais daquela espécie (como localização de refúgios estabelecida em estudos filogeográficos, o tipo vegetacional, biomas; Nogués-Bravo 2009). Nogués-Bravo *et al.* (2008), por exemplo, utilizaram a linha de árvores da Eurásia, estabelecida por grãos de pólen depositados durante o último ciclo glacial, para validar a distribuição potencial de Mamutes (*Mammuthus primigenius*) em diferentes períodos, considerando que a espécie era restrita à vegetação de Tundra. Esses métodos de comparação narrativa são mais eficientes para ambientes com baixa biodiversidade e afetados diretamente por agentes glaciais, como é o caso das regiões temperadas do hemisfério norte. A dinâmica e diversidade dos ambientes tropicais são muito mais complexas e pouco provavelmente se consegue descrevê-las adequadamente usando estratégias narrativas. Esses métodos narrativos, portanto, devem ser utilizados com cuidado e sempre como uma forma alternativa e complementar para validar as projeções de um ENM.

Erros, Incertezas e Desafios

Embora existam técnicas confiáveis para avaliar a qualidade das previsões dos ENMs para diferentes tipos de dados e sob distintos critérios teóricos, como discutido acima, muitas decisões são feitas durante o processo de modelagem, o que pode gerar previsões alternativas e incerteza nos mapas preditivos de distribuição potencial (Araújo & New 2007). Essas decisões envolvem, por exemplo, os métodos de pesquisa e obtenção dos dados, os algoritmos de modelagem, a seleção das variáveis preditoras e das simulações climáticas e a escolha do limiar de decisão e dos métodos de avaliação. Vários estudos mostram que diferentes algoritmos, por exemplo, predizem diferentes áreas de distribuição geográfica usando um mesmo conjunto de dados (Dormann *et al.* 2008, Diniz-Filho *et al.* 2009), especialmente quando projetadas para diferentes cenários climáticos (Fig. 2.6;

Thuiller 2004, Pearson *et al.* 2006, Collevatti *et al.* 2013). O mesmo problema também é encontrado, principalmente, quando os modelos são calibrados com diferentes simulações paleoclimáticas (GCMs; Diniz-Filho *et al.* 2009) ou quando se utiliza diferentes critérios para escolha do limiar de decisão (Nenzén & Araújo 2011).

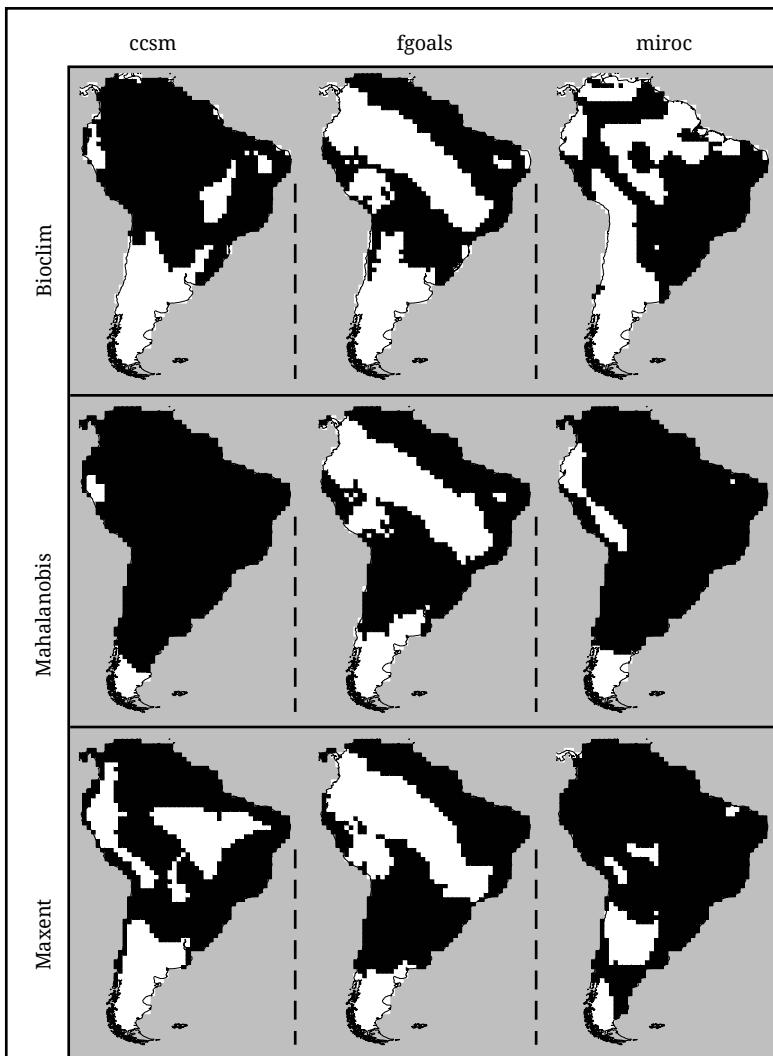


Figura 2.6. Incerteza na distribuição geográfica de *Smilodon populator* predita pela combinação de três métodos (ENMs - Bioclim, Mahalanobis e Maxent) e três simulações paleoclimáticas (GCMs - ccsm, fgoals e miroc). Diferentes combinações entre ENMs e GCMs geraram diferentes previsões, ou seja, um mesmo método prediz diferentes distribuições para uma mesma espécie, tanto em área quanto em sua localização espacial, quando calibrado com diferentes GCMs e vice-versa. Observe que as previsões usando o GCM 'fgoals' são mais semelhantes entre si (independente do método; sequência central vertical) do que aquelas usando os GCMs 'ccsm' e 'miroc' (retirado de Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2012).

Dessa forma, há pelo menos duas soluções possíveis para lidar com essas fontes de incerteza metodológicas ao invés de apenas detectar a ocorrência do problema, embora ambas estejam em fase de desenvolvimento técnico e conceitual. Uma delas, mais tradicional, é entender porque diferentes modelos geram diferentes previsões considerando seus mecanismos de modelagem, ou seja, conhecer como cada modelo estabelece o nicho de espécies com diferentes características ecológicas (e.g., espécies raras e dominantes), para então definir o melhor modelo preditivo de acordo com as espécies analisadas e o objetivo do estudo (veja discussão em Elith & Graham 2009).

A segunda solução é combinar todos os resultados oriundos dessas fontes de incerteza para gerar previsões mais robustas (chamada de *ensemble solutions*; veja Araújo & New 2007), sobretudo em relação à dinâmica da distribuição geográfica das espécies sob cenários de mudanças climáticas globais (Terribile *et al.* 2012). A idéia de combinar os resultados é baseada, por um lado, nos critérios de que tanto as previsões únicas não são a representação mais fiel da realidade, quanto em que todos os modelos são falhos em algum ponto, mas produzem informações úteis (Araújo *et al.* 2005, Araújo & New 2007). Por outro lado, Araújo e New (2007) recomendam que a combinação dos resultados não deve ser considerada como um método alternativo à abordagem tradicional de tentar construir modelos cada vez melhores, com previsões individuais mais robustas a partir de dados mais confiáveis (a primeira solução). A combinação dos resultados, embora aprimore a qualidade de múltiplas previsões a partir desse problema emergente, ainda continua dependente das previsões individuais; logo, melhores previsões individuais resultarão em melhores previsões combinadas (Araújo *et al.* 2005).

Ao divulgarem essa idéia no contexto dos ENMs, Araújo e New (2007) propuseram quatro abordagens gerais para apresentar a combinação de previsões, as quais podem ser agrupadas em dois conjuntos distintos. O primeiro deles é gerar um mapa de distribuição potencial indicando quantos modelos, considerando todas as possíveis fontes de incerteza, predizem cada local como adequado à sobrevivência da espécie focal (mas veja Araújo & New 2007 para diferentes formas de apresentar esses resultados). Essa abordagem é chamada de “consenso” e ilustra a forma mais simples de lidar com as incertezas preditivas no contexto dos ENMs. Portanto, deve ser preferivelmente utilizada nos estudos paleoecológicos com poucos registros fósseis (Varela *et al.* 2011; veja os mapas de consenso para *Eremotherium* no capítulo 4). A segunda maneira para apresentar os resultados combinados é mais complexa porque propõem ajustar uma função de densidade de probabilidades a partir de todas as possíveis previsões alternativas e mostrar a distribuição potencial em função da probabilidade estimada da espécie focal ocorrer em cada local da área geográfica de interesse.

Seguindo essa ideia, Diniz-Filho *et al.* (2010) propuseram três fases consecutivas com crescente grau de complexidade, mas não mutuamente excludentes, para analisar os resultados combinados a partir da abordagem de consenso. A primeira fase é simplesmente obter o mapa de consenso a partir de diferentes previsões e interpretá-lo visualmente. A segunda fase envolve a descrição das diferenças entre os possíveis mapas preditivos, cada um obtido a partir de

uma fonte de incerteza diferente, utilizando técnicas de análise multivariada. Nesta fase é possível identificar quais conjuntos de previsões (combinações entre os componentes de incerteza, como ENM*GCM*Limiar*Preditores) diferem entre si, o que reforça aquela abordagem tradicional para entender o mecanismo de modelagem que leva às diferenças entre as previsões, como discutido acima. A terceira e última fase consiste na análise quantitativa da magnitude relativa das diferentes fontes de incerteza. Nesta fase pode-se utilizar testes analíticos de partição de variâncias, como a ANOVA fatorial, por exemplo, para identificar quais componentes (como ENM, GCM, limiares ou preditores) adicionam maior incerteza ao conjunto de previsões e deve-se, inclusive, mapear as incertezas na área geográfica de interesse (veja exemplo no capítulo 4; veja também Dormann *et al.* 2008, Diniz-Filho *et al.* 2009, Diniz-Filho *et al.* 2010, Nenzén & Araújo 2011, Terribile *et al.* 2012).

Síntese

- O princípio geral de modelagem da distribuição geográfica das espécies é conceitualmente baseado na teoria do nicho ecológico, especificamente no conceito de nicho fundamental baseado em variáveis cenopoéticas (ou nicho Grinelliano) e tecnicamente sustentado por três pilares fundamentais: a informação sobre as espécies, as variáveis ambientais e os modelos analíticos propriamente ditos. A operacionalização desses modelos de nicho é possível devido à dualidade do nicho ecológico entre os espaços ambiental e geográfico. Entretanto, é necessário ter em mente que a distribuição geográfica previda pelos modelos de nicho ecológico (ENMs) não considera os efeitos restritivos de importantes fatores que agem em pequenas escalas espaciais, como migração e interações bióticas;
- Os ENMs determinam o nicho das espécies relacionando seus dados de ocorrência aos preditores ambientais de interesse e podem, portanto, ser calibrados usando dados fósseis e simulações paleoclimáticas. Em estudos paleoecológicos, entretanto, deve-se priorizar o uso dos ENMs que não subestimam a distribuição potencial de uma espécie, como aqueles baseados apenas em dados de presença;
- Os ENMs sempre devem ser abordados considerando dois pressupostos básicos: estabilidade do nicho ecológico e equilíbrio espécie-clima. A confiabilidade das previsões dos modelos, principalmente quando extrapoladas para outras condições ambientais (projetadas para outros períodos geológicos ou regiões geográficas), são totalmente dependentes das características ecológicas e evolutivas da espécie focal sob essas condições. Além disso, quando os ENMs são aplicados em estudos paleoecológicos, o controle taxonômico e tafonômico do registro fóssil também deve ser considerado. Esse terceiro pressuposto, entretanto, é menos importante quando o objetivo é modelar uma espécie amplamente distribuída no espaço e no tempo e, principalmente, quando os ambientes (e.g., parcelas da grade) possuem resolução grosseira.

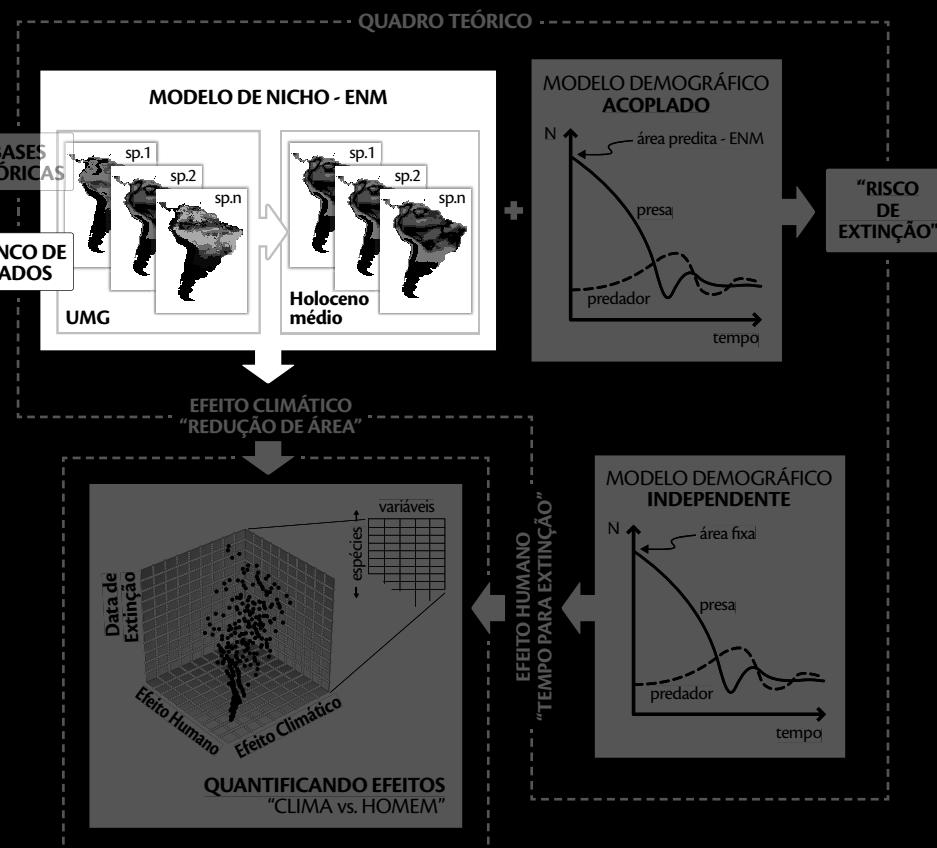
- É recomendável, portanto, que as previsões baseadas em modelos de nicho devem ser analisadas com cuidado, sobretudo, em estudos paleoecológicos;
- A validade dos modelos baseados na lógica dos ENMs depende da significância do ajuste entre as variáveis climáticas e sua expressão espacial, definida como os limites da distribuição geográfica das espécies representando seus requerimentos ambientais de uma maneira mais eficiente que previsões aleatórias;
 - O processo de modelagem utilizando ENMs exige muitas decisões por parte do pesquisador, envolvendo, por exemplo, os métodos de pesquisa e obtenção dos dados, os algoritmos de modelagem, a seleção das variáveis preditoras e dos AOGCMs e a escolha do limiar de decisão e dos métodos de avaliação. Todas essas decisões podem gerar previsões alternativas e uma grande quantidade de incerteza nos mapas de distribuição potencial. Existem duas maneiras para lidar com essas incertezas preditivas: melhorando a qualidade dos dados e modelos, o que inclui entender o mecanismo preditivo de cada modelo sob diferentes cenários ecológicos, ou combinando os resultados de todas as possíveis fontes de incerteza, como nos mapas de consenso (*ensemble solutions*).

Sugestões de Leitura

- Araújo MB & Peterson AT, 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7):1527-1539.
- Franklin J, 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and predictions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peterson AT et al., 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Oxford: Princeton University Press.
- Svenning J-C et al., 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 30(21-22):2930-2947.
- Varela S, Lobo JM & Hortal J, 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3-4):451-463.

CAPÍTULO 3

Dados Necessários para Modelar o Nicho e a Distribuição Geográfica das Espécies no Passado



“...what we observe is not nature (itself), but nature exposed to our method of questioning.”
- Werner K. Heisenberg -

Como abordado no capítulo anterior, o processo recente de modelagem da distribuição geográfica das espécies com base no conceito de nicho ecológico é tecnicamente sustentado por três pilares fundamentais: 1) a informação sobre as espécies (dados de ocorrência), 2) as variáveis ambientais e 3) os próprios métodos analíticos. Os dois primeiros expressam os dados necessários para calibrar os modelos de nicho, portanto, deles também dependem o alcance e as limitações das previsões a serem obtidas (i.e., o ajuste dado pelos métodos). Neste capítulo pretende-se discutir os tipos de dados que podem ser usados nos ENMs, seus atributos, vantagens, conveniências, vieses e limitações, além de descrever as principais fontes com importantes informações paleoecológicas.

A Escala dos Dados: Conceitos, Princípios e Implicações

O primeiro passo antes de obter os dados para calibrar ENMs é estabelecer qual a escala espacial e temporal que melhor expressa os objetivos do estudo. Dela depende a qualidade dos dados de ocorrência, quais variáveis preditoras serão utilizadas, além de interferir nas previsões dos modelos (Whittaker *et al.* 2001). Como discutido no capítulo anterior, a distribuição geográfica de uma espécie é resultado da ação de diferentes fatores que agem em diferentes escalas. O clima, por exemplo, é um importante preditor da ocorrência das espécies em grandes escalas espaciais e temporais, enquanto fatores ligados às interações bióticas e dispersão afetam as espécies em escalas menores (Pearson & Dawson 2003, Peterson *et al.* 2011). Portanto, por definição, previsões mais finas nunca seriam conseguidas utilizando-se apenas preditores climáticos.

Ainda conforme discutido no capítulo anterior, as previsões de alguns métodos são totalmente dependentes da área de estudo, dada a técnica utilizada para ajustar o nicho das espécies. O método ENFA, por exemplo, ajusta o gradiente de adequabilidade a partir de comparações entre os locais onde a espécie ocorre e todos os ambientes disponíveis na área de estudo (fatores marginalidade e especialização, ver capítulo anterior).

Os métodos GARP e Maxent também são afetados, já que as pseudo-ausências necessárias para ajustar o nicho são determinadas em toda a área de estudo. Nesses casos, diferentes previsões podem ser obtidas mudando-se apenas a área de estudo. Além disso, um importante efeito de escala sobre

a habilidade preditiva dos ENMs é discutida em Barve *et al.* (2011); melhores modelos são obtidos aumentando artificialmente a área de estudo.

Independente dos efeitos discutidos acima, a escala temporal é um componente primordial em estudos paleoecológicos usando ENMs. Primeiro, o registro fóssil e as simulações paleoclimáticas devem corresponder a um mesmo intervalo ou período geológico, ou seja, devem ser contemporâneos (ver texto abaixo). Segundo, esses dados devem abranger o intervalo temporal de ocorrência do evento que se pretende analisar. É impossível analisar, por exemplo, as causas de extinção da megafauna no Quaternário tardio (últimos 50.000 anos) utilizando-se registro fóssil do Mioceno (23-5 milhões de anos atrás) ou apenas do Holoceno (últimos 10.000 anos). Estimar corretamente a escala temporal adequada aos objetivos do estudo é, portanto, um desafio para modelagem de nicho em um contexto paleoecológico e tem um papel crucial para alcançar resultados confiáveis e interpretáveis.

Os princípios de escala relacionados à ocorrência das espécies e aos modelos de nicho são apropriadamente discutidos em Scott *et al.* (2002). Aqui são discutidos apenas conceitos fundamentais que auxiliam a distinguir diferentes escalas espaciais e temporais à quais os dados devem ser coletados. Escala tem dois componentes: extensão e resolução (Fig. 3.1). O tamanho da área de estudo e a amplitude temporal são atributos do primeiro componente e suas implicações foram discutidas acima. Em ENMs, a extensão define o conjunto total de condições às quais os modelos são utilizados para extrapolar a partir dos dados.

A resolução refere-se às características de uma única observação. Esse componente da escala define a extensão espacial e/ou a amplitude temporal em que uma única observação dos dados é obtida, seja para a ocorrência das espécies ou para as variáveis preditoras. No espaço, a resolução determina a distância mínima entre pontos de observação, enquanto no tempo ela determina o menor intervalo entre observações. A resolução, portanto, determina como as informações estão separadas no espaço e/ou no tempo em relação aos seus vizinhos mais próximos. Em ENMs, por consequência, a resolução dos dados determina o alcance preditivo dos modelos, ou seja, a qualidade das interpolações ajustadas a partir dos dados.

Em termos práticos, os dados necessários para calibrar ENMs são representados espacialmente em mapas (informação georreferenciada usando o sistema de informação geográfica - SIG), os quais são divididos em diversas células contíguas (pixels), de modo a formar uma grade. Juntos, os dois atributos de escala determinam o aspecto geral desses mapas (Fig. 3.1). O tamanho de cada célula individualmente define a resolução à qual a informação será expressa e o conjunto total de células reflete a extensão da área de estudo. Os componentes de resolução e extensão são independentes entre si, contudo, normalmente são correlacionados a fim de estabelecer um balanço entre a qualidade e natureza dos dados, o alcance desejado das previsões e o objetivo dos estudos que utilizam ENMs (Willis & Whittaker 2002). Estudos interessados em previsões sobre grandes extensões espaciais (e.g., continentes) normalmente utilizam mapas com resolução grosseira (células grandes). Em oposição, estudos interessados em previsões mais

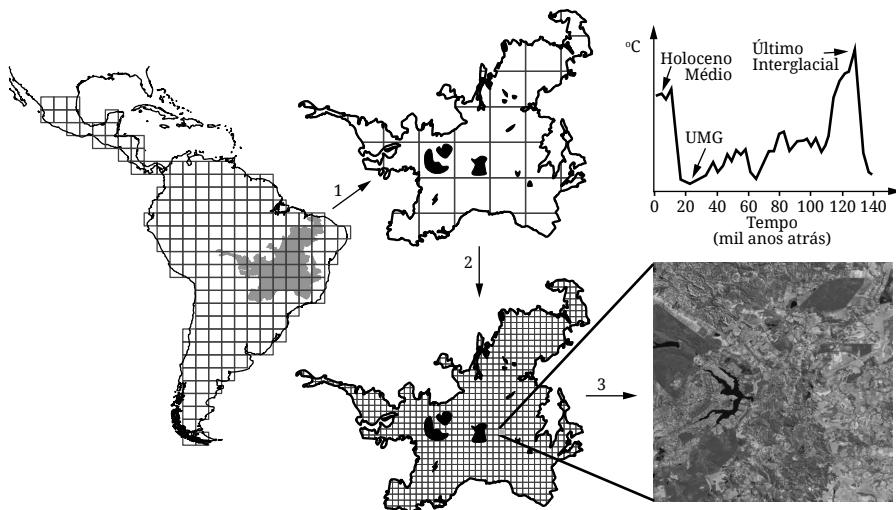


Figura 3.1. Representação das escalas espacial (mapas) e temporal (gráfico) com diferentes níveis de extensão e resolução. O mapa da região neotropical, à esquerda, representa uma extensa região geográfica e está dividido em células contíguas com resolução de 3° de latitude e longitude. Nessa escala espacial, as variáveis climáticas são preditores adequados da distribuição das espécies. A seta 1 indica uma redução da extensão geográfica e o mapa passa a representar apenas o bioma Cerrado (mapa central-superior). Entretanto, a resolução só diminui no mapa indicado pela seta 2 (mapa central-inferior) com a redução do tamanho das células ($0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ lat/long). Note que a ocorrência de manchas de solo (áreas pretas dentro dos mapas do Cerrado) é melhor representada no mapa com resolução mais fina. Nesse caso, as previsões dos ENMs para o mapa superior a partir desse preditor (tipo de solo) seriam prejudicadas simplesmente por conflito de escala (pequena extensão com resolução grosseira). A extensão e resolução diminuem ainda mais na imagem de satélite indicada pela seta 3 (direita-inferior), cujos pixels têm 80 m de lado (imagem do satélite Landsat adaptada de Miranda & Coutinho 2004). Toda a extensão dessa imagem corresponde a uma única célula de $0,5^{\circ}$ de resolução (~50 km) no mapa do cerrado. Note que a variação na paisagem (cobertura vegetal) é mais fielmente determinada em alta resolução (e.g., imagem de satélite), entretanto, seria difícil expressá-la para toda a região do Cerrado usando resolução tão fina. O gráfico (direita-superior) mostra a variação na temperatura durante os últimos 140 mil anos e se refere à escala temporal (modificado de Johnson 2009). Embora a temperatura varie em pequenas escalas, as simulações paleoclimáticas são feitas apenas para alguns períodos chave (setas), tornando a resolução temporal grosseira para os dados existentes.

finais normalmente são delineados em pequenas regiões (pequena extensão) onde os dados podem ser obtidos a partir de elevados esforços amostrais e expressos em mapas com alta resolução (células menores).

Registro Fóssil: Dados de Ocorrência das Espécies

No caso dos modelos correlativos (ver capítulo anterior), as informações sobre as espécies são representadas por registros de ocorrência no espaço geográfico (i.e., seus dados de presença e ausência – os últimos quando necessário; ver Fig. 3.2). Entretanto, deve-se saber a localização geográfica de cada registro (i.e., sua latitude e longitude) para relacioná-los às condições ambientais dos mesmos locais a fim de obter o nicho das espécies. Os pontos de ocorrência de uma espécie podem ser coletados diretamente no campo a partir de delineamentos amostrais específicos

para cada grupo taxonômico, mas normalmente são disponibilizados em coleções zoológicas, herbários, museus e bancos de dados “on-line”. Sabendo que a maioria dos estudos aplica ENMs em grandes escalas espaciais (em virtude, inclusive, da limitação de dados ambientais em escalas menores; ver texto abaixo), a segunda opção acima se torna mais viável, principalmente para grandes conjuntos de espécies. Todavia, os registros de coleções não são padronizados e podem conter diferentes tipos de erros e inconsistências (ver discussão em Lyman 2012).



Figura 3.2. Registro fóssil da megaflora sul-americana extinta durante o Quaternário tardio. Note que tanto os registros Pleistocênicos (círculo preto) quanto Holocênicos (quadradinhos cinza) são enviesados no espaço geográfico.

Em Paleoecologia, a ocorrência das espécies em períodos passados pode ser confiavelmente estabelecida a partir de seu registro fóssil. Entretanto, para calibrar os ENMs usando dados fósseis é preciso saber onde (latitude/longitude) e quando (datação) uma espécie sobreviveu, ou seja, além da localização geográfica, as evidências fósseis precisam ser datadas (Varela *et al.* 2011). As datas são necessárias para relacionar as informações das espécies apenas às condições ambientais que sejam contemporâneas. Essa referência temporal pode ser direta (em anos antes do presente), indireta (um registro é datado baseado na ocorrência de outro fóssil associado) ou ainda relativa (indicar um amplo período - e.g., Pleistoceno - como provável idade de um determinado registro; ver Salgado-Labouriau 1994). Ambos os métodos de datação podem ser considerados durante a coleta de dados, porém, é evidente que as informações a partir do registro fóssil oferecem mais possibilidades de erros e incertezas que os dados recentes. As datas relativas, por exemplo, podem gerar maior incerteza quando indicam períodos muito amplos (e.g., Neógeno). O retrabalhamento das camadas estratigráficas e

a ação de agentes intempéricos são fontes adicionais de incerteza específicas do registro fóssil. Dessa forma, tanto o controle taxonômico e tafonômico do registro fóssil (discutidos no capítulo anterior) quanto à utilização de técnicas de datação adequadas para cada material fossilizado devem ser averiguadas e padronizadas ao máximo na obtenção dos dados.

Além desses fatores, é comum que o registro fóssil (também dados recentes) da maioria das espécies seja enviesado espacialmente (Fig. 3.2), temporalmente e taxonomicamente (Fig. 3.3), ou seja, algumas regiões (América do Norte, Europa), períodos (transição Pleistoceno/Holoceno, ~ 10 ka BP) e táxons (megafauna, mamíferos) são mais estudados que outros e, consequentemente, possuem mais informações fósseis (Varela *et al.* 2011). Embora vários fatores afetem o registro fóssil, esses déficits de informação devem-se, em grande parte, às tradições de pesquisa e aos seus interesses. Na América do Sul, por exemplo, existem muito mais estudos arqueológicos/paleontológicos na região dos Pampas Argentinos e na Patagônia do que na região Amazônica. No Brasil, a tradição em pesquisas paleontológicas sempre foi muito mais forte no Rio Grande do Sul e, mais recentemente, está mais focada na região nordestina do que nos demais estados brasileiros (Fig. 3.2).

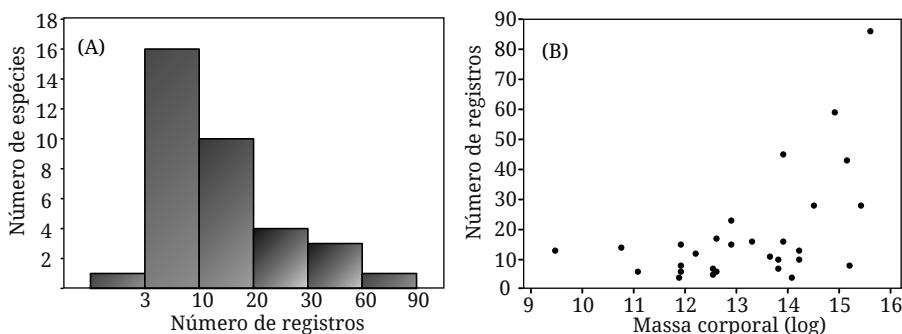


Figura 3.3. Viés taxonômico em relação ao número de registros fósseis de espécies da megafauna extinta na América do Sul durante o Quaternário tardio. Note que a maioria das espécies possui poucos registros fósseis (A), especialmente aquelas com menor tamanho corporal (B).

Da mesma forma, vieses importantes no registro fóssil ocorrem porque diferentes táxons são estudados em diferentes períodos geológicos chave. Registros fósseis de mamíferos, por um lado, são bastante numerosos e conhecidos para o Quaternário tardio (últimos 50.000 anos) devido ao evento de extinção da megafauna no final do Pleistoceno ser ativamente estudo por arqueólogos em todo o mundo. Os registros fósseis de répteis, por outro lado, são mais conhecidos durante o Mesozóico (250-145 milhões de anos atrás) devido à extinção dos dinossauros. Independente das tradições de pesquisa, Varela *et al.* (2011) afirmam que os períodos mais recentes geralmente são mais estudados, além de possuírem fósseis melhor preservados, o que favorece sua identificação taxonômica de forma mais confiável. É evidente que tais vieses nos dados de ocorrência das espécies

afetam os modelos de nicho no sentido de não informarem adequadamente suas preferências ecológicas (Hortal *et al.* 2008).

Apesar dos vieses apresentados acima serem frequentemente encontrados, Borrero (2008) defende que há bons conjuntos de evidências fósseis na América do Sul (megafauna, principalmente), mas a maioria dos dados está disponível de forma espalhada em veículos de circulação regional (anais de congressos, revistas locais, relatórios técnicos). Evidentemente, esse fator dificulta a obtenção dos dados fósseis e, consequentemente, sua disponibilização em bancos de dados “on-line”. Dessa forma, é importante que as pessoas se esforcem para coletar os dados fósseis sul-americanos e os disponibilizem publicamente, preferencialmente em formato digital (veja exemplos em Borrero 2009, Barnosky & Lindsey 2010, Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013), para que futuros pesquisados os utilizem em seus estudos. Além disso, é igualmente importante a criação de bancos de dados que sintetizem as informações espalhadas em centenas de publicações restritas.

Para mamíferos da América do Norte e Europa, por exemplo, existem vários bancos de dados disponíveis *on-line*, tais como o *The Quaternary Faunal Mapping Project – Faunmap* (<http://www.museum.state.il.us/research/faunmap/> ou <<http://www.ucmp.berkeley.edu/faunmap/>>), o *Neotoma Database* (<http://www.neotomadb.org/>), *Canadian Archaeological Radiocarbon Database – CARD* (www.canadianarchaeology.ca/), *The Paleoindian Database of the Americas* (<http://pidba.utk.edu/>), *Paleobiology Database* (<http://www.paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>), *Stage Three Project* (<http://www.esc.cam.ac.uk/research/research-groups/oistage3/>) e *Neogene Old World database - NOW* (<http://www.helsinki.fi/science/now/>), além de diversos trabalhos com extensas listas de datações radiocarbônicas, alguns, inclusive, relativamente antigos (exemplos estão disponíveis em Meltzer & Mead 1985, Holliday 2000, Guthrie 2003, Agenbroad 2005, Steadman *et al.* 2005, Guthrie 2006, Waters & Stafford Jr. 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Fiedel 2009, Lorenzen *et al.* 2011). Peixes, répteis, anfíbios e invertebrados em geral (exceto poucos grupos, como foraminíferos) são menos estudados, independente da região geográfica considerada, e praticamente não existem registros fósseis com qualidade e em quantidade suficientes para construir ENMs para esses grupos.

Para plantas, o registro fóssil é relativamente bem conhecido e de acesso relativamente mais fácil. Além de macrofósseis, os táxons botânicos podem e são confiavelmente identificados a partir dos grãos de pólen. Essas estruturas microscópicas normalmente são produzidas em grandes quantidades e, consequentemente, preservadas como fósseis com maior facilidade e qualidade. Esse registro fóssil pode ser obtido diretamente da literatura, já que é comum a publicação dos diagramas polínicos, ou em bancos de dados como *Fossil and Surface Pollen Data from National Oceanic and Atmospheric Administration - NOAA* (<http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pollen.html>), *European Pollen Database* (<http://www.europeanpollendatabase.net/>), *Palynological Database – PalDal* (<http://www.paldat.org/>), *North American Pollen Database* (<http://www.museum.state.il.us/research/napd/>), *Indo-Pacific Pollen Database* (<http://palaeoworks.anu.edu.au/databases.html>), *African Pollen Database* (<http://medias3.mediasfrance.org/apd/accueil.htm>).

Apesar de existirem vários bancos de dados disponibilizando informações para diferentes táxons e regiões, Varela *et al.* (2011) alertam sobre a necessidade de criar um banco de dados global que disponibilize informações mais completas sobre as espécies e seus registros fósseis. Se considerarmos os múltiplos interesses para modelagem do nicho, essa necessidade se torna ainda mais urgente, já que a facilidade de obtenção de conjuntos de dados cada vez maiores para diferentes grupos taxonômicos, regiões e períodos geológicos abrem inúmeras possibilidades de análises usando ENMs, além de possibilitarem estudos com objetivos cada vez mais audaciosos.

Dados Ambientais: Simulações Paleoclimáticas

As condições abióticas relacionadas a cada registro de ocorrência das espécies, bem como a todos os possíveis habitats da área de estudo, formam o segundo conjunto de dados essenciais para calibrar um modelo correlativo. Normalmente são utilizadas variáveis climáticas, topográficas e/ou geomorfológicas, tipos de solo e/ou substratos geológicos, mapas de vegetação e/ou paisagens e até a distribuição de outras espécies e barreiras à dispersão (Fig. 3.4). Essas variáveis podem ser contínuas (temperatura, precipitação), discretas (densidade de predadores/competidores) ou categóricas (tipo de solo). Independente das variáveis utilizadas, elas devem determinar as dimensões do nicho conforme o objetivo do estudo e os grupos taxonômicos de interesse. Por um lado, variáveis de solo podem ser importantes preditores da distribuição de plantas, mas não restringem diretamente a ocorrência de mamíferos. Por outro lado, é essencial que variáveis climáticas sejam as principais preditoras (talvez as únicas) de um modelo se o objetivo é identificar os efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade, por exemplo, ou se as previsões são desejadas para grandes escalas espaciais (ver Pearson & Dawson 2003, Peterson *et al.* 2011).

A maioria dos estudos com ENMs, no entanto, utilizam apenas as variáveis climáticas como preditores nos modelos de nicho devido à facilidade de obtenção e manipulação dos dados (Franklin 2009). O clima é alvo de estudo em vários campos do conhecimento, afeta vários aspectos ambientais e sociais, diversas variáveis climáticas são medidas em estações meteorológicas em todo o mundo e é fácil georreferenciá-las. Além disso, Hijmans *et al.* (2005) promoveram um grande serviço nesse aspecto. Eles interpolaram quatro variáveis climáticas básicas (precipitação total, temperatura média, máxima e mínima) obtidas em estações meteorológicas de todo o mundo e a partir destas calcularam 19 variáveis “bioclimáticas”, representando tendências climáticas anuais e sazonais, variações extremas e condições limitantes (ver Fig. 3.4). Mais importante, essas informações foram disponibilizadas na forma de mapas com diferentes resoluções em um banco de dados “on-line” (worldClim, ver: <http://www.worldclim.org/>) no formato específico para serem utilizados em ENMs. Evidentemente, Hijmans *et al.* (2005) facilitaram a utilização desses dados em ENMs em um contexto ecológico.

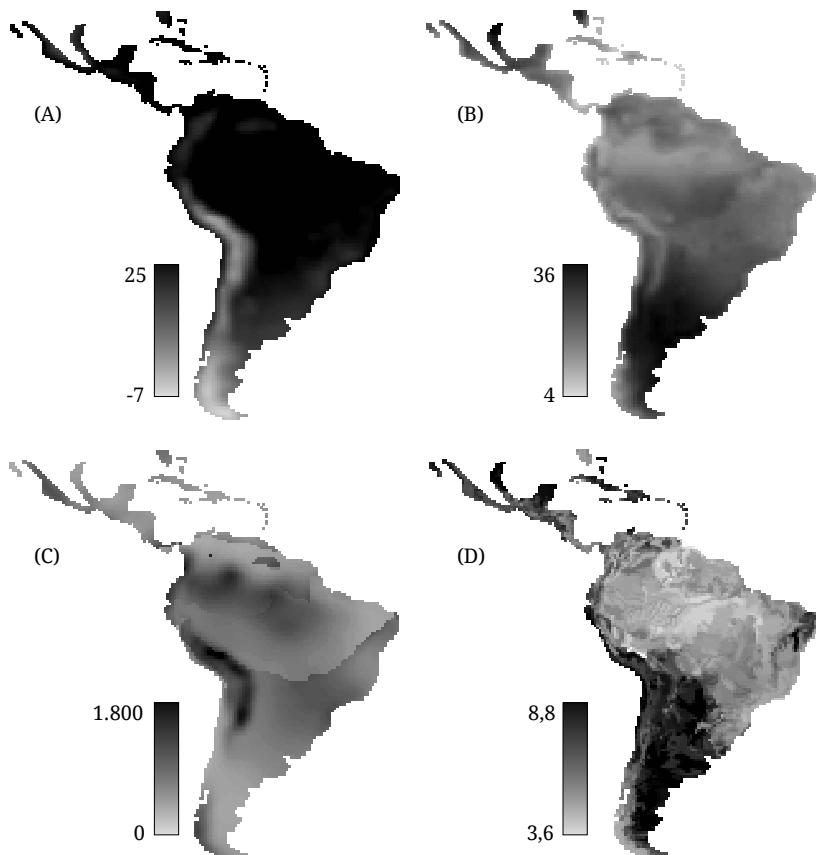


Figura 3.4. Variáveis bioclimáticas normalmente utilizadas nos modelos de nicho. (A) temperatura média anual, (B) amplitude anual da temperatura (máximo - mínimo), (C) precipitação do trimestre mais quente, (D) pH do solo. Fonte: EcoClimate - www.ecoclimate.jatai.ufg.br.

Não obstante, em um contexto paleoecológico, deve-se utilizar preditores dos ambientes que ocorreram no passado geológico. Novamente, os únicos preditores disponíveis são variáveis climáticas. Condições paleoclimáticas têm sido razoavelmente bem estimadas para períodos geológicos chave utilizando modelos de circulação geral (em inglês, ‘General Circulation Models’ - GCMs- ou ‘Atmosphere-Ocean coupled General Circulation Models’ - AOGCMs). As simulações paleoclimáticas são baseadas em parâmetros globais de circulação atmosférica e oceânica, bem como na concentração de gases do efeito estufa (e.g., CO₂), na distribuição da vegetação e nos parâmetros orbitais terrestres (Randall *et al.* 2007). Normalmente, os GCMs são simulados apenas para alguns períodos considerados importantes do Pleistoceno (último interglacial – 126 ka AP, UMG – 21 ka AP e Holoceno Médio – 6 ka AP; ver Fig. 3.1) e ainda resultam em previsões com baixa resolução espacial, na ordem de 1 a 2 graus de latitude vs. longitude, ou maior.

Recentemente, um grupo de pesquisadores de todo o mundo montaram um grande projeto chamado *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project* – PMIP

(veja a fase 3 do projeto, mais recente, em: <<http://pmip3.lsce.ipsl.fr/>>), com o intuito de aprimorar as simulações paleoclimáticas para o Pleistoceno e também para o Mioceno (Braconnot *et al.* 2012, Taylor *et al.* 2012). Um dos resultados úteis desse projeto, além da qualidade dos GCMs por si só, foi a construção de um banco de dados global que disponibiliza as simulações paleoclimáticas de vários modelos, para diversos períodos chave e variáveis climáticas. Assim como no worldClim, esses dados do PMIP3 foram interpolados e disponibilizados em um banco de dados “on-line” (EcoClimate, ver: www.ecoclimate.jatai.ufg.br), com o intuito de facilitar sua utilização em estudos paleoecológicos usando ENMs.

Em estudos paleoecológicos, entretanto, normalmente têm sido utilizadas apenas três variáveis climáticas: temperatura máxima e mínima e precipitação. Embora possam ser utilizadas mais variáveis para modelar a distribuição passada das espécies, estas três variáveis constituem a dimensão climática básica do nicho ecológico da maioria das espécies em grandes escalas espaciais e temporais, são utilizadas para calcular a maioria das variáveis bioclimáticas e são as variáveis com menos erros e incertezas quando simuladas pelos GCMs. As variáveis bioclimáticas, por outro lado, representam dinâmicas climáticas sazonais e fatores limitantes (e.g., variações extremas) que podem ser importantes determinantes do nicho das espécies. É imprescindível, entretanto, que se analise a colinearidade entre essas variáveis considerando a área de estudo (Dormann *et al.* 2012). Variáveis preditoras muito correlacionadas entre si não se complementam para determinar o nicho das espécies e pioram o desempenho do modelo (subestimam o nicho). Além disso, e independente de quais variáveis serão utilizadas, o número de variáveis preditoras deve estabelecer um equilíbrio com o número de registros de ocorrência: modelos com poucos dados de presença e muitos preditores tendem a subestimar a distribuição potencial das espécies. O pesquisador deve, portanto, balancear os dois fatores e escolher as variáveis ecologicamente importantes para determinar o nicho da espécie focal.

Síntese

- A escala espacial e temporal dos dados utilizados para calibrar os ENMs deve ser observada e padronizada de acordo com o objetivo do estudo. Estudos realizados em escala continental e global (grandes extensões) normalmente utilizam resolução grosseira. Por outro lado, resoluções mais finas são utilizadas quando a extensão da área de estudo é pequena. Além disso, apesar das dificuldades, as variáveis preditoras também devem ser utilizadas conforme a escala de seus efeitos sobre a diversidade biológica. As variáveis climáticas, por exemplo, são importantes preditores em grandes escalas espaciais e temporais e devem ser utilizadas nessas condições. Em contrapartida, solo e cobertura vegetal devem ser utilizados em escalas mais regionais e/ou locais;
- Em estudos paleoecológicos usando ENMs, os dados de ocorrência das espécies podem ser perfeitamente representados pelo registro fóssil.

Entretanto, além de vários vieses de amostragem também presentes em dados recentes, o registro fóssil ainda apresenta o viés de datação. Por isso, é importante tentar padronizar ao máximo os dados fósseis e utilizá-los de forma cuidadosa e crítica nos ENMs;

- As variáveis climáticas são simuladas para o passado a partir de modelos de circulação geral (GCMs) e, junto com o registro fóssil, são utilizadas para calibrar os ENMs em um contexto paleoecológico. As simulações paleoclimáticas são desenvolvidas por vários grupos de pesquisa em todo o mundo e disponibilizadas em uma plataforma “on-line” de acesso livre (ver PMIP3: <http://pmip3.lsce.ipsl.fr/>). Para aplicação direta em ENMs, o banco de dados EcoClimate (www.ecoclimate.jatai.ufg.br) disponibiliza, também com acesso livre, o conjunto completo de 19 variáveis bioclimáticas calculadas a partir dos GCMs disponíveis no PMIP3/CMIP5;
- Apesar de existirem alguns bancos de dados disponibilizando informações tanto sobre o registro fóssil quanto simulações paleoclimáticas, é importante a criação de bancos de dados cada vez maiores e que disponibilizem as informações de forma mais completa em um único local. Com a disponibilidade de boas informações climáticas e ecológicas em plataformas “on-line” de acesso livre, fácil e irrestrito, bem como o avanço dos métodos analíticos, pode-se gerar modelos mais confiáveis para testar novas hipóteses paleoecológicas cada vez mais ambiciosas e inovadoras.

Sugestões de Leitura

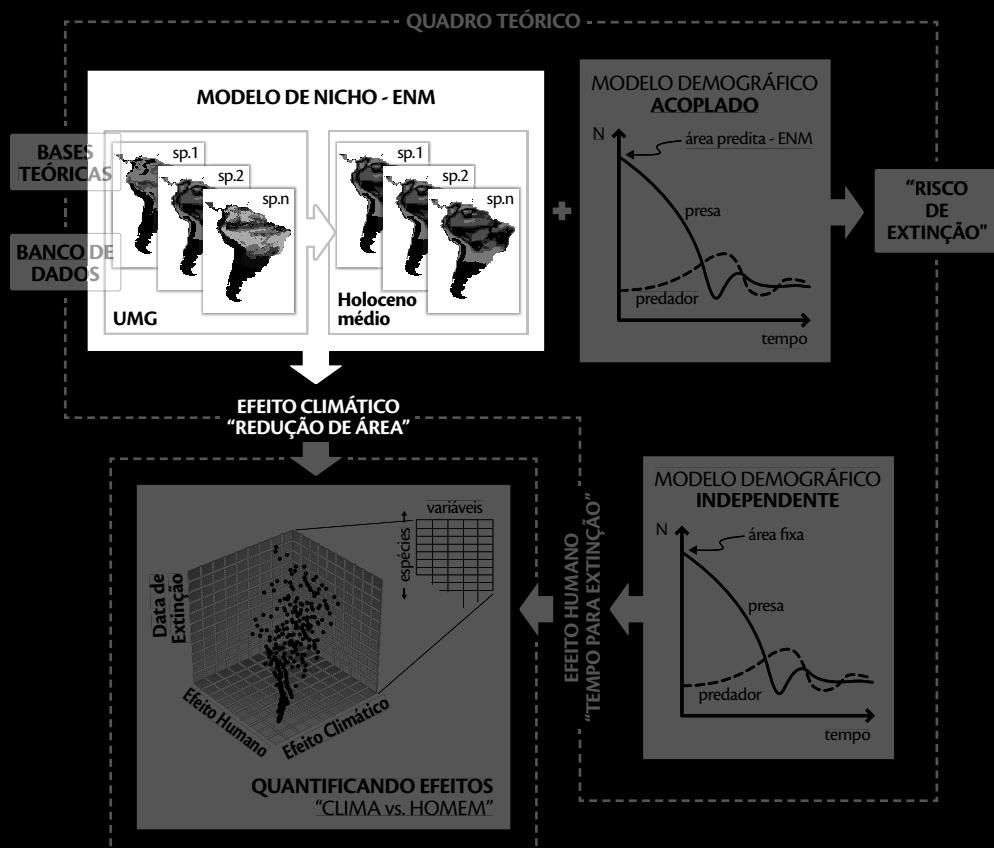
- Braconnot P *et al.*, 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Climate Change*, 2: 417-424.
- Hortal J *et al.*, 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed realized niche of the species. *Oikos*, 117: 847-858.
- Nogués-Bravo D *et al.*, 2010. Climate predictors of late quaternary extinctions. *Evolution*, 64: 2442-2449.

Taylor KE, Stouffer RJ & Meehl GA, 2012. An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93: 485-498.

Whittaker RJ, Willis KJ & Field R, 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.

CAPÍTULO 4

Modelos de Nicho, Mudanças Climáticas e as Extinções da Megafauna



"I think the primary factor to be considered in the extinctions of animals at the end of the Ice Age -- about 10,000 to 12,000 years ago -- is the climate change that occurred at the same time, as well as the reorganization of biological communities at that time, and the reduction in ranges of many of the species that became extinct."

- Russell Graham -

Nos capítulos anteriores foi demonstrado que os modelos de nicho ecológico (ENMs), acoplados a dados fósseis e simulações paleoclimáticas, são capazes de predizer a distribuição potencial das espécies em períodos geológicos passados, inclusive de espécies extintas. Apesar de todas as dificuldades já discutidas nos capítulos anteriores, o objetivo deste capítulo é modelar a distribuição potencial de *Eremotherium laurillardi* (apenas “*Eremotherium*” de agora em diante), uma preguiça gigante extinta na América do Sul durante o final do Pleistoceno/início do Holoceno, e demonstrar como o efeito das mudanças climáticas sobre a extinção da megafauna pode ser avaliado a partir dos ENMs.

Os Impactos das Mudanças Climáticas

As evidências de glaciações foram descobertas ainda no século XIX, quando importantes geólogos desse período, como Charles Lyell (1797-1875), começaram a ter noção do tempo profundo e da dinâmica ambiental no passado geológico (Lyell 1830). Ao mesmo tempo, os naturalistas da época começaram a associar os períodos em que esses eventos ocorreram e então surgiu a hipótese das mudanças ambientais como causa das extinções de espécies ao longo da história evolutiva do planeta (Bueno-Hernández & Llorente-Bousquets 2006). Nessa época surgiu, então, a hipótese de que as mudanças climáticas relacionadas ao último ciclo glacial poderiam explicar as extinções da megafauna durante o Quaternário tardio (Grayson 1984).

Existem várias críticas a essa hipótese, especialmente em relação à cronologia dos eventos glaciais e das extinções, que contradizem as causas climáticas, por si só, como um fator estressante da megafauna (Haynes 2009a). Um ponto importante é que vários ciclos glaciais ocorreram no passado geológico, inclusive ao longo de todo o período Quaternário, mas a megafauna foi extinta apenas nos últimos 50.000 anos, em todos os continentes, em decorrência do último ciclo glacial (Würn-Wisconsin). Além disso, enquanto as glaciações afetam o clima em todo o planeta, as extinções ocorreram de forma assíncrona e em diferentes proporções entre os continentes e,

principalmente, entre continentes e ilhas (Steadman *et al.* 2005, mas veja uma interpretação diferente em Faith & Surovell 2009).

Embora essas críticas em torno da cronologia dos eventos façam sentido em um primeiro instante, sabe-se que os impactos sobre as espécies animais em decorrência das mudanças no ambiente (mudanças climáticas, inclusive) existem, mas de forma indireta, tornando-os mais complexos e defasados temporalmente (*time lag*; ver Brook *et al.* 2008). O atraso na resposta, por si só, levaria à assincronia entre os eventos, favorecendo assim a hipótese das mudanças climáticas como causa das extinções Pleistocênicas (contra as críticas mencionadas acima). É preciso, entretanto, analisar outros aspectos dos impactos climáticos.

As espécies vegetais, por exemplo, respondem às mudanças climáticas em uma escala temporal da ordem de centenas a milhares de anos, de modo que a vegetação muda ao longo do tempo e as comunidades são reorganizadas no espaço (Salgado-Labouriau 1994, Colinvaux *et al.* 2000). Dessa forma, as mudanças na vegetação afetariam a disponibilidade de alimentos para os herbívoros (reduzindo os habitats adequados), que por sua vez se tornariam escassos ou extintos (Graham & Lundelius 1984) e o efeito se estenderia sucessivamente a toda a cadeia trófica (Whitney-Smith 2004, 2009). Esse efeito contribui para a redução da distribuição geográfica das espécies antes que suas populações se tornem raras, sendo bem conhecido nas teorias sobre extinção de espécies em tempos modernos como o paradigma de restrição de habitat (Simberloff 1986, Diamond 1989). Além desse efeito, os fatores genéticos e demográficos promovem a extinção de pequenas populações e criam um sistema de retro-alimentação que pode inclusive acelerar esse processo de extinção (Soulé & Wilcox 1980).

Sob o primeiro cenário, uma grande redução na disponibilidade de condições ambientais adequadas causaria um colapso na distribuição geográfica das espécies, contribuindo assim para a redução de suas populações e aumentando seu risco de extinção (Purvis *et al.* 2000). Nesse caso, os riscos de extinção mais elevados seriam alcançados justamente pelas espécies de grande porte, porque estas: 1) necessitam de mais espaço para sobreviver (regra de equivalência energética, Damuth 1981), 2) apresentam taxas de crescimento populacional e densidades muito baixas, 3) longo período gestacional e 4) elevada idade reprodutiva (ver Johnson 2002). É evidente, entretanto, que os impactos provenientes de outras causas (e.g., Homem) podem ocorrer simultaneamente às mudanças climáticas, de modo que o risco de extinção se eleve descomunalmente sob o efeito sinérgico entre múltiplas causas (Cione *et al.* 2003, Grayson 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Cione *et al.* 2009).

Seguindo o modelo conceitual de restrição de habitat, apresenta-se a seguir uma análise que tenta avaliar como os efeitos das mudanças climáticas sobre a dinâmica de extinção da megafauna podem ser estimados usando modelos de nicho (ENMs), registro fóssil e simulações paleoclimáticas (Nogués-Bravo *et al.* 2008, Lorenzen *et al.* 2011, Varela *et al.* 2011). A título de exemplo, nesse capítulo (e no próximo, sobre os efeitos de sobrematança) será considerado apenas *Eremotherium*, mas modelos multi-espécies serão desenvolvidos no capítulo 6. A hipótese levantada aqui é que, se as mudanças climáticas realmente elevaram

o risco de extinção dessa espécie durante o último ciclo glacial, sua área de distribuição geográfica deveria ter se reduzido drasticamente antes dela se tornar extinta no final do Pleistoceno/início do Holoceno. Por outro lado, se o clima não foi o único agente estressante extinguindo *Eremotherium*, então as condições climaticamente adequadas a essa espécie não deveriam ter desaparecido por completo durante esse período e, em princípio, ela deveria ter persistido durante o Holoceno.

Preditores Climáticos

As condições climáticas do último ciclo glacial, utilizadas como preditores nos modelos de nicho, foram obtidas a partir de cinco AOGCMs (CCSM, CNRM, MIROC, MPI e MRI; Tab. 4.1) disponíveis no banco de dados CMIP5/PMIP3 (<http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/>), os quais contêm simulações paleoclimáticas para dois períodos-chave relacionados ao último ciclo glacial, UMG (21.000 anos) e Holoceno médio (6.000 anos). O UMG e o Holoceno médio representam, respectivamente, as fases mais frias (glacial) e mais quentes (interglacial) do último ciclo glacial. Eles são os dois “períodos-chave” para modelar a distribuição geográfica das espécies a fim de analisar como as mudanças climáticas afetaram o risco de extinção da megafauna nesse período (ver texto abaixo).

Tabela 4.1. Detalhes dos cinco AOGCMs usados nos modelos de nicho.

Modelo - ID	Centro de Pesquisa	Resolução*	Fonte	Ano
CCSM4	University of Miami – RSMAS, USA	$0.9^\circ \times 1.25^\circ$	CMIP5/ PMIP3	2012
CNRM-CM5	Centre National de Recherches Meteorologiques / Centre Europeen de Recherche et Formation Avancees en Calcul Scientifique, France	$1.4^\circ \times 1.4^\circ$	CMIP5/ PMIP3	2012
MIROC-ESM	Atmosphere and Ocean Research Institute (University of Tokyo), National Institute for Environmental Studies, and Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, Japan	$2.8^\circ \times 2.8^\circ$	CMIP5/ PMIP3	2012
MPI-ESM-P	Max Planck Institute for Meteorology, Germany	$1.9^\circ \times 1.9^\circ$	CMIP5/ PMIP3	2011
MRI-CGCM3	Meteorological Research Institute, Japan	$1.1^\circ \times 1.1^\circ$	CMIP5/ PMIP3	2012

* longitude \times latitude.

CMIP5 – Coupled Model Intercomparison Project, Phase 5 (<http://cmip-pcmdi.llnl.gov/>).

PMIP3 – Paleoclimate Modelling Intercomparison Project, Phase 3 (<http://pmip3.lsce.ipsl.fr/>).

Foram obtidas quatro variáveis climáticas (precipitação total anual e temperatura anual média, máxima e mínima) diretamente dos AOGCMs, seguindo os procedimentos discutidos no capítulo 3. Uma vez que essas variáveis possuem originalmente resoluções “grosseiras” em escala global (i.e., $1^\circ \times 1^\circ$, $2^\circ \times 2^\circ$, ou

maiores), elas foram interpoladas para uma grade com resolução de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ de latitude e longitude utilizando o procedimento de interpolação descrito no WorldClim (<http://www.worldclim.org/downscaling>). Em síntese, a interpolação é feita com a diferença entre os climas do passado e presente, a qual expressa a tendência na mudança climática entre os dois períodos, ao invés de interpolar os valores originais dos AOGCMs diretamente. Para o UMG, por exemplo, foi obtida inicialmente, a diferença UMG-atual, sendo que o clima atual foi obtido a partir das simulações climáticas para o período pré-industrial (1860, também disponíveis no mesmo banco de dados). Em seguida, tanto essa diferença UMG-atual quanto o clima atual foram interpolados para a grade com resolução de $0,5^\circ$ usando o método de krigagem. Finalmente, a diferença interpolada foi somada ao clima atual também interpolado para obter o cenário climático interpolado para o UMG. Com esse procedimento, tem-se a vantagem de produzir dados climáticos (variáveis preditoras) com uma resolução relevante para a escala espacial de modelagem, mantendo uma melhor resolução topográfica nas variáveis interpoladas e também assegurando que os padrões climáticos sejam coerentes entre os diferentes períodos (veja a utilização desse procedimento de interpolação em Martínez-Meyer *et al.* 2004, Hijmans & Graham 2006).

Com essas quatro variáveis interpoladas, foram calculadas as 19 variáveis bioclimáticas que representam diferentes aspectos do clima úteis para a modelagem do nicho (ver capítulo 3 e o banco de dados Ecoclimate – www.ecoclimate.jatai.ufg.br). Muitas dessas variáveis, entretanto, são correlacionadas entre si e prejudicam estimar corretamente as preferências das espécies quando seu nicho é modelado. A colinearidade entre os preditores pioram a habilidade preditiva dos modelos e, no caso dos ENMs, geram sobre-estimativas da distribuição geográfica das espécies. Para evitar esse problema, as 19 variáveis bioclimáticas foram ordenadas utilizando uma Análise Fatorial com rotação Varimax e, após selecionar cinco eixos independentes, as variáveis com coeficientes mais altos nesses eixos foram selecionadas e utilizadas como preditores para calibrar os ENMs (ver Terribile *et al.* 2012 e texto abaixo). São elas: temperatura média anual, amplitude anual da temperatura, precipitação dos meses mais seco e úmido e precipitação do trimestre mais quente.

Registro Fóssil

Os dados de ocorrência de *Eremotherium* foram determinados a partir de seus registros fósseis datados para o Quaternário Tardio na América do Sul (Apêndice 1). A amostragem foi feita em diversas fontes, tais como: literatura científica (*ISI Web of Science, Jstor, PubMed, e Scielo*), literatura “cinza” (resumos de congressos, teses de doutorado, relatórios técnicos) e bancos de dados (*The paleobiology database*). Foram encontrados 63 registros fósseis de *Eremotherium* na América do Sul, sendo 60 para o período glacial (i.e., de 50.000 a 14.000 anos atrás) e 14 para o interglacial atual (~12.000 – 8.000 anos). 11 registros foram

datados como Pleistoceno final/Holoceno e, portanto, foram vinculados aos períodos glacial e interglacial.

A maioria do registro fóssil (80%) é datada indiretamente por associação com outros materiais na mesma camada estratigráfica ou por datação relativa, designando um amplo intervalo para aquela evidência fóssil, como idade Pleistocênica, Holocênica ou Lujaniense (Apêndice 1). É evidente que essas datas indiretas (e relativas) não indicam a idade exata de cada registro e poderiam afetar os modelos relacionando ocorrências não contemporâneas às simulações paleoclimáticas (ver capítulo 3). Embora essas relações não contemporâneas possam de fato ocorrer, todo o período glacial apresentou características climáticas muito semelhantes na região Neotropical, com temperatura e precipitação relativamente inferiores que os períodos interglaciais (embora não foi coberta por gelo como a América do Norte, por exemplo), de modo que os registros fósseis datados (seja direta ou indiretamente) entre 50.000 e 14.000 anos atrás indicariam as preferências climáticas da espécie sob condições glaciais (veja texto abaixo sobre os critérios para definir os dados de treinamento, bem como a validação dos modelos).

Dessa maneira, e devido à pequena quantidade de evidências fósseis de *Eremotherium* com datação direta (9%), foi utilizada toda a informação disponível sobre sua ocorrência fóssil para modelar sua distribuição passada. Sob a mesma lógica, os registros com datas relativas (i.e., indicando apenas Pleistoceno ou idade Lujaniense, Apêndice 1) foram vinculados às simulações paleoclimáticas do UMG e, posteriormente, todos esses registros foram utilizados como dados de treinamento para calibrar os ENMs, abordando o conceito de calibragem multitemporal (Nogués-Bravo 2009). Um pressuposto assumido nesse caso é que os registros datados como Pleistoceno ou idade Lujaniense indicam que a espécie sobreviveu naquele local durante o período glacial. Entretanto, os registros fósseis de 11 ka AP foram utilizados como dados de teste independentes para validar as projeções dos modelos para o Holoceno médio (período interglacial). Como já discutido no capítulo 2, esse teste de validação também indica se o nicho da espécie é estável ao longo do tempo, permitindo, assim, a calibragem multitemporal.

A Qualidade do Registro Fóssil e suas Implicações para os Modelos de Nicho

Embora os pressupostos e testes de validação dos modelos descritos acima ajudem a avaliar as fontes de erro e incerteza nos ENMs relacionadas ao uso do registro fóssil, enfatiza-se aqui que esses modelos podem sub- ou sobre-estimar a distribuição potencial de *Eremotherium* no passado. Entretanto, deve-se considerar a influência desses efeitos sobre o objetivo do estudo ao invés de considerar apenas o processo de modelagem por si só. Os ENMs estão sendo utilizados aqui para avaliar os efeitos das mudanças climáticas sobre a dinâmica da distribuição potencial de uma espécie extinta durante o último ciclo glacial (i.e., analisar a redução/expansão das áreas climaticamente adequadas à sua sobrevivência).

Portanto, não se tem a intenção necessariamente de descrever os locais exatos onde a espécie existiu nesse período (i.e., sua distribuição realizada, pois para isso seria necessário um controle tafonômico e estratigráfico do registro fóssil mais eficiente, além de simulações paleoclimáticas em intervalos menores de tempo). Ainda assim, apesar das condições iniciais influenciarem as previsões dos modelos (Araújo & New 2007, Franklin 2009, Phillips *et al.* 2009), o desempenho estatístico dos ENMs foi avaliado usando dados de teste independentes (validação independente), o pressuposto de estabilidade das preferências climáticas ocupadas pela espécie foi testado e, por fim, os ENMs foram construídos utilizando a abordagem de calibragem multitemporal (ver texto abaixo).

Esses testes dão suporte à abordagem utilizada aqui. A validação independente, por exemplo, indicou que as “preferências ecológicas” (em termos de condições climáticas, de fato) de *Eremotherium* permaneceram constantes ao longo do último ciclo glacial. Os ENMs calibrados a partir de todo o registro fóssil do período glacial (calibragem multitemporal) asseguram, portanto, que o mesmo viés de modelagem (se existir) ocorrerá também nas previsões do Holocene médio, ou seja, a distribuição geográfica será sub- ou sobre-estimada em todos os períodos. Assim, a dinâmica da distribuição potencial previda pelos modelos ao longo do tempo (i.e., retração/expansão das áreas climaticamente adequadas) independe dos vieses de modelagem (que nesse caso ocorreriam em função da qualidade do registro fóssil) e sim aos efeitos das mudanças no clima durante o período analisado.

Para lidar com essa questão de forma analítica e direta, utilizou-se uma ANOVA hierárquica para quantificar e mapear a incerteza dos componentes de modelagem (métodos, AOGCMs e tempo). Métodos e AOGCMs foram arranjados em um delineamento fatorial bi-dimensional e ambos aninhados no componente tempo (ver detalhes sobre esse delineamento hierárquico em Terribile *et al.* 2012). Esse teste analítico mostrou que, embora a incerteza metodológica (i.e., variância a partir dos métodos e AOGCMs) seja maior que a variância nas previsões dos modelos (adequabilidade climática) em torno do componente tempo, os ENMs conseguiram capturar o efeito das mudanças climáticas ao longo do último ciclo glacial. Além disso, embora a incerteza metodológica seja relativamente superior, em média, suas maiores variâncias ocorrem em regiões onde *Eremotherium* nunca existiu (e.g., Patagônia). Ao contrário, o componente tempo apresenta variâncias mais expressivas justamente onde a espécie sobreviveu entre o UMG e o Holocene médio. Dessa forma, o padrão espacial das incertezas indica que, embora com relativamente pequena magnitude, as mudanças climáticas afetaram, de fato, a espécie ao longo do tempo (ver texto abaixo). Acredita-se, portanto, que os modelos são confiáveis para avaliar os impactos do clima sobre a dinâmica de distribuição potencial de *Eremotherium* durante o último ciclo glacial.

Modelando a Paleodistribuição de *Eremotherium*

A distribuição potencial de *Eremotherium* foi modelada relacionando-se os registros fósseis do último período glacial ao paleoclima do UMG e projetada para o Holocene médio usando seis métodos baseados apenas em dados de presença

(Bioclim, distância Euclidiana, distância de Gower, distância Mahalanobis, ENFA e GARP), todos implementados na plataforma computacional BIOENSEMBLES (veja Diniz-Filho *et al.* 2009). O pressuposto de estabilidade do nicho, importante quando os modelos de nicho são projetados para diferentes cenários climáticos (Nogués-Bravo 2009), foi testado usando o procedimento de projeção intertemporal (ver capítulo 2). Usando o AOGCM CCM1 (o único com simulação paleoclimática para 11.000 anos atrás; ver texto abaixo), todos os modelos foram aptos para predizer pelo menos a metade dos registros fósseis de cerca de 11.000 anos atrás (dados de teste independentes), indicando que as preferências climáticas de *Eremotherium* permaneceram constantes ao longo do último ciclo glacial. Esse teste a partir de dados independentes é ainda absolutamente adequado (e desejável no contexto dos ENMs em geral) para validar as projeções dos modelos (ver capítulo 2). Ou seja, além de indicar que as preferências da espécie se mantiveram constantes ao longo do tempo, as projeções intertemporais indicam ainda que os modelos calibrados com dados fósseis e simulações paleoclimáticas de períodos glaciais foram aptos para predizer a distribuição potencial da espécie no Holoceno (período interglacial). Independente do teste acima, os modelos também apresentaram valores de TSS (*true skill statistics*; Allouche *et al.* 2006) relativamente altos, baseado na técnica de amostragem conhecida como validação cruzada (75% treino; 25% teste) com 50 repetições, indicando bom desempenho preditivo para cada um dos 30 modelos (6 métodos * 5 AOGCMs; Tab. 4.2).

Tabela 4.2. Medidas de TSS (*true skill statistics*) para os 30 modelos de *Eremotherium* (6 métodos * 5 AOGCMs), com suas médias e desvios padrão ao longo dos métodos (colunas) e AOGCMs (linhas).

	BioClim	ENFA	Euclid	Gower	Mahal	GARP	média	DP
CCSM	0,59	0,57	0,30	0,30	0,30	0,26	0,39	0,15
CNRM	0,60	0,60	0,28	0,29	0,31	0,27	0,39	0,16
MIROC	0,53	0,56	0,27	0,27	0,28	0,25	0,36	0,14
MPI	0,59	0,58	0,29	0,29	0,31	0,26	0,39	0,16
MRI	0,57	0,58	0,30	0,28	0,29	0,25	0,38	0,15
média	0,57	0,58	0,29	0,29	0,30	0,26	0,38	0,15
DP	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	

Finalmente, as 30 previsões alternativas (combinação de 6 métodos * 5 GCMs) para o UMG e Holoceno médio foram combinadas usando o critério de consenso (Araújo & New 2007) e as incertezas preditivas foram analisadas conforme sugerido por Diniz-Filho *et al.* (2009, 2010). Os mapas de incerteza para cada componente de modelagem, bem como sua magnitude relativa, foram obtidos a partir da ANOVA hierárquica descrita acima, para a qual se utilizou os valores de adequabilidade climática como variável resposta e os componentes de modelagem (métodos e AOGCMs) como fatores aninhados no componente tempo. Os valores de adequabilidade ambiental foram padronizados para cada modelo (isto é, levados a uma mesma escala de variação), uma vez que os algoritmos

produzem índices de adequabilidade originalmente em diferentes escalas que não são comparáveis entre si. A magnitude das incertezas preditivas dos modelos também foi avaliada usando uma ANOVA fatorial bi-dimensional sem repetições (Zar 1999), em que a mudança de área (em número de parcelas de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$) foi utilizada como variável dependente e os métodos e AOGCMs como fatores.

Uma Questão Conceitual

Uma questão conceitual importante nesse momento é esclarecer por que o paleoclima é simulado apenas para períodos chave e como as previsões dos ENMs em um período podem ser extrapoladas para outros períodos. Isso faz sentido porque a megafauna sul-americana se extinguiu no final do Pleistoceno/início do Holoceno (~ 11.000 anos atrás) e aqui estão sendo utilizadas as simulações paleoclimáticas do Holoceno médio (~ 6.000 anos atrás) para descrever as condições climáticas na época das extinções.

Os ciclos glaciais ocorrem em função das mudanças cíclicas nos parâmetros orbitais terrestres (ciclos de Milankovitch) e apresentam duas fases características, uma de resfriamento global (chegando ao máximo glacial) e outra de aquecimento (interglacial). Como dito anteriormente, o UMG e o Holoceno médio representam essas duas fases relacionadas ao último ciclo glacial Würm/Wisconsin (Salgado-Labouriau 1994). É óbvio que a dinâmica do clima é mais complexa e variações climáticas ocorrem em cada uma dessas fases, mas são variações em pequena escala (Salgado-Labouriau 1997). As mudanças climáticas drásticas ou extremas atingindo grandes escalas espaciais e temporais ocorrem, de fato, entre as fases fria e quente (Fig. 4.1).

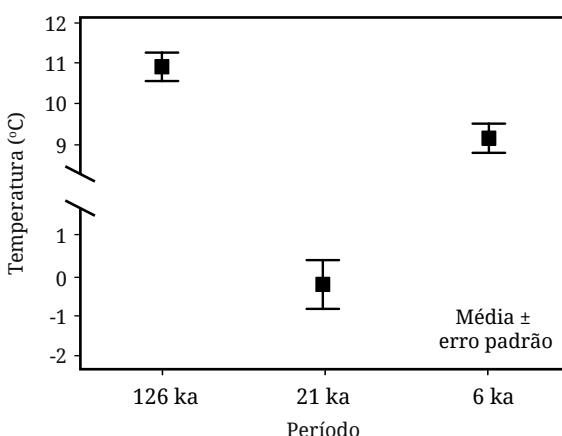


Figura 4.1. Diferença na temperatura anual média em toda a região neotropical entre os períodos interglaciais (último interglacial – 126 ka e Holoceno médio – 6ka) e o UMG (21 ka; $F_{2,12438} = 771$, $P < 0,001$). Os dados de temperatura anual média foram retirados do AOGCM CCM1.

Além disso, as simulações climáticas são obtidas a partir de modelos complexos baseados em parâmetros globais de circulação atmosférica e oceânica (AOGCMs), bem como na concentração de gases do efeito estufa (e.g., CO₂), na distribuição da vegetação e nos parâmetros orbitais da Terra (Randall *et al.* 2007). Dessa forma, a semelhança entre esses diversos parâmetros em cada um dos períodos glacial e interglacial, combinada à incerteza preditiva das simulações, se tornam uma séria limitação para que esses modelos simulem o paleoclima adequadamente. Ou seja, se os parâmetros são muito semelhantes entre determinados períodos, os GCMs não são capazes de simular paleoclimas que diferem de uma previsão ao acaso, ou seja, amostrando aleatoriamente qualquer conjunto de parâmetros entre períodos. Outra limitação nesse sentido é a determinação da extensão da cobertura de gelo em diferentes intervalos de tempo ao longo do último ciclo glacial, o que também interfere bastante no resultado dos modelos (Bonfils *et al.* 1998). Por essa razão, dentre outras, o paleoclima é simulado para períodos chave, como o UMG e Holocene médio, nos quais os parâmetros são os mais diferentes possíveis (ver detalhes em Taylor *et al.* 2012).

À primeira vista, essa característica dos AOGCMs parece limitar as possibilidades de se avaliar adequadamente os efeitos climáticos sobre as espécies da megafauna usando modelos de nicho. No continente americano, por exemplo, o pico de extinção da megafauna ocorreu no limite Pleistoceno/Holocene (entre 12.000 e 10.000 anos, aproximadamente), período para o qual normalmente não se tem simulações paleoclimáticas (mas veja texto abaixo). É preciso perceber, entretanto, que se o clima não mudou em grandes escalas dentro dos períodos glacial e/ou interglacial a ponto de limitar as simulações paleoclimáticas, pode-se esperar que a distribuição geográfica das espécies também não variou expressivamente durante o intervalo de cada período por influência dos efeitos climáticos. Ou ainda, pode-se esperar que os impactos climáticos sobre as espécies da megafauna seriam melhor detectados modelando suas distribuições entre períodos glaciais e interglaciais e não em intervalos dentro de cada um deles.

Para testar essa hipótese, modelou-se a distribuição potencial de *Eremotherium* usando ENMs e simulações paleoclimáticas para o UMG, transição Pleistoceno/Holocene e Holocene médio a partir do AOGCM CCM1 e comparou-se a mudança na relação entre temperatura e precipitação (espaço ambiental) entre os três períodos, bem como a área de distribuição geográfica predita para a espécie. CCM1 é uma versão antiga de AOGCMs (PMIP1, veja: <http://pmip.lsce.ipsl.fr/>) e o único disponível publicamente com simulações paleoclimáticas em melhor resolução temporal entre o UMG e Holocene médio (ver <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/gcmoutput/pmip/>). Embora haja variações, nota-se que o espaço ambiental é mais semelhante entre a transição Pleistoceno/Holocene e Holocene médio do que entre estes e o UMG (Fig. 4.2A). Da mesma forma, a diferença entre a área de distribuição potencial de *Eremotherium* durante o UMG e qualquer um dos outros dois períodos não muda significativamente (Fig. 4.2B).

O importante aqui é que se alguma estimativa da área de distribuição geográfica das espécies for usada para representar a magnitude dos efeitos climáticos sobre as espécies da megafauna (como será feito nos capítulos 5 e 6), o teste indica que as simulações paleoclimáticas para 11.000 e 6.000 anos estimam o mesmo efeito tendo o UMG como referência, ou seja, tanto faz usar um ou outro além da simulação para o UMG.

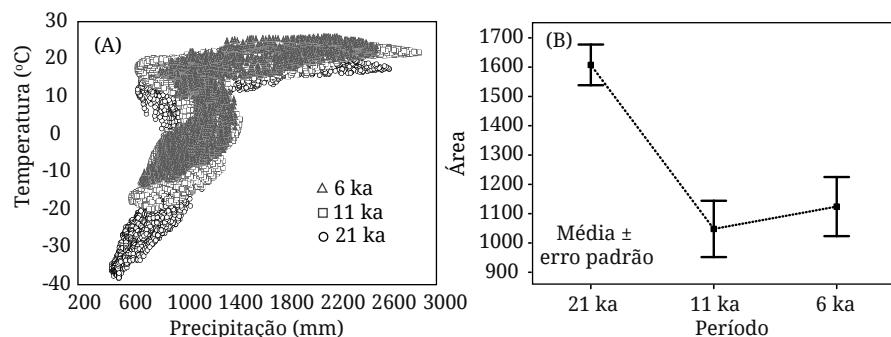


Figura 4.2. Relação entre temperatura média e precipitação anual (A) e tamanho da área de distribuição potencial de *Eremotherium* (B) predita em toda a região neotropical durante o último ciclo glacial a partir do AOGCM CCM1. Cada ponto em (A) indica uma célula de 0,5° de resolução no Neotrópico. Note que tanto a relação entre temperatura e precipitação quanto o tamanho da área de distribuição são mais semelhantes entre os períodos interglaciais (Holoceno médio - 6 ka, transição Pleistoceno/ Holoceno – 11 ka) do que destes com o UMG (21 ka).

Mas a lógica de se utilizar o paleoclima de um período para representar as condições climáticas de outro período só fazia sentido quando não existiam simulações para o período representado (nesse caso, a transição Pleistoceno/ Holoceno, quando houve o pico de extinção da megafauna). Em princípio, se existem simulações em intervalos temporais mais curtos como mostrado acima para CCM1, a lógica da hipótese se perderia. Entretanto, como visto no capítulo 2, os ENMs são carregados de incerteza, principalmente quando calibrados utilizando registro fóssil e simulações paleoclimáticas (estas também variam em função da incerteza nos seus próprios modelos), e uma das formas de lidar com isso é combinando várias previsões a partir de diferentes métodos e AOGCMs (*ensemble solution*, Araújo & New 2007). Nesse caso, como só existe uma simulação paleoclimática para a transição Pleistoceno/Holoceno (AOGCM CCM1), se torna impossível combinar previsões entre AOGCMs. Entretanto, como discutido acima, o Holoceno médio (também o UMG) é um dos períodos chave para o qual existem várias simulações paleoclimáticas, cada qual de diferentes AOGCMs (veja todos os modelos disponíveis em <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/>). É necessário e possível, portanto, usar as simulações do Holoceno médio para representar as condições climáticas da transição Pleistoceno/Holoceno no contexto dos ENMs e avaliar a magnitude dos efeitos climáticos sobre as espécies da megafauna considerando as incertezas preditivas a partir dos AOGCMs. Assim será feito neste livro.

Dinâmica da Distribuição Potencial de *Eremotherium* durante o Último Ciclo Glacial: o Efeito Climático

Os mapas de consenso da distribuição potencial de *Eremotherium* ao longo do último ciclo glacial, combinada entre os 30 modelos possíveis (6 ENMs * 5 AOGCMs; Fig. 4.3), mostram que as condições climáticas adequadas à sobrevivência da espécie mudaram, tanto em área quanto na sua localização geográfica, ao longo desse período. Durante o UMG, a maioria dos modelos (consenso > 0,5) indica que a espécie estava amplamente distribuída por toda a região norte da América do Sul, mas durante o Holoceno Médio ela esteve distribuída em uma área relativamente restrita ao longo do litoral brasileiro, onde hoje existe a Mata Atlântica, e ao longo da encosta leste dos Andes tropicais.

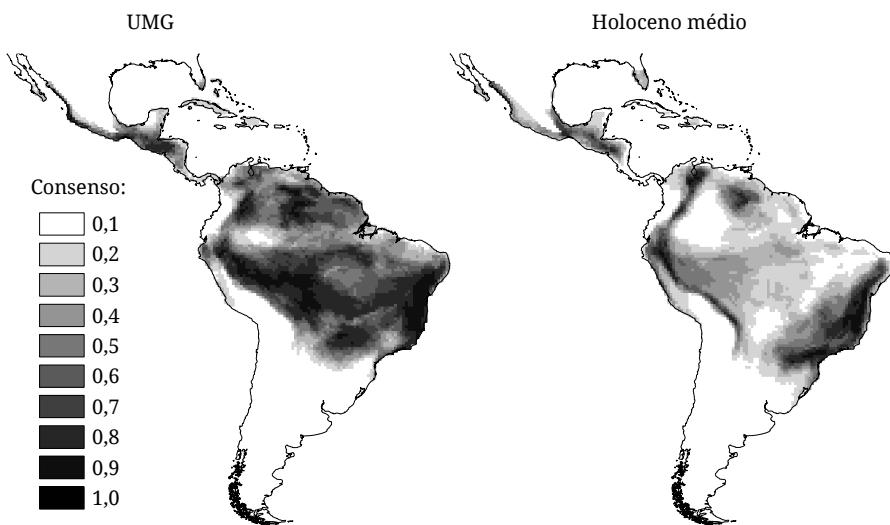


Figura 4.3. Mapas de consenso (*ensemble solution*) da distribuição potencial de *Eremotherium* ao longo do último ciclo glacial. Os mapas de consenso mostram a proporção de modelos que predizem cada local (parcela da grade) como adequado à presença da espécie. Note a redução e fragmentação da área de distribuição de *Eremotherium* durante o Holoceno médio.

Cerca de 65% da área climaticamente adequada para a sobrevivência da espécie desapareceu entre o UMG e o Holoceno médio e a adequabilidade climática média diminuiu 40% no mesmo período, sendo significativamente menor no Holoceno médio que no UMG (teste-t pareado: $t = -50,45$, GL = 6817, $P < 0,001$). De acordo com os princípios de modelagem do nicho ecológico discutidos no capítulo 2, a distribuição geográfica predita pelos ENMs durante o UMG e o Holoceno médio reflete diretamente a área cujas condições climáticas foram adequadas à sobrevivência da espécie em cada período. Sendo assim, uma maneira de estimar o efeito das mudanças climáticas sobre *Eremotherium* pode ser a partir da diferença dessas áreas entre o UMG e o Holoceno médio, chamada então de mudança de área. Considerando que é necessário escolher um limiar de decisão

para delimitar a área de distribuição de uma espécie a partir de um gradiente de adequabilidade climática e que esses limiares são escolhidos arbitrariamente na maioria das vezes (capítulo 2), uma redução na qualidade climática dos ambientes disponíveis para a espécie entre os dois períodos não necessariamente seria refletida na mudança de área previda pelos ENMs. Nesse caso, a mudança de área não indicaria o efeito climático adequadamente.

Outra possibilidade para avaliar o mesmo efeito sem estimar a área de distribuição é analisar diretamente os próprios valores de adequabilidade climática entre os períodos de interesse. A diferença na adequabilidade média entre os períodos (como feito acima) possibilita analisar o efeito do clima diretamente sobre as preferências da espécie e evita os problemas relacionados à área. Mesmo assim, é preciso lembrar que as próprias estimativas de adequabilidades são carregadas de incerteza e podem não indicar o efeito “real” (ou total) do clima sobre a dinâmica de extinção da espécie. Os resultados da ANOVA fatorial, por exemplo, mostram alta variância nas estimativas de mudança de área entre diferentes AOGCMs (Tab. 4.3). Da mesma forma, os resultados da ANOVA hierárquica mostram que as incertezas metodológicas são as maiores para os modelos de *Eremotherium* (Tab. 4.3). A partir desse delineamento hierárquico, a variância no componente “tempo” pode ser interpretada como o tamanho do efeito das mudanças climáticas sobre a espécie analisada (i.e., sobre sua adequabilidade climática previda para cada um dos períodos), enquanto a variância dos componentes “método” e “AOGCM” (e sua interação) indicam a incerteza metodológica nas previsões. Assim, embora os componentes metodológicos contribuam com a maior proporção mediana da soma de quadrados, o efeito do clima ao longo do tempo (mesmo que parcial; ver texto abaixo) foi perfeitamente capturado usando a ANOVA hierárquica.

Tabela 4.3. Contribuição relativa de cada componente de modelagem (tempo, métodos, AOGCMs e sua interação) para a variabilidade das previsões dos ENMs para *Eremotherium*. A coluna “adequabilidade” mostra a proporção mediana e a amplitude da soma de quadrados a partir da ANOVA hierárquica calculada para cada célula da grade cobrindo a região neotropical. A terceira coluna indica a incerteza (soma de quadrados a partir da ANOVA fatorial) sobre as estimativas de mudança de área (diferença entre as áreas de distribuição potenciais previdas para o UMG e Holoceno médio). *Os resíduos indicam justamente a interação entre os fatores “método*AOGCM”.

Componente	Adequabilidade		Mudança de área
	mediana	mín.-máx	
TEMPO	0,05	0-0,78	-
MÉTODO	0,79	0,05-0,99	21,7
AOGCM	0,05	0-0,53	66,6
Resíduos*	0,06	0,002-0,68	11,7

Além dos componentes de modelagem apresentarem diferentes contribuições à magnitude relativa das variâncias em torno das previsões dos 30 modelos (6 métodos * 5 AOGCMs), o padrão espacial de suas incertezas também varia (Fig. 4.4). Apesar dos métodos contribuírem com a maior proporção mediana

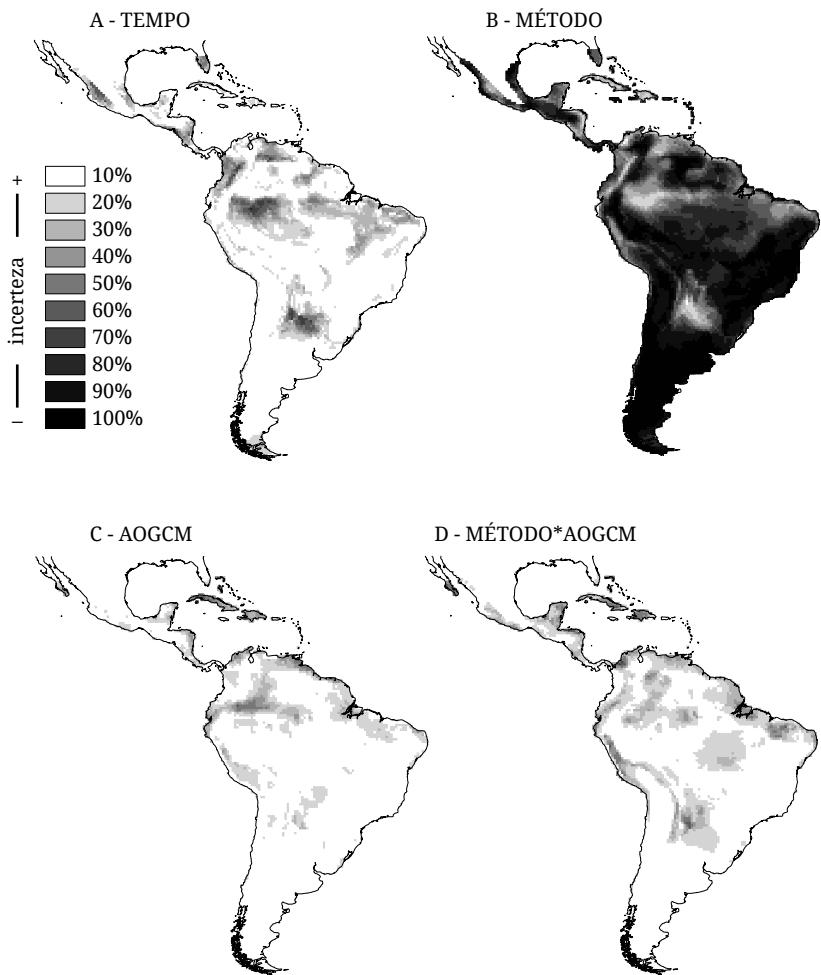


Figura 4.4. Mapas de incerteza para cada componente de modelagem (tempo, métodos, AOGCMs e a interação método*AOGCM) usado na solução de consenso. A barra de escala mostra a proporção da soma de quadrados obtida pela ANOVA hierárquica calculada para cada célula da grade cobrindo a região neotropical.

da soma de quadrados, sua incerteza se concentra na porção sul do continente sul americano, região nunca ocupada por *Eremotherium* durante o último ciclo glacial (Fig. 4.4B). Isso indica conflito entre os diferentes métodos utilizados aqui e, possivelmente, deve-se à capacidade de cada um para extrapolar as previsões além das preferências da espécie indicadas nos pontos de ocorrência (ver detalhes em Elith & Graham 2009). Ao contrário, as maiores variâncias relacionadas ao componente “tempo” ocorrem na região amazônica (Fig. 4.4A), indicando que, embora com pequena proporção mediana, o efeito do clima foi predito para ocorrer justamente na região ocupada pela espécie. Esses resultados indicam que é preciso analisar o padrão espacial das incertezas além de sua magnitude relativa e que, embora importante, os componentes metodológicos não contribuem com toda a incerteza preditiva como indicada pela proporção mediana da soma

de quadrados mostrada na tabela 4.3. As incertezas metodológicas e o tamanho do efeito climático não são adequadamente acessados somente pelas suas magnitudes relativas em toda a área de estudo. Conclui-se, entretanto, que o efeito climático potencial ou pelo menos uma estimativa parcial dele foi adequadamente acessada utilizando essas duas abordagens. Além disso, os resultados mostram a necessidade de combinar as previsões (i.e., *ensemble solution*) usando diferentes métodos e AOGCMs, como discutido acima.

Avaliando o Efeito do Clima e o Risco de Extinção de *Eremotherium*

A redução e fragmentação das áreas climaticamente favoráveis à sobrevivência de *Eremotherium*, por si só, mostram claros efeitos das mudanças climáticas sobre sua dinâmica de distribuição potencial ao longo do tempo e, sem dúvida nenhuma, deve ser considerada um importante fator estressante levando a espécie à extinção no final do Pleistoceno/início do Holoceno. Da mesma forma, as áreas de refúgio (áreas climaticamente estáveis ao longo do tempo e adequadas à espécie) são bastante reduzidas, disjuntas e representam apenas 12% da distribuição da espécie durante o UMG (Fig. 4.5). Seguindo a regra de equivalência energética (ver Damuth 1981), as espécies de animais de grande porte, como *Eremotherium*, devem ocupar áreas mais extensas do que as espécies de pequeno/médio porte para conseguir os recursos suficientes para sua sobrevivência (Kelt & Van Vuren 2001). Como consequência, o risco de extinção se eleva abruptamente quando espécies de grande porte ficam restritas em pequenas áreas (Purvis *et al.* 2000, Payne & Finnegan 2007, Davies *et al.* 2009). O risco de extinção é ainda maior quando essas espécies têm capacidade de dispersão reduzida e baixas taxas de crescimento populacional (Isaac 2009), elevada idade reprodutiva e amplo período gestacional (Cardillo *et al.* 2005), como é o caso da megafauna em geral (Johnson 2002), e principalmente se suas áreas de distribuição geográfica estão fragmentadas e restritas a pequenos refúgios (Reed 2004), como mostrado neste capítulo.

Na realidade, sob o modelo conceitual de restrição de habitat, o risco de extinção se eleva rapidamente quando a área de distribuição geográfica de uma espécie declina por um substancial período em resposta às mudanças climáticas (Foote *et al.* 2007) porque suas populações podem atingir um tamanho menor que o mínimo viável (Brown & Maurer 1987, Brown 1995). No caso de um animal de grande porte, como *Eremotherium*, que deveria ocorrer localmente em baixas densidades populacionais devido ao elevado requerimento energético (regra de equivalência energética; veja Damuth 1981), pode-se predizer que mesmo uma redução relativamente pequena da distribuição potencial (e realizada) poderia causar uma redução suficiente da abundância a ponto de um processo populacional estocástico ter aumentado consideravelmente seu risco de extinção (Blois *et al.* 2010). É importante lembrar sempre que os ENMs geram uma



Figura 4.5. Áreas de refúgio para *Eremotherium* ao longo do último ciclo glacial.

distribuição potencial (sobretudo aqueles baseados apenas em presenças como os utilizados aqui) e que a distribuição realizada pode ser consideravelmente menor, por efeitos de dispersão e interações bióticas (ver diagrama BAM no capítulo 2), tornando ainda mais plausíveis esses efeitos estocásticos relacionados a pequenas populações. Além disso, de acordo com os critérios da IUCN para classificação do risco de extinção das espécies, a situação de *Eremotherium* no final do Pleistoceno/início do Holoceno deveria ser classificada na categoria “ameaçada”, ao menos em sua subcategoria de menor risco chamada de “Vulnerável” (i.e., considerando uma redução estimada no tamanho populacional maior que 50% – A1 – e um declínio contínuo e flutuações extremas na área de distribuição geográfica, bem como áreas severamente fragmentadas – B1).

Assim, as análises usando ENMs mostram claramente que os efeitos climáticos ao longo do último ciclo glacial devem ter sido um importante fator elevando o risco de extinção de *Eremotherium* no final do Pleistoceno/início do Holoceno na América do Sul. No entanto, paradoxalmente, é importante notar que as análises mostram que ainda existiam ambientes climaticamente favoráveis à sua sobrevivência durante o Holoceno médio (Fig. 4.3), pelo menos como predito pela maioria dos modelos (consenso > 0.5). Isso sugere que outros fatores além das mudanças climáticas relacionadas à última glaciação devem ter contribuído para sua extinção. Além disso, a própria subcategoria “Vulnerável” da IUCN significa que, nesse caso do *Eremotherium*, as mudanças climáticas elevaram o risco de extinção da espécie entre o UMG e o Holoceno médio, mas apenas seus efeitos não

seriam suficientes para extinguí-la por completo. Embora reduzidas, as áreas de refúgio (Fig. 4.5), por exemplo, seriam áreas fonte (i.e., com alta adequabilidade climática) contendo populações refugiadas viáveis e que poderiam se expandir quando as condições climáticas ótimas voltassem a existir em grandes escala. Esse comportamento de retração/expansão é observado para várias espécies durante os ciclos glaciais do Quaternário (O'Regan *et al.* 2002, Peterson & Nyári 2007, Waltari *et al.* 2007, Carnaval *et al.* 2009, Collevatti *et al.* 2012b) e seria esperado para ocorrer também com a megafauna (Nogués-Bravo *et al.* 2008) entre o UMG e o Holoceno médio por efeito simplesmente do clima.

Como as populações refugiadas de *Eremotherium* não se expandiram durante o Holoceno, justamente após os humanos colonizarem a América do Sul, é provável (ou pelo menos plausível) que os impactos antrópicos tenham potencializado os efeitos climáticos e conduziram suas populações à extinção definitiva. Além disso, existem evidências empíricas de marcas de corte em ossos de *Eremotherium* e associações destes com ferramentas arqueológicas na América do Sul, indicando que os humanos realmente exploraram essa espécie antes de sua extinção (Politis & Messineo 2008, Dantas *et al.* 2012; mas veja uma interpretação diferente em Borrero 2009).

Atualmente, a ação sinérgica entre múltiplos fatores estressantes (como clima e Homem) tem sido considerada a principal hipótese da extinção da megafauna no final do Pleistoceno ao invés de causas únicas (Cione *et al.* 2003, Koch & Barnosky 2006, Grayson 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Cione *et al.* 2009, Varela *et al.* 2010, Lorenzen *et al.* 2011, Prescott *et al.* 2012). De acordo com Brook *et al.* (2008), a sinergia entre múltiplos agentes potencializa o processo de extinção a partir da contribuição individual de cada um e normalmente empurram as populações abaixo do tamanho mínimo viável de modo que o risco de extinção da espécie se eleva abruptamente.

No caso da megafauna pleistocênica, a complexidade dos eventos de extinção se deve provavelmente à ação de múltiplos fatores que tiveram diferentes efeitos sobre diferentes espécies em diferentes períodos e continentes (Koch & Barnosky 2006, Grayson 2007, Lorenzen *et al.* 2011). Como predito por ENMs, as mudanças climáticas afetaram muitas espécies, mas, na maioria das vezes, elas não foram o fator decisivo da extinção (Lima-Ribeiro *et al.* *em revisão(b)*, Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Varela *et al.* 2010, Lorenzen *et al.* 2011). No caso de *Eremotherium*, as previsões a partir dos ENMs sugerem que as mudanças climáticas aumentaram seu risco de extinção por reduzir e fragmentar as áreas climaticamente adequadas à sua sobrevivência. Nesse cenário, os impactos antrópicos provavelmente desempenharam um papel definitivo, diminuindo as chances das populações refugiadas se recuperarem da crise climática. Portanto, a dinâmica de extinção de *Eremotherium* ao longo do último ciclo glacial pode ilustrar adequadamente que o efeito aditivo entre múltiplas causas é potencialmente mais ameaçador à sobrevivência das espécies que o efeito isolado de causas únicas. Esse efeito aditivo entre clima e Homem, bem como a magnitude dos efeitos de cada um deles será analisada nos capítulos 5 e 6, respectivamente.

Síntese

- As mudanças climáticas no passado, conhecidas desde o século XIX, afetam as espécies reduzindo a disponibilidade de condições climáticas adequadas à sua sobrevivência, modelo conhecido conceitualmente como “redução de habitat”. A redução de habitat aumenta o risco de extinção das espécies em geral, mas aquelas de grande porte são as mais afetadas;
- Este capítulo ilustra, com um exemplo aplicado à *Eremotherium*, o potencial de se integrar ENMs, registro fóssil e simulações paleoclimáticas para analisar o efeito climático sobre a extinção da megafauna, estimando a mudança da área de distribuição potencial da espécie ao longo do último ciclo glacial;
- Normalmente, o paleoclima é simulado apenas para períodos cujas características climáticas são bastante distintas entre si, como as fases frias (e.g., UMG) e quentes (e.g., Holocene médio) do último ciclo glacial, o que impediria o uso de ENMs para avaliar os efeitos climáticos sobre a megafauna extinta na América do Sul (já que estas ocorreram há cerca de 11.000 anos atrás e não durante o Holocene médio). Entretanto, esse período de extinção marca o início da fase de aquecimento global, de modo que simulações paleoclimáticas para o Holocene médio podem perfeitamente representar as condições climáticas na época das extinções, permitindo o uso dos ENMs para estimar o efeito climático sobre as extinções;
- As previsões a partir dos ENMs sugerem que as mudanças climáticas aumentaram o risco de extinção de *Eremotherium* pela redução e fragmentação de sua área de distribuição potencial entre o UMG e o Holocene médio. Entretanto, as áreas climaticamente adequadas à sobrevivência da espécie não desapareceram por completo durante o último ciclo glacial, sugerindo que outros processos provavelmente desempenharam um papel importante na extinção da espécie.

Sugestões de Leitura

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

Nogués-Bravo D et al., 2008. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth. *PLoS Biology*, 6: 685-692.

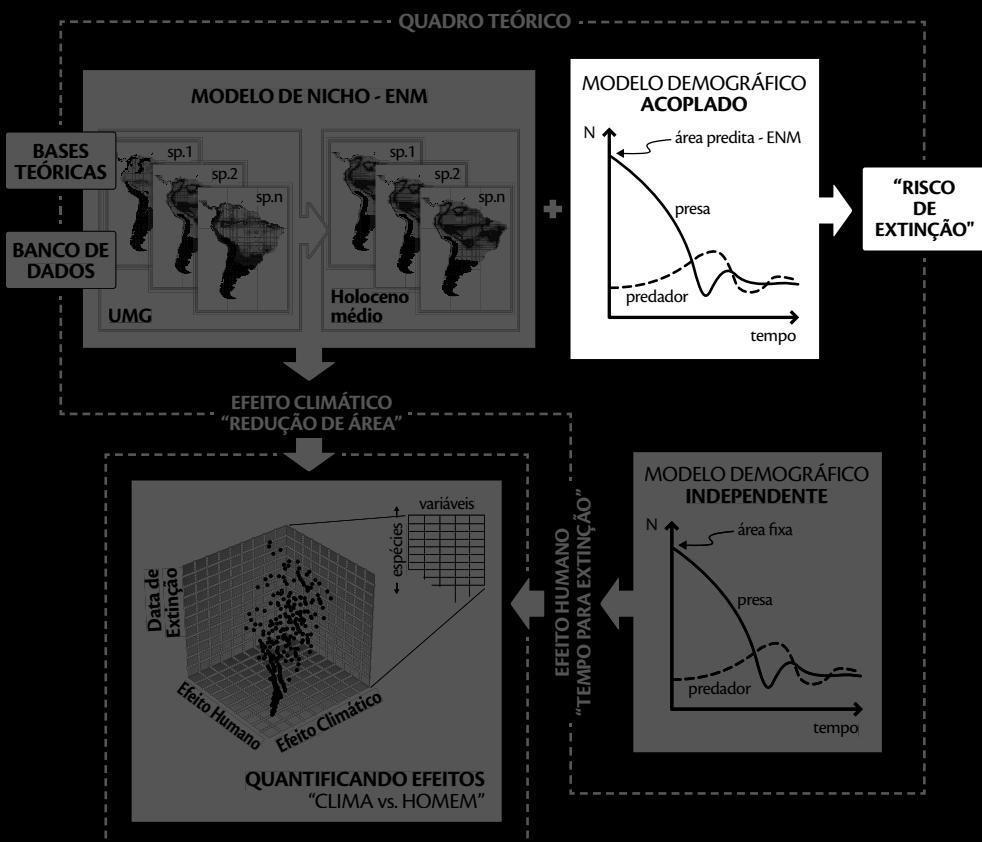
Nogués-Bravo D, 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 521-531.

Purvis A et al., 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 1947-1952.

Varela S et al., 2010. Were the Late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Science Reviews*, 29: 2027-2035.

CAPÍTULO 5

Colonização Humana, Sobrematança e as Extinções da Megafauna: Um Modelo Demográfico Simples de Interação Predador-Presa



"The discovery of prehistoric overkill has triggered a major breakthrough in natural and cultural history. In the last 40,000 years our species, Homo sapiens spread out of our Afro-Asian homeland into other parts of the globe. In the process desirable and vulnerable prey declined or vanished."

- Paul Martin -

No capítulo anterior mostrou-se como modelos de nicho ecológico podem ser úteis para auxiliar a compreensão do modo pelo qual mudanças climáticas no passado recente podem ter levado espécies à extinção pela redução de sua área de distribuição geográfica ou da redução de ambientes climaticamente adequados à sua sobrevivência. É importante notar que a redução de área é uma medida direta da magnitude do efeito climático sobre as espécies em si (e não da magnitude das mudanças climáticas por si só). É preciso, entretanto, pensar em estratégias de análise para avaliar, também de forma direta e quantitativa, a hipótese do efeito da chegada do Homem. A partir dessa necessidade, nesse capítulo será explorado um modelo demográfico simples, baseado em padrões macroecológicos gerais, para avaliar o impacto da colonização humana, por efeito de caça, sobre as espécies extintas da megafauna sul-americana.

Os Impactos da Colonização Humana

A hipótese de que a extinção da megafauna está associada à chegada de *H. sapiens* foi proposta ainda no século XIX, mas ganhou força a partir dos trabalhos desenvolvidos por Paul Martin no final da década de 1960, principalmente a partir de evidências da América do Norte (Martin 1967, 1973). Paul Martin desenvolveu a hipótese de “sobrematança” por um modelo conhecido como *Blitzkrieg* (“guerra-relâmpago”), no qual uma frente de expansão de caçadores humanos com densidade de aproximadamente 40 hab/km², com tecnologia de caça altamente eficiente, avançou em direção ao sul, proveniente da região da Beringia, eliminando no caminho a megafauna e deixando atrás de si populações menos densas, na ordem de 4 hab/km² (ver Hamilton & Buchanan 2007 para uma análise recente apoiando esse modelo de ocupação humana no continente). Essa hipótese de sobrematança foi generalizada posteriormente para outras regiões do mundo (Martin 1984) e está baseada em diversas evidências e pressupostos (Surovell et al. 2005, Haynes 2007, 2009b). Em primeiro lugar, como já discutido, haveria uma coincidência entre as datas de chegada do *H. sapiens* nessas regiões e a extinção da megafauna. Porém, ao

contrário do que ocorreu nos outros eventos de extinção em massa, não há, de fato, simultaneidade entre os eventos de extinção da megafauna, nem correspondência taxonômica (mesmo em termos de proporção de espécies extintas) nos diferentes continentes (apesar da aparente sincronia das mudanças climáticas; mas veja evidências contrárias em Faith & Surovell 2009). Além disso, a extinção do final do Pleistoceno está muito concentrada em animais de grande porte (usualmente mamíferos, mas também répteis e aves, principalmente na Austrália e Nova Zelândia; ver exemplo em Rawlence *et al.* 2012) que, embora possuam maior sensibilidade ao clima, seriam alvo de caça (Haynes 2002).

De fato, como está claramente demonstrado pelos efeitos antrópicos recentes sobre a biodiversidade atual, a chegada do Homem afeta as comunidades e os ecossistemas de diferentes formas (Brook *et al.* 2008). Nesse contexto, Marshall (1988) classificou os modelos de sobrematança em três tipos básicos: 1. *Frente de caça (Blitzkrieg)*, que é o modelo original de Paul Martin, no qual uma frente de expansão de caçadores elimina a megafauna por caça direta; 2. *Sobrematança inovativa (Innovated overkill)*, no qual o Homem, previamente estabelecido em uma região, ao desenvolver cada vez mais sua tecnologia de caça, eliminou a megafauna que já se encontrava em declínio pelo efeito de mudanças climáticas (Schuster & Schulte 2000, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Haynes 2010, Lorenzen *et al.* 2011), e; 3. *Sobrematança por competição (Attrition overkill)*, no qual o Homem modifica os habitats e perturba o funcionamento dos ecossistemas, pela introdução de novas espécies e intensificação de práticas agrícolas (além da própria caça), causando assim a extinção da megafauna (Barnosky 2008).

No caso das Américas, há atualmente evidências de ocupação humana bem anterior ao povo Clóvis (~15-14.000 anos atrás, ver Gilbert *et al.* 2008, Goebel *et al.* 2008, Dillehay *et al.* 2008, Rothhammer & Dillehay 2009, Waters *et al.* 2011a, 2011b, Reich *et al.* 2012), de modo que a sincronia entre extinção e sobrematança seria questionável (Grayson & Meltzer 2002, 2003, 2004). Mas pode-se argumentar que essa presença humana anterior não deve ter tido grandes impactos na megafauna, ou porque essas populações iniciais ocorriam em densidades muito baixas (deixando inclusive poucas evidências de sua presença) ou porque elas não possuiriam tecnologia de caça eficiente contra grandes animais (Frissen 1998). De qualquer modo, considerando os modelos mais indiretos de sobrematança (modelos 2 e 3 acima), a ocupação humana mais antiga torna o cenário de sobrematança ainda mais plausível, uma vez que haveria um tempo ainda maior para que as reduções das populações da megafauna ocorressem, desencadeando extinções mesmo com pressões de caça menores (Haynes 2002, Haynes 2010).

Além desse problema de ocupação humana anterior há 11.000-12.000 anos atrás (início da cultura Clóvis), há a questão da pouca associação inequívoca no registro arqueológico da caça multi-específica (Borrero 2009), estando essas evidências limitadas a poucas espécies e sítios arqueológicos (principalmente proboscídeos – mamutes e mastodontes), pelo menos na América do Norte (Grayson 2001, Grayson & Meltzer 2002, 2003, 2004, Cannon & Meltzer 2004, mas ver Surovell *et al.* 2005, Surovell & Waguespack 2008, Haynes 2009a para diferentes interpretações das mesmas evidências). Entretanto, a correspondência

cronológica entre colonização e dispersão humana e os eventos de extinção ao longo dos continentes, bem como a dinâmica de extinção em várias ilhas (e.g., Caribe, Madagascar), que é assíncrona em relação aos continentes adjacentes, mas simultânea à colonização humana, tem dado fortes evidências a favor da sobrematança (Haynes 2009a, mas veja uma interpretação contrária em Grayson & Meltzer 2003). Além disso, começam a surgir evidências de caça multi-específica anteriores aos povos Clóvis e Folson, que possuiriam tecnologia de caça mais avançada e datadas de forma robusta (Gilbert *et al.* 2008, Bement & Carter 2010, Waters *et al.* 2011a, 2011b, Redmond *et al.* 2012). Por outro lado, também têm aparecido evidências de que, mesmo para os proboscídeos, o efeito de caça, além de pequeno, não coincidiria com períodos de declínio populacional (Ugan & Byers 2007, 2008). Para aumentar a contradição, também começam a surgir evidências confiáveis (até então unilaterais) de que a extinção da megafauna não foi dependente, nem simultânea, à colonização humana em todas as ilhas (ver exemplo dos marsupiais na Tasmânia, Cosgrove *et al.* 2010, mas veja uma interpretação diferente em Gillespie *et al.* 2012). Na verdade, todas essas contradições de ideias e evidências mostram que as extinções Pleistocênicas foram bem mais complexas do que se imaginava inicialmente (Lima-Ribeiro *et al.* *em revisão(a)*).

Em relação à seletividade sobre o tamanho do corpo, embora o argumento inicial de Paul Martin seja válido (que os primeiros caçadores eram especializados em grandes animais), está claro que o mesmo efeito de seletividade ocorreu em outros grandes eventos de extinção (inclusive a extinção no limite K/T; ver Jablonski 2004). Em princípio, a extinção restrita a grandes animais pode ser atribuída não só à caça seletiva, mas também às próprias características demográficas dessas espécies. Os modelos ecológicos mostram que populações de organismos de pequeno porte, cujas taxas de crescimento demográfico são mais elevadas, mas muito variáveis, estão muito sujeitas a eventos locais de extinção. Entretanto, a extinção total desses organismos é difícil em função dos eventos constantes de re-colonização (Brown & Maurer 1987, 1989, Brown 1995). Ao contrário, organismos de grande porte, com taxas de crescimento mais baixas, mas estáveis, tendem a ser, em princípio, mais resistentes a flutuações aleatórias causando extinções locais. Ao mesmo tempo, entretanto, são rapidamente eliminados em escalas regionais e/ou continentais em função de eventos catastróficos ocorrendo nessas escalas (mudanças climáticas ou invasão rápida por uma espécie predadora eficiente; Raup 1991, Beissinger 2000, Dayton 2001).

Uma questão sempre associada à discussão da hipótese de sobrematança é se as populações de *H. sapiens*, mais especificamente o povo Clóvis (Frissen 1998), chegando à América em baixas densidades após um grande deslocamento pelo Estreito de Bering e ao longo das grandes geleiras, teria eficiência tecnológica para eliminar tantas espécies da megafauna previamente estabelecidas nas Américas, principalmente em um período relativamente curto (em torno de 500-1000 anos; Grayson & Meltzer 2002, 2003, 2004). Para avaliar essa questão, modelos ecológicos/demográficos simples têm sido aplicados desde o início dos anos 80, com resultados ambíguos que dependem bastante dos pressupostos e parâmetros

adotados em cada modelo (Budyko 1967, Mosimann & Martin 1975, Alroy 2001, Brook & Bowman 2004, Yule *et al.* 2009; mas veja uma análise detalhada em Koch and Barnosky 2006).

Alroy (2001) construiu um modelo complexo e espacialmente explícito sobre a chegada do *H. sapiens* e sua consequente interação com a megafauna. Esse modelo está baseado no conhecimento detalhado da estrutura populacional dos caçadores-coletores que chegaram na América do Norte, em termos do modo de utilização de recursos, eficiência de caça, demografia e velocidade de expansão geográfica, bem como da distribuição geográfica, abundância relativa e interações competitivas das 41 presas potenciais dos caçadores, obtidas a partir do registro arqueológico. Como no modelo de *blitzkrieg* original de Paul Martin, a simulação de Alroy (2001) parte de uma pequena população de *H. sapiens*, com 100 indivíduos, crescendo a princípio com uma taxa de 1-2% ao ano, avançando em direção ao sul do continente e caçando, com diferentes eficiências, as diferentes presas ali presentes. A partir dos diferentes resultados do modelo, conclui-se que, mesmo sob diferentes cenários mais “liverais”, o *H. sapiens* teria claramente o potencial de eliminar a maior parte da megafauna dentro de um período de 1500-2000 anos após sua chegada, o que corresponde aproximadamente ao tempo real estimado para tal. Além disso, o modelo prevê corretamente a extinção e/ou sobrevivência de 33 das 41 espécies de presas (ver Yule *et al.* 2009 para uma crítica mais recente).

Ao contrário do modelo complexo de Alroy (2001), apresenta-se a seguir um modelo macroecológico simples, proposto inicialmente por Diniz-Filho (2002, 2004), a fim de avaliar a plausibilidade do efeito da colonização humana (em termos de exploração das espécies) sobre os padrões de extinção da megafauna no final do Pleistoceno. O modelo apresentado a seguir incorpora pelo menos dois avanços importantes em relação à proposição original de Diniz-Filho (2002, 2004), além de uma parametrização mais realista considerando a incerteza a partir da literatura (principalmente no consumo da presa, inclusive em relação à Alroy 2001). Em primeiro lugar, a extensão da distribuição geográfica da presa (uma espécie da megafauna) e sua abundância na época da chegada dos caçadores (transição Pleistoceno/Holoceno) são preditas de forma clara e objetiva pelos modelos de nicho definidos no capítulo anterior e não assumindo subjetivamente ampla distribuição geográfica nas grandes planícies. Em segundo lugar, apresenta-se aqui uma estratégia computacionalmente intensiva para avaliar a incerteza nos tempos de extinção a partir da incerteza nos parâmetros, buscando várias de suas combinações possíveis. Esses dois avanços são importantes para permitir entender melhor a plausibilidade dos diferentes cenários demográficos gerados pelo modelo em causar extinções.

A Coexistência entre o Homem e a Megafauna

Como apresentado acima, o principal pressuposto de qualquer modelo de sobrematança é a coexistência temporal e espacial entre o Homem e a megafauna. Embora esse aspecto possa parecer simples e óbvio, a deficiência de

dados é maior do que o que se pode suspeitar (mas ver Borrero 2008 para uma diferente interpretação) e as evidências de caça direta, por exemplo, não são tão abundantes (Meltzer 1986, Grayson & Meltzer 2002, Borrero 2009, mas ver Surovell & Waguespack 2008, Haynes 2009a para diferentes interpretações). No caso das Américas, soma-se à controvérsia da sobrematança a controvérsia sobre a chegada do Homem (Waters & Stafford Jr. 2007, Goebel *et al.* 2008, Gilbert *et al.* 2008, Dillehay *et al.* 2008, Rothhammer & Dillehay 2009, Waters *et al.* 2011a, 2011b). Além disso, a questão não é mais complexa do que a simples chegada do Homem, mas também há dúvidas sobre quando essa população inicial (que deveria ser bastante pequena) passaria a ser suficientemente grande para desencadear impactos ecológicos relevantes (Barnosky 2008), ou mesmo se em algum momento ela seria suficientemente especializada em caça de grande porte (Cannon & Meltzer 2004, Surovell & Waguespack 2009). Isso é particularmente importante para a discussão dos processos de extinção da megafauna na América do Sul, considerando a maior abundância de outros recursos consumidos pelos humanos, tanto de origem vegetal quanto de caça de menor porte (Gnecco 2003).

Para exemplificar o modo mais adequado de testar essa questão, é preciso levantar na literatura o maior número possível de registros arqueológicos e considerar a incerteza em suas datas, que é grande e, além disso, geograficamente variável (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013). É preciso fazer esse levantamento tanto para *H. sapiens* quanto para as espécies da megafauna (ou para uma espécie/gênero, no caso o *Eremotherium* do exemplo do capítulo anterior). Outro aspecto mais sério é que seria preciso considerar as datas disponíveis mais antigas e confiáveis para indicar o tempo de chegada do Homem moderno em cada sítio arqueológico e mais recentes possíveis para indicar o tempo de extinção da megafauna (ver Steadman *et al.* 2005, Barnosky & Lindsey 2010).

A partir desse contexto, entretanto, surge outro problema que pode ser resolvido conceitualmente. Por um lado, devido a questões de amostragem, quanto menos registros forem datados para um mesmo sítio arqueológico, maior é o viés sobre as datas de chegada do homem e de extinção da megafauna estimadas pelo registro fóssil. Dessa forma, essas datas estimariam o tempo que uma espécie foi abundante em um determinado sítio ou região, ao invés do tempo “real” de sua extinção propriamente dita (Barnosky & Lindsey 2010). Por outro lado, como o registro fóssil se torna escasso (ou a probabilidade de fossilização se torna menor) à medida que a população declina, podemos assumir que as datas mais recentes para a megafauna indicam, na verdade, o tempo que a espécie teve abundância suficiente para desempenhar algum papel ecológico no ecossistema (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013). O raciocínio se mantém, embora invertido, em relação aos registros de humanos. Ou seja, a data mais antiga indicaria o tempo que a população humana se tornou suficientemente abundante a ponto de gerar algum impacto na megafauna, ao invés do tempo exato de colonização daquele sítio.

Embora essa questão conceitual possa ser delineada de forma estatística sem muitos problemas, há ainda uma séria dificuldade de estabelecer as mais antigas

datas de chegada do Homem na América do Sul, principalmente pela escassez de dados (e em particular na porção norte e leste do continente e no Brasil Central, ver Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013). Os registros arqueológicos com datas confiáveis (tanto humanos quanto da megafauna) estão concentrados na região dos pampas argentinos e na Patagônia (Borrero 2009), regiões tradicionalmente melhor estudadas por paleontólogos e arqueólogos (ver Fig. 3.2). Contudo, apesar desses problemas, Lima-Ribeiro & Diniz-Filho (2013) meta-analisaram todo o conjunto de registros fósseis disponíveis para a América do Sul e mostraram que, sob um cenário mais liberal, porém considerando os vieses de datação discutidos acima, as preguiças gigantes (como o *Eremotherium*, que será usado como exemplo a seguir) coexistiram com os primeiros humanos em todo o continente sul-americano antes de se extinguirem. No caso do *Eremotherium*, existem vários registros para o Holoceno (i.e., mais recentes que a chegada do Homem na América do Sul), além de evidências de que o Homem caçou e explorou esses animais de fato (e.g., Dantas *et al.* 2012).

Um Modelo Demográfico Básico

Uma vez que a coexistência entre a ocupação humana inicial e um dado componente da megafauna (*Eremotherium*) está estabelecida, faz sentido discutir a questão da plausibilidade dos cenários de sobrematança. Em outras palavras, seria uma pequena população humana chegando ao continente no final do Pleistoceno e se expandindo ao longo do tempo, suficiente para eliminar, por efeito de caça, uma dada presa de grande porte? Nesse caso, pode-se desenvolver um modelo demográfico simples para as populações de presa e de caçadores, baseado em um contexto de predação, a fim de investigar a plausibilidade de diferentes cenários.

Os modelos ecológicos têm sido frequentemente utilizados para auxiliar os pesquisadores a ordenar a grande complexidade dos sistemas ecológicos e sua dinâmica, tanto no tempo quanto no espaço. Esses modelos são sempre simplificações dessa realidade complexa e construídos a partir de diferentes estratégias. Um ponto central é a necessidade de estabelecer modelos parcimoniosos, ou seja, é preciso construir modelos que sejam capazes de auxiliar na compreensão de um dado fenômeno natural, mas, ao mesmo tempo, que sejam suficientemente simples para que possam ser compreendidos e testados (Levins 1966, Hilborn & Mangel 1997).

Apresenta-se, a seguir, um modelo (macro)ecológico relativamente simples para a relação entre uma população de presas e uma população de caçadores humanos (ver Quadro 5.1). Esse modelo é construído com o principal objetivo de demonstrar como sistemas dinâmicos simples (ver Gotelli 2008) e baseados em padrões macroecológicos gerais (ver Brown 1995) podem ajudar a responder algumas questões básicas sobre a extinção da megafauna associada à sobrematança por parte dos grupos de caçadores do final do Pleistoceno, seguindo o raciocínio de Alroy (2001). “Scripts” em linguagem R para realizar

Quadro 5.1. Definição dos parâmetros e síntese das equações do modelo.

Parâmetros:

CI – consumo individual de carne (em gramas)	K_p – capacidade de suporte para a presa
M – massa corporal da presa (kg)	K_h – capacidade de suporte para a população humana
A – aproveitamento/proporção da biomassa da presa usada para alimentação	r_p – taxa de crescimento intrínseco da população da presa
N – tamanho da população da presa	r_h – taxa de crescimento intrínseco da população humana
H – tamanho da população humana	mo – taxa de mortalidade da população humana pela falta de alimento em decorrência da escassez da presa

Equações:

eq. 1	$C = CI * H * 365$	Quantidade de carne consumida por uma população humana H em um ano (g)
eq. 2	$NR = (C / M) / A$	Número de presas retirado da população por efeito da caça por ano
eq. 3	$N_{(t+1)} = N_{(t)} + r_p N_{(t)} (1 - N_{(t)} / K_p)$	Equação logística para o crescimento populacional da presa em tempo discreto (mas veja eq. 5)
eq. 4	$r = EXP (1.4967 - 0.37 * \ln(M))$	Relação macroecológica entre tamanho corporal (M) e a taxa de crescimento populacional (r)
eq. 5	$N_{(t+1)} = (N_{(t)} + r_p N_{(t)} (1 - N_{(t)} / K_p)) - (NR * (N_{(t)} / K_p))$	Equação logística para o crescimento populacional da presa, em tempo discreto, considerando o efeito da raridade da presa (como consequência da caça) sobre o número de presas removidas da população
eq. 6	$\log_{10}(DN) = 1.33 + (-0.71 * \log_{10}(M)) + (0.05 * (\log_{10}(M)^2))$	Relação macroecológica entre tamanho corporal (M) e densidade de herbívoros (DN)
eq. 7	$H_{(t+1)} = H_{(t)} + r_h H_{(t)} (1 - H_{(t)} / K_h)$	Equação logística para o crescimento populacional humano em tempo discreto (mas veja eq. 10)
eq. 8	$DF = (NR - NR(N_{(t)} / K_p)) * M * A$	Déficit no número de presas, em quilos de carne por ano
eq. 9	$HR = mo * (DF / CI)$	Número de indivíduos retirados da população humana como consequência da mortalidade pelo déficit nutricional (raridade da presa)
eq. 10	$H_{(t+1)} = (H_{(t)} + HR (1 - H_{(t)} / K_h)) - HR$	Equação logística para o crescimento populacional humano, em tempo discreto, considerando o efeito da mortalidade pelo déficit nutricional (raridade da presa)

todos os cálculos abaixo e as simulações para avaliar a incerteza dos parâmetros encontra-se no Apêndice 2.

A etapa inicial na construção do modelo aqui proposto é definir as necessidades energéticas mínimas de um ser humano e como a caça pode supri-las. Um indivíduo adulto necessita de 2.200 kcal diárias para se manter e, assumindo-se um valor nutricional médio do alimento igual a 3 kcal/g, chega-se à conclusão que o consumo mínimo de alimento deve estar em torno de 733,3 g por dia (Campbell 1998, Alroy 2001). Note-se que esse valor é o mínimo e o consumo de alimento de um predador (um grande felino, por exemplo) chega a 20 ou 30 vezes o seu peso por ano, algo como 3.500 g por dia para um ser humano com 65 kg (Whitney-Smith 2009). Beaver (2007) descreve também que, em tribos de caçadores-coletadores atuais, cada indivíduo consome no máximo 1.780 g de carne por dia, provenientes de várias fontes (i.e., não apenas da megafauna), embora esse valor possa ser considerado elevado para regiões tropicais (e.g., Amazônia), onde o suprimento vegetal é relativamente mais abundante (Gnecco 2003, Rowcliffe *et al.* 2003). Esse valor seria próximo da quantidade máxima de alimento consumida, considerando que praticamente toda a dieta seria baseada em carne.

Certamente nem todas as necessidades energéticas humanas são supridas com carne e, em sua simulação do evento de sobrematança, Alroy (2001) utilizou um valor máximo de 36% (embora possa chegar a 41%) das necessidades energéticas supridas apenas pela caça de grandes animais na América do Norte (excluindo, portanto, a carne de pequenos animais e nutrientes provenientes de outras fontes vegetais). O valor de 40% (e mesmo de 36% utilizado por Alroy 2001) é provavelmente muito elevado para caçadores-coletores tropicais (Gnecco 2003, Rowcliffe *et al.* 2003), de modo que assume-se inicialmente que a carne da megafauna representaria apenas 15-20% da dieta (metade da proporção assumida por Alroy 2001).

Utilizando-se essa proporção de 15-20% e considerando um consumo máximo de 1.780 g de carne de diversas fontes por dia, significa um consumo de aproximadamente 300 g de carne de megafauna por dia para cada indivíduo humano. Ainda, para apenas uma única espécie de presa (dentre outras possíveis), esse valor de consumo de carne pode ser consideravelmente reduzido. Assumindo-se 30 gêneros (i.e., pelo menos 30 espécies) da megafauna disponíveis para caça na América do Sul no final do Pleistoceno (ver Koch & Barnosky 2006), isso significa um consumo individual (CI) de cerca de 10 g de carne por espécie/dia ao longo do ano. Isso se traduz, no final, em apenas 0.56% (~10/1.780) de proporção de carne na dieta proveniente de uma única espécie da megafauna. Com base nesses valores e nas necessidades nutricionais definidas acima, pode-se inicialmente definir que a quantidade de carne proveniente de caça de grande porte (C, em gramas), necessária para manter uma população humana ao longo de 1 ano é dada por

$$C = CI * H * 365 \quad \text{eq. 1}$$

onde H é o tamanho da população humana. Como o modelo desenvolvido a seguir refere-se a uma única presa, o valor de CI é bastante pequeno (10g, ~0.56% da dieta). Assumindo-se então que a carne de uma presa em particular compõe uma

pequena proporção da dieta e uma população humana inicial de apenas 100 indivíduos, conclui-se que o consumo anual total seria de

$$C = 10^*100^*365 = 365.000 \text{ g ou } 365 \text{ kg}$$

A partir desse valor, é possível estimar o número necessário (ou, no caso, suficiente) de presas de uma dada espécie da megafauna para manter a população humana por um ano (assumindo-se inicialmente que apenas uma espécie estaria disponível para caça). Para tal, é preciso conhecer basicamente dois valores: a massa corpórea da presa (M) e a proporção de aproveitamento dela pelos caçadores (A).

O tamanho do corpo é uma das características ecológicas mais importantes, pois ele está relacionado a diversas funções ecológicas e fisiológicas (Peters 1983, Brown 1995, Smith & Lyons 2011). Além disso, é também uma das características mais simples de se avaliar nos organismos, mesmo em organismos fósseis (Reynolds 2002). Em virtude disso, o tamanho do corpo tem sido amplamente utilizado em ecologia como uma variável indicadora (*surrogate*) de variações ecológicas e comportamentais, quando são comparadas espécies diferentes em uma comunidade ecológica (Brown 1995).

Quanto ao aproveitamento da carne pelos caçadores, esse valor é dependente de uma série de fatores ecológicos e culturais. Vários tecidos da presa (e.g., ossos, tendões e pele) não são boas fontes de alimento, embora essas partes possam, sem dúvida, ser utilizadas para outros fins (ver exemplos em Shea 2006). Outro aspecto importante é a dificuldade de transporte e armazenamento da carne, o que reduz a eficiência do seu aproveitamento (embora haja evidências de que os caçadores do Pleistoceno mantivessem a carne congelada e/ou seca, para aumentar seu tempo de utilização, Frisson 1998, – ver também as estratégias atuais nas sociedades da região temperada e de tundra em Campbell 1998). Além disso, note-se que a caça é, culturalmente, uma atividade de grande importância em termos de estrutura política e social em um grupo, podendo assim ganhar cada vez mais importância quando essa fonte de alimento é relativamente abundante (como seria o caso da América ou Austrália no final do Pleistoceno), o que poderia em tese aumentar a mortalidade das presas mesmo com um consumo *per capita* baixo. Isso, evidentemente, pode ser expresso no parâmetro A (ver texto abaixo), de modo que o aproveitamento da presa diminuiria já que parte da mortalidade não estaria 100% associada à alimentação (na prática, a população humana poderia matar mais animais do que o estritamente necessário para suprir necessidades nutricionais mínimas).

Assim, considerando-se esses dois novos parâmetros, a massa da presa (M) e o aproveitamento de carne (A), pode-se estimar o número mínimo de presas da espécie necessário para manter a população humana. Imagine-se um *Eremotherium* pesando em média 3.000 kg (Cartelle & De Iuliis 2006, Bargo *et al.* 2006). Em princípio, o número de animais removidos da população de presas (NR) por ano seria dado por

$$NR = C / M = 365 / 3.000 = 0,121 \text{ animais}$$

Ou seja, cerca de 1 animal a cada pouco mais de 8 anos. Entretanto, há a questão do aproveitamento da biomassa da presa. Se os caçadores conseguem aproveitar, como fonte de alimento, pelo menos 50% dessa massa ao longo do ano (Beaver 2007), seria preciso matar mais animais para obter a mesma quantidade de carne, ou seja

$$NR = (C / M)/A = ((365 / 3.000)) / 0,5 = 0,243 \quad \text{eq. 2}$$

onde o NR seria o número de presas retirado da população por efeito da caça por ano (no caso, cerca de 1 *Eremotherium* a cada 4 anos aproximadamente) , C é quantidade de carne (kg) consumida pela população humana em um ano, M é a massa da presa (kg) e A o aproveitamento de carne. Certamente esse número é muito pequeno e a princípio não seria suficiente para explicar a perda de um grande número de espécies de mamíferos e aves de grande porte no final do Pleistoceno. É preciso, entretanto, considerar a dinâmica temporal tanto da população de presas quanto da população humana.

A dinâmica das populações biológicas tem sido tradicionalmente modelada por uma função logística, ou sigmoidal, que parte do princípio de que, à medida que a população cresce, ela passa a sofrer efeitos dependentes da sua própria densidade (i.e., competição por recursos, aumento da taxa de mortalidade; Gotelli 2008). Como consequência, após um período de crescimento rápido, ela passa a diminuir sua taxa real de crescimento e tende a estabilizar, alcançando a chamada capacidade de suporte (K). O valor de K é, portanto, o número máximo de indivíduos que um dado ambiente consegue manter. Quando a população atinge o seu valor de K, as taxas de natalidade e mortalidade se igualam e a população atinge o equilíbrio demográfico.

Assim, o crescimento logístico de uma população, em tempo discreto (a cada ano, por exemplo), é dado por

$$N_{(t+1)} = N_{(t)} + r_p N_{(t)} (1 - N_{(t)} / K_p) \quad \text{eq. 3}$$

onde $N_{(t+1)}$ é o tamanho da população após um ano, $N_{(t)}$ é o tamanho da população no tempo 't', K_p é a capacidade de suporte do ambiente e r_p é a taxa intrínseca de crescimento populacional por ano, dada pela diferença entre natalidade e mortalidade nesse período, todos para a população da presa. A taxa de crescimento populacional é, na verdade, um parâmetro idealizado cujo valor assume condições ótimas do ambiente, sendo também denominada “potencial biótico” ou “parâmetro malthusiano” (Gotelli 2008). Na prática, à medida que uma população inicialmente pequena começa a aumentar, a razão $N_{(t)} / K_p$ começa a diminuir e o valor de $(1 - N_{(t)} / K_p)$ tende a zero, de modo que o número total de novos indivíduos adicionados à população tende a diminuir. A população gradualmente perde o poder de exercer o seu potencial máximo de crescimento (definido *a priori* pelo valor de r). De fato, o termo $(1 - N_{(t)} / K_p)$ é o regulador do crescimento populacional na equação logística e é chamado de termo dependente da densidade.

Assim, é possível modelar a dinâmica temporal de uma população conhecendo-se os parâmetros da equação logística descritos acima (eq. 3). Entretanto, a taxa intrínseca de crescimento populacional (r) é um parâmetro

complexo e de difícil estimativa na natureza, e particularmente impossível de medir em espécies extintas, por razões óbvias. Porém, conforme já discutido, existe uma relação macroecológica entre massa corpórea (M) e o valor de r (Brown 1995), dada pela equação

$$r = \text{EXP} (1,4967 - 0,37 * \ln(M)) \quad \text{eq. 4}$$

Obviamente, essa relação geral é apenas uma aproximação e pode variar bastante nas diferentes espécies em função de particularidades no ambiente e no comportamento. Entretanto, ela fornece uma estimativa inicial e, na verdade, é a única forma de estimar o valor de r em organismos extintos. Por exemplo, para um animal de 3.000 kg, como o *Eremotherium*, o valor de r estimado por essa equação é de 0,018, ou seja, a população deve crescer a uma taxa de cerca de 1,8% ao ano. Esse valor é consideravelmente elevado (especialmente para um *Xenarthra*) e representa, de fato, uma taxa máxima potencial. Por exemplo, assumindo-se o peso médio de um ser humano em 65 kg, o r estimado seria igual a 7,4% ao ano, um valor bastante irreal considerando-se que o máximo observado nas populações atuais gira em torno de 2-3% (Cohen 1995a). Para populações humanas do Pleistoceno, Hern (1999) estima valores de r em torno de 0,03%, embora Belovsky (1988, ver também Alroy 2001) sugiram e utilizem valores na ordem de 1%. De qualquer modo, os valores estimados pela equação alométrica (eq. 4) acima seriam, no mínimo, cerca de 7 vezes mais elevados do que a taxa máxima realizada. Aplicando-se essa mesma “correção” à taxa de crescimento do *Eremotherium* encontra-se, portanto, uma taxa de crescimento de 0,0025.

No caso de uma população de animais de grande porte caçados por humanos, seria preciso incluir, na equação logística, um termo que expresse a perda adicional de animais causada pela atividade de caça, definida acima com base no consumo mínimo. Na verdade, a caça aumenta a mortalidade e reduz o valor de r da presa, mas é mais simples e didático utilizar a equação discreta (eq. 3) recorrente descrita acima e simplesmente subtrair, ao final dela, o número de indivíduos caçados (eq. 2). Deste modo, o comportamento dinâmico da população dessa presa seria dado por

$$N_{(t+1)} = (N_{(t)} + r_p N_{(t)} (1 - N_{(t)} / K_p)) - NR$$

onde NR já foi definido como o número de presas removidas da população pelos caçadores, conforme suas necessidades energéticas (eq. 2). Esse modelo, entretanto, ainda não é totalmente satisfatório, pois nele o número de presas obtidas depende apenas das necessidades humanas e não da própria abundância da espécie. Esse aspecto do modelo é irreal, pois sabe-se que a probabilidade de um animal ser caçado depende em grande parte de sua abundância, por uma questão simplesmente oportunística (ver Rowcliffe *et al.* 2003, Beaver 2007). Em outras palavras, animais raros dificilmente seriam utilizados como uma fonte preferencial, ou mesmo frequente, de alimentos. Uma maneira de resolver isso é colocar NR como condicional à população da presa e o melhor índice relativo dessa abundância é exatamente a proporção $N_{(t)} / K_p$, já discutida. Assim, podemos

pensar que o valor de NR seria um valor ideal, ou máximo, a ser caçado para consumo humano, mas de fato o valor realizado seria dado pelo valor de ($NR * (N_{(t)} / K_p)$). Deste modo, à medida que a presa se torna mais rara (ou seja, a razão $N_{(t)} / K_p$ diminui), ela passa a ser cada vez menos importante na dieta dos caçadores.

Assim, se os caçadores necessitam, por exemplo, de 2 animais de uma dada espécie em um dado tempo ($NR = 2$), mas ao mesmo tempo a população já está reduzida em 50% em relação ao seu máximo em equilíbrio demográfico (o valor de K_p), então os caçadores conseguiriam abater efetivamente apenas metade de suas necessidades ($2 * 0,5$) a partir dessa presa. Note-se que essa redução efetiva na caça deve ser interpretada não como consequência de uma decisão consciente dos caçadores, mas simplesmente como função da dificuldade relativa de encontrar sua presa, que já se tornou rara. De qualquer modo, a diferença entre o valor real necessário e o valor realizado ($NR - NR * (N_{(t)} / K_p)$) representa um déficit real no número de presas necessário para fornecer a proporção D da dieta humana no tempo t (esse parâmetro passará a ser importante posteriormente no desenvolvimento do modelo).

Assim, a equação final que pode ser utilizada para modelar a dinâmica da população de presas é dada por

$$N_{(t+1)} = (N_{(t)} + r_p N_{(t)} (1 - N_{(t)} / K_p)) - (NR * (N_{(t)} / K_p)) \quad \text{eq. 5}$$

onde $N_{(t+1)}$ é o tamanho da população após um ano, $N_{(t)}$ é o tamanho da população no tempo 't', K_p é a capacidade de suporte do ambiente e r_p é a taxa intrínseca de crescimento populacional por ano, todos para a população da presa, e NR o número de presas removidas da população pelos caçadores. Com essa equação, pode ser imaginado o seguinte cenário inicial para a dinâmica das populações de *Eremotherium* na América do Sul. Uma questão inicial é definir o tamanho da população da espécie há 11.000 anos, no momento estimado de chegada da primeira população humana no continente. Para a densidade, pode-se usar a relação polinomial entre tamanho do corpo e abundância para herbívoros definida por Silva & Downing (1995: Tab. 1 e Fig. 1), que é dada por

$$\text{Log10 (DN)} = 1.33 + (-0.71 * \text{log10}(M)) + (0.05 * (\text{log10}(M)^2)) \quad \text{eq. 6}$$

onde a densidade DN é dada em número de indivíduos por km^2 e a massa M em kg. Para um *Eremotherium*, cuja massa corporal é estimada em cerca de 3.000 kg, a densidade seria portanto igual a 0,29 indivíduos/ km^2 . Outras equações alométricas para estimar a densidade existem, e Diniz-Filho (2002, 2004) usou a linha de limite do envelope de restrição macroecológico de Brown (1995), que gera um valor semelhante igual a 0,33 indivíduos/ km^2 . Peters (1983) apresenta uma equação que gera um valor muito mais elevado de 1,62 indivíduos/ km^2 . Com exceção desse último valor, as estimativas para animais de grande porte não são muito diferentes (mas ver capítulo 6 para uma discussão dos efeitos de se utilizar essas equações). De qualquer modo, esses valores seriam o máximo teórico da densidade em um ambiente adequado. Com base nos modelos de distribuição apresentados no capítulo anterior, pode-se assumir que esse valor seria a densidade na época do último máximo glacial (UMG, ~ 21.000 anos atrás) nos locais onde a adequabilidade

climática é máxima, decaindo de forma Gaussiana (normal) à medida que a adequabilidade se reduz a zero (Fig. 5.1). Com base nos mapas de adequabilidade definidos no capítulo anterior e usando a função Gaussiana, é possível calcular a densidade em cada célula da grade cobrindo o Neotrópico (cada uma com resolução de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ latitude/longitude, portanto, uma área de 55×55 km ou 3025 km^2 na altura do equador) e obter assim a abundância total da espécie há 11.000 anos atrás (período aproximado de chegada dos primeiros humanos na América do Sul). Considerando que as condições climáticas no período interglacial atual (e.g., entre 11.000 e 6.000 anos atrás) foram semelhantes em toda a América do Sul e que a área de distribuição geográfica de *Eremotherium* não apresentou mudanças significativas nesse período (ver capítulo anterior), utilizou-se os modelos de distribuição há 6.000 anos para calcular a densidade de *Eremotherium* durante a chegada da população humana na América do Sul. Essa abordagem é mais robusta e necessária para as análises de sensibilidade (ver próxima seção), uma vez que permite estimar a incerteza em torno da adequabilidade (e consequentemente do parâmetro K_p) a partir de diferentes AOGCMs (ver capítulo anterior). Do contrário, o parâmetro K_p seria fixo, já que apenas um AOGCM (CCM1, nesse caso) oferece simulações paleoclimáticas para 11.000 anos. Assim, para os valores médios de adequabilidade baseados nos diversos ENMs e AOGCMs, uma abundância total (K_p) de 1.200.000 indivíduos é então obtida ao longo do continente a partir da equação de Silva & Downing (1995).

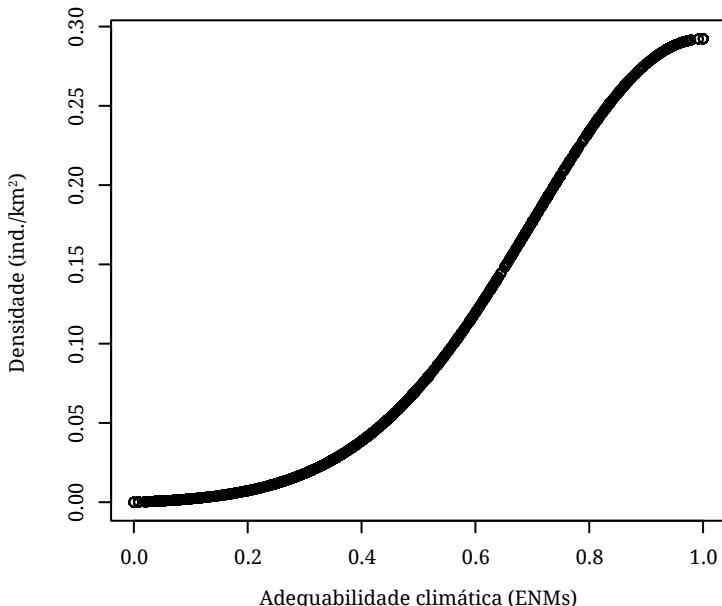


Figura 5.1. Exemplo da função gaussiana da densidade em relação à adequabilidade climática durante o UMG (21 ka). O valor da densidade populacional é a área sob essa curva, mas considerando o máximo de adequabilidade há 21 ka.

Na ausência de outras informações, assume-se que no momento inicial da chegada humana, $N = K_p$ para o *Eremotherium*, de modo que a população estaria em equilíbrio demográfico e com uma população inicial de 1.200.000 indivíduos.

Imagine-se que chega a essa região uma população humana de 100 caçadores que, conforme já definido, deve consumir menos de um animal dessa espécie a cada 4 anos (para manter 0,56% de suas necessidades energéticas), aproveitando 50% da biomassa de cada indivíduo caçado como fonte de alimento. Nesse caso, substituindo-se todos os valores na equação dinâmica, tem-se que

$$N_{(t+1)} = (1.200.000 + (0,0025 * 1.200.000)(0)) - (0,243 * (1))$$

De modo que

$$N_{(t+1)} = 1.200.000$$

(por efeito de arredondamento, na realidade 1.199.999,758)

Assim, no ano seguinte, ainda restaria na prática o mesmo número de animais da população original. A razão $N_{(t)}/K_p$ seria igual a 0,9999999, de modo que a população ainda pode crescer até atingir seu K_p . Com o arredondamento, apenas após 3 anos de caça a população teria sido reduzida em um animal, mas o valor numérico começa lentamente a diminuir em relação ao N inicial. Isso mostra que, em grandes escalas de tempo, a taxa de crescimento de 0,25% não é suficiente para compensar, de imediato, mesmo o pequeno número de indivíduos removidos pela caça. Pelos parâmetros do modelo, em princípio seria correto imaginar que, ao longo de muitos anos, a população irá decrescer cada vez mais até a extinção. Entretanto, não é isso que ocorre, em função das propriedades não-lineares do modelo logístico, já discutidas. À medida que o número de animais removidos aumenta ao longo do tempo, o valor de $N_{(t)}/K_p$ diminui, criando assim a possibilidade de que a taxa de 0,25% possa ser exercida efetivamente. Deste modo, os novos acréscimos passam a compensar a perda pela caça. A população de presas decresce continuamente até 1.199.903 animais após pouco mais de 2.000 anos e então tende a se estabilizar nesse valor, encontrando um novo ponto de equilíbrio entre crescimento e remoção de indivíduos pela caça (uma redução “equilibrada” de pouco menos de 100 indivíduos no total). Na verdade, o que ocorre é que, como o número de animais removidos é constante, a população “encontra” um novo valor de K_p . Mais uma vez, não parece haver razão para suspeitar de que as extinções em massa do final do Pleistoceno tenham sido causadas pelos caçadores.

A falha óbvia no modelo de crescimento da presa descrito acima é que a população de caçadores e o consumo foram mantidos constantes. Entretanto, obviamente, a população humana também cresce ao longo do tempo, de modo que a cada ano as necessidades absolutas de carne aumentam. O NR, portanto, não é um valor fixo e deve ser recalculado, aumentando a cada ano. Pode-se modelar o crescimento populacional humano da mesma forma utilizando uma equação logística, substituindo-se, apenas para fins de notação, o N (tamanho da população de presas) por H (tamanho da população humana), de modo que

$$H_{(t+1)} = H_{(t)} + r_h H_{(t)} \left(1 - H_{(t)} / K_h \right) \quad \text{eq. 7}$$

onde o r_h e o K_h são a taxa de crescimento intrínseco e a capacidade de suporte para a população humana, respectivamente. Pode-se assumir, por exemplo, uma taxa de crescimento moderada para a população humana em expansão, igual a 1% ao ano, e um K_h igual a 4.000.000 (Hern, 1999 estimou a população mundial há 6.000 anos em cerca de 33.000.000 de pessoas, e pela proporção da área da América do Sul é razoável supor um $K_h = 4.000.000$ pelo simples efeito de área; ver também Cohen 1995b). Com esses parâmetros, pode-se concluir que, após 200 anos, a população de caçadores já seria de 731 pessoas, com um consumo anual de pouco mais de 2,7 toneladas de carne de *Eremotherium* por ano, equivalente a 2 animais removidos por ano da população de presa (adicionalmente à taxa de reposição “natural”) nesse período (assumindo-se, conforme definido anteriormente, que um indivíduo humano consome em média 10g de carne dessa presa por dia e que os caçadores conseguem aproveitar, como alimento, 50% da biomassa das presas caçadas)!

Modelando-se simultaneamente as populações do Homem e da presa com os parâmetros estabelecidos acima, obtém-se que a população de *Eremotherium* estaria extinta após cerca de 3.500 anos, com a população de caçadores alcançando o K_h (Fig. 5.2A). Nota-se, entretanto, que a população de *Eremotherium* começa a declinar apenas após 1.000 anos de caça aproximadamente. O número de presas removidas da população por ano aumenta rapidamente com o passar do tempo, devido ao aumento no consumo, mas depois declina devido à raridade da presa, causando assim um atraso na extinção final (Fig. 5.2B). De fato, a redução no número de presas é bastante elevada no início e acompanha o crescimento humano, mas após cerca de 1.200 anos o número de presas removidas começa a decair, mesmo com o aumento da população humana, e chega a um valor muito baixo após 2.000 anos ininterruptos de caça. De fato, a população da presa já se encontra abaixo de um “mínimo viável” de, diga-se, 1.000 indivíduos em todo o continente, após cerca de 2.300 anos.

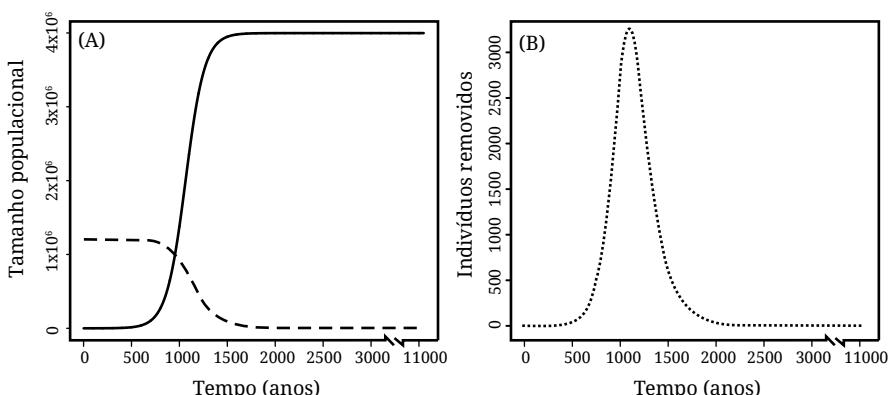


Figura 5.2. (A) Tamanho da população humana (linha contínua) e da presa (*Eremotherium*; linha tracejada) ao longo do tempo e (B) número de indivíduos de *Eremotherium* removidos da população a cada ano por efeito de caça.

Portanto, o cenário de sobrematança torna-se plausível como explicação para a extinção da espécie em questão. Note-se que isso ocorre mesmo considerando valores conservativos para os parâmetros utilizados no modelo, ou seja, moderada taxa de crescimento populacional humano, baixa proporção de carne na dieta e grande poder de utilização da biomassa da presa. Essa combinação de parâmetros torna o decrecimento da população de presas mais lento do que o que realmente pode ter sido. Todavia, é um modelo simples, baseado em pressupostos robustos, que permite avaliar satisfatoriamente o efeito da caça humana sobre as populações da megafauna extinta no final do Pleistoceno/início do Holoceno. Além disso, embora o modelo não seja preciso (mas veja texto e análise de sensibilidade abaixo), os parâmetros utilizados são realistas e simples de serem estimados para espécies extintas, o que favorece sua aplicação para diferentes espécies extintas em diferentes períodos e regiões do mundo (i.e., o modelo é compatível com a proposta inicial para testar a hipótese de sobrematança, portanto, generalista).

Essa modelagem conjunta da dinâmica de duas populações ao longo do tempo tem sido tradicionalmente realizada em ecologia de populações através dos sistemas de Lotka-Volterra (Gotelli 2008). No modelo descrito acima, a principal diferença em relação ao sistema tradicional de interação predador-presa é que a redução da abundância da presa não afetou a taxa de crescimento da população humana, ou seja, a ausência da presa não aumentou a mortalidade “natural” já embutida na taxa intrínseca de crescimento do predador. Assume-se, portanto, que à medida que a população de *Eremotherium* torna-se rara, a população humana passa a usar outras fontes de alimento, o que é compatível com o que sabemos sobre a flexibilidade ecológica e comportamental da espécie humana, em termos de utilização de recursos naturais em diferentes épocas e em diferentes partes do mundo (Charles 1997, Miotti & Salemne 1999, Kusimba 1999, Rowcliffe *et al.* 2003, Stiner *et al.* 2008, Burnside *et al.* 2012). Além disso, em um sistema multi-presas, há a simples possibilidade de deslocar o esforço de caça para outra espécie (ver próximo capítulo).

De qualquer modo, é possível introduzir mais essa possibilidade com facilidade no modelo acima descrito, a fim de avaliar o comportamento da população humana, embora, no caso de um modelo determinista bastante simples, a população de presas dificilmente será extinta (já que se criou uma dependência entre a sobrevivência da população humana e da presa). Sabe-se que a diferença entre NR e $NR(N_{(t)}/K_p)$ representa o déficit no número de presas, que pode ser convertido novamente em quilos de carne por ano (DF) a partir da massa da presa (M) e do seu aproveitamento (A), pela expressão

$$DF = (NR - NR(N_{(t)}/K_p)) * M * A \quad \text{eq. 8}$$

Se cada indivíduo consome uma dada quantidade de carne por ano, então o número de pessoas que deixarão de se alimentar da carne desta presa específica é dado por DF / CI , onde CI é o consumo por pessoa por ano. Como essa carne representa uma porção pequena da dieta dos indivíduos, não é viável pensar que esse déficit de alimento irá gerar 100% de morte dessas pessoas. Mas é possível introduzir mais um parâmetro no nosso modelo, que represente essa taxa de

mortalidade adicional ligada diretamente à escassez da presa (mo), de modo que o número de indivíduos removidos da população humana (HR) em função dessa escassez é dado por

$$HR = mo * (DF/(CI^*365)) \quad \text{eq. 9}$$

Conforme já discutido para a população de presas, a dinâmica da população humana passa então a ser dada pela equação

$$H_{(t+1)} = (H_{(t)} + r_h H_{(t)} (1 - H_{(t)} / K_h)) - HR \quad \text{eq. 10}$$

onde $H_{(t+1)}$ é o tamanho da população humana após um ano, $H_{(t)}$ é o tamanho da população no tempo ' t ', r_h e K_h são a taxa intrínseca de crescimento populacional e a capacidade de suporte do ambiente, respectivamente, e HR número de humanos mortos por déficit nutricional.

Note que se $mo = 0$, não há ligação entre mortalidade humana e abundância da presa (já que $HR = 0$), de modo que a população humana cresce conforme definido anteriormente. Essa nova equação apresenta resultados interessantes e ligeiramente diferentes dos anteriores. Se o parâmetro mo for igual a apenas 0,5%, (ou seja, essa porcentagem de pessoas for eliminada da população humana pelo efeito do déficit nutricional específico para a carne desta presa), então o tempo para extinção eleva-se para mais de 8.800 anos (praticamente não se extingue, considerando-se que os humanos chegaram na América do Sul há cerca de 11.000 anos atrás). A população humana “desloca” sua capacidade de suporte para cerca de 1.200.000 indivíduos, após atingir um pico de quase 2.500.000 de indivíduos (Fig. 5.3A). Se $mo = 0,75\%$, a presa se reduz para pouco mais de 60.000 indivíduos, mas não se extingue, e a população humana e a população de presas entram em equilíbrio após cerca de 4.000 anos de interação.

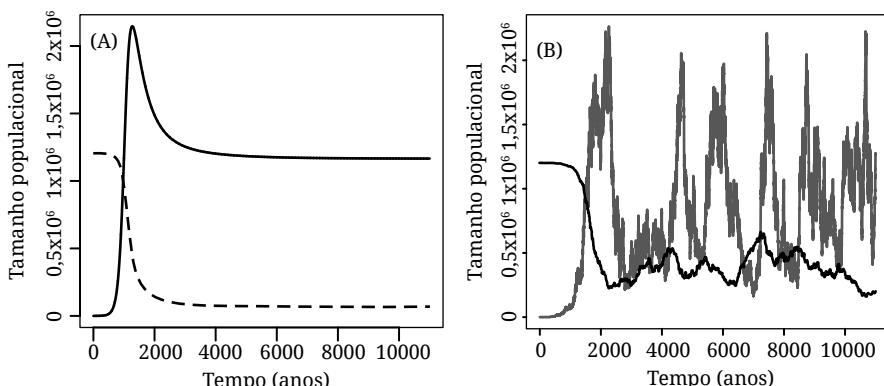


Figura 5.3. (A) Tamanho da população humana (linha contínua) e da presa (*Eremotherium*; linha tracejada) ao longo do tempo, em um modelo incorporando o efeito da redução do tamanho da presa na mortalidade da população humana ($mo = 0,5\%$). (B) Dinâmica mais complexa das oscilações nos tamanhos populacionais humano (linha cinza) e da presa (linha preta) quando eleva-se o parâmetro mo a 1%. Note que as populações não se estabilizam em 11.000 anos de interação.

O comportamento dinâmico da população humana nesse modelo é denominado “oscilações amortecidas” (*damped oscillations*; Gotelli 2008). Na verdade, a introdução desse novo parâmetro mo , ligando a densidade humana à densidade da presa, abre a possibilidade de muitos comportamentos complexos, com oscilações mais evidentes e mudanças no tamanho em equilíbrio da população humana. Com o parâmetro mo elevando-se para 1%, a oscilação fica bem mais evidente (Fig. 5.3B).

Assim, a dependência de caça de uma presa, mesmo baixa, tende a criar um comportamento oscilatório para a população humana, que atinge um pico e depois é forçada a retornar a um valor menor de equilíbrio. Apesar da flexibilidade ecológica e comportamental da espécie humana, esse fenômeno é frequentemente observado quando os recursos são extraídos muito rapidamente e, após um dado tempo, se extinguem. No caso de um modelo com apenas uma presa, como apresentado acima, o valor de mo poderia ser fixado em zero, já que seria possível simplesmente passar a caçar outra presa. Mas é importante considerá-lo sob o ponto de vista conceitual e, no modelo de Alroy (2001), esse comportamento de fato é observado no final do período da sobrematança, quando a maior parte das espécies de presa teria sido extinta. Em casos extremos, em modelos mais complexos e que incorporam uma dependência muito forte no sistema predador-presa, essa oscilação pode levar as populações a um colapso. É importante notar também que uma redução drástica da população de presas prevista neste último modelo pode causar extinção quando associada a outros fatores ecológicos (e.g., mudanças climáticas) e à estocasticidade dos eventos demográficos.

Sensibilidade do Modelo e Incorporação da Incerteza dos Parâmetros

Dado o elevado número de parâmetros do modelo apresentado acima, torna-se difícil e complexo “varrer” o espaço dos parâmetros sistematicamente em busca de soluções estáveis no tempo para extinção da presa, dentro de possibilidades realistas de variação, mas considerando que há incerteza e aleatoriedade na definição desses parâmetros. Em um primeiro momento, para fins de compreensão, é possível explorar pelo menos uma situação simples: o efeito da taxa de crescimento populacional humano.

Os demais parâmetros do modelo foram mantidos conforme definido acima (com $mo=0$), mas variou-se a taxa de crescimento populacional humano entre 0,5% e 2,5% ao ano. Dessa forma, obtém-se uma função potência perfeita com o tempo de caça necessário para extinção da presa (Fig. 5.4). Certamente, conforme observado por Alroy (2001), à medida que a população humana cresce mais rapidamente, esse tempo diminui. Mas note-se que mesmo com uma taxa de crescimento irrealisticamente elevada de 2,5% ao ano para uma população humana no final do Pleistoceno/início do Holoceno, o tempo para extinção da presa não se aproxima dos 500-1000 anos sugerido nos trabalhos originais propondo a hipótese de sobrematança (Martin 1967, Martin 1973).

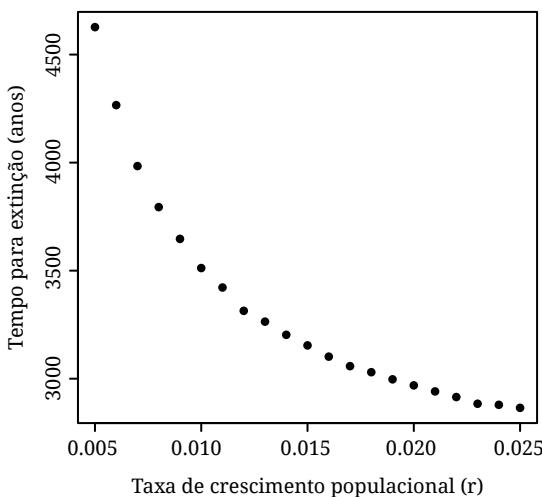


Figura 5.4. Relação entre tempo para extinção e taxa de crescimento populacional humano, no modelo para *Eremotherium*.

Outro ponto relacionado é que se o Homem tivesse chegado na América há bem mais tempo (digamos, durante o UMG, ~21.000 anos atrás) e o processo de caça tivesse sido iniciado nessa época, em princípio pode-se pensar que a chance de extinção aumenta. Entretanto, é preciso considerar também, pelas informações do capítulo anterior, que a distribuição do *Eremotherium* era cerca de 50% maior nessa época, além de maior adequabilidade climática média. Rodando-se o mesmo modelo acima, mas com uma população inicial da presa de 2.400.000 indivíduos, ainda assim a população de *Eremotherium* estaria extinta após cerca de 10.000 anos. Embora a extinção continue acontecendo, o tempo necessário foi muito maior.

Entretanto, uma maneira mais sofisticada e elegante de avaliar a sensibilidade do modelo a variações em todos os parâmetros simultaneamente e incorporar incerteza é utilizar os recursos computacionais disponíveis atualmente para, ao invés de obter uma única solução determinística como a apresentada acima, gerar milhares de soluções para o tempo de extinção. Isso pode ser feito utilizando-se não um valor fixo para os parâmetros, mas sim assumindo-se uma distribuição ou amplitude de valores para cada parâmetro. Além disso, introduziu-se no modelo estocasticidade demográfica, de modo que a taxa intrínseca média de crescimento populacional varia a cada “geração” (definido de forma variável) com um coeficiente de variação igual a 25%.

Para alguns parâmetros, a idéia foi explorar a amplitude de valores possíveis, como realizado acima para a taxa de crescimento populacional. Em outros casos, foi possível utilizar melhor as informações disponíveis. Por exemplo, a capacidade de suporte da presa (K_p) depende da densidade (obtida pela equação alométrica – eq. 6) e da adequabilidade climática (Fig. 5.1), sendo que esta última foi definida pelos modelos de nicho ecológico do capítulo anterior. Com base na variância das estimativas de adequabilidade climática preditas a partir de diferentes métodos de

modelagem e AOGCMs (conforme a abordagem de “*ensemble solution*”), obteve-se uma abundância média de 1.200.000, mas com uma grande variância, oscilando entre 600.000 e 3.000.000 de indivíduos em todo o continente (com pico de 0,29 ind/km² nas regiões de adequabilidade máxima e decaindo de forma Gaussiana em áreas de baixa adequabilidade; Fig. 5.1). Optou-se, então, por variar o K_p nas simulações entre 600.000 e 3.000.000. Da mesma forma, variaram-se os demais parâmetros do modelo conforme os valores descritos na tabela 5.1, utilizando 5.000 simulações, de modo que cada simulação foi baseada em uma combinação aleatória desses parâmetros.

Tabela 5.1. Variação de alguns parâmetros utilizados para explorar o tempo de extinção de *Eremotherium*, a partir de 5.000 simulações e utilizando-se, em cada uma delas, uma combinação aleatória dentro de seus intervalos.

Parâmetros*	min	max
r_p	0,001	0,01
r_h	0,005	0,02
k_p	600.000	3.000.000
k_h	1.000.000	4.000.000
mo	0,001	0,02
CI	5	250

*Os parâmetros do modelo não apresentados aqui assumem o mesmo valor definido no exemplo detalhado apresentado no texto.

Em 43,8% das simulações houve extinção, sendo a distribuição de frequências dos tempos para extinção assimétrica à direta (Fig. 5.5, excluindo-se os casos de não-extinção). O tempo mediano para extinção, quando esta ocorreu, foi de 1.618 anos. Em 15,1% destas simulações nas quais houve extinção do *Eremotherium*, esta ocorreu em menos de 1.000 anos.

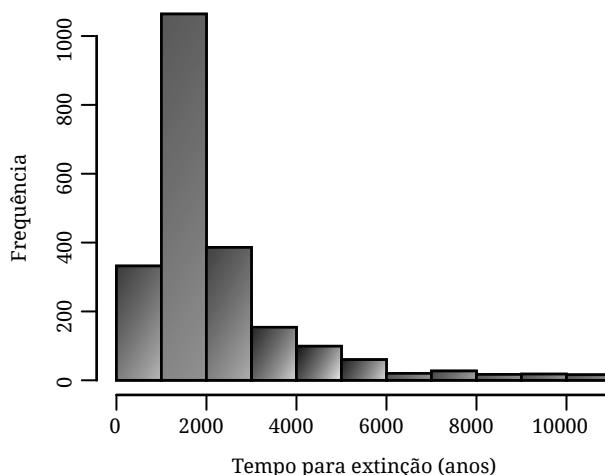


Figura 5.5. Distribuição de frequências dos tempos de extinção para 2190 simulações (de um total de 5000) nas quais houve extinção.

Nesse caso, é possível utilizar um modelo de regressão múltipla para avaliar os fatores (parâmetros) que melhor explicam o tempo de extinção (Tab. 5.2). O modelo utilizado explicou 71% da variação das taxas de extinção ($R^2 = 0.71$), com todas as variáveis significativas ($P < 0.01$). Os maiores efeitos (coeficientes padronizados), entretanto, são da taxa de crescimento da população humana e do consumo individual de carne, ambos negativos. O maior coeficiente positivo foi do efeito do déficit nutricional (mo), de modo que maiores taxas de mortalidade humana retardam a extinção da presa. Há também um efeito um pouco menor da capacidade de suporte da presa, também positivo, como esperado (i.e., maiores populações iniciais retardam o tempo para extinção). O efeito da taxa de crescimento populacional da presa foi o menor de todos.

Tabela 5.2. Coeficientes padronizados (b) e testes t dos coeficientes da regressão múltipla do log(tempo de extinção) contra os parâmetros nas simulações.

Parâmetros*	Beta	Intervalo de Confiança
r_p	0,094	0,071 - 0,117
r_h	-0,548	-0,574 - -0,523
k_p	0,431	0,408 - 0,455
k_h	-0,298	-0,321 - -0,275
mo	0,588	0,562 - 0,613
CI	-0,579	-0,602 - -0,555

*Os sub-índices p e h referem-se a parâmetros da população da presa e do homem, respectivamente.

Uma análise mais simples dos resultados da simulação (confirmando os padrões apresentados pela regressão múltipla) pode ser feito simplesmente avaliando-se as médias dos parâmetros para diferentes tempos de extinção (Tab. 5.3). As médias globais dos parâmetros nas simulações correspondem aos valores médios (intermediários) apresentados na tabela 5.1, mas a sua variação é ilustrativa dos cenários nos quais a extinção rápida ocorreria (sobrematança). Esse cenário extremo (com tempo para extinção < 1.000 anos) ocorre com taxas de crescimento populacional humano elevadas da ordem de 1,7% (talvez implausíveis para populações humanas no Pleistoceno, ver Hern 1999, Alroy 2001), quando a população inicial da presa era relativamente pequena (< 50% do K_p máximo) e a capacidade de suporte da população humana relativamente grande (> 50% do K_h máximo). Os valores de r_p variaram muito pouco entre os diferentes cenários (Tab. 5.1), já que seu efeito no tempo para extinção foi muito pequeno (Tab. 5.3). O parâmetro de consumo individual de carne (CI), entretanto, foi ainda bastante elevado nessa situação, implicando que seria preciso consumir 183 g da presa/indivíduo/dia (ou seja, 10,3% da dieta seria fornecida por essa única presa), um valor extremamente superior aos 10 g (0,56% da dieta) estimados para as populações de caçadores-coletores durante o final do Pleistoceno na América do Sul (Beaver 2007). Em nenhuma das simulações com esse consumo menor do que 10 g houve extinção, em função da combinação com os outros parâmetros.

Tabela 5.3. Valores médios dos parâmetros das simulações para diferentes resultados, em termos de classes de tempo de extinção.

Parâmetros	T > 11000	11000 > T > 1000	T < 1000
r_p	0,0058	0,00513	0,00536
r_h	0,0112	0,0138	0,0172
K_p	1.856.004	1.783.890	1.266.680
K_h	2.423.770	2.565.710	2.955.940
mo	0,0135	0,00669	0,00527
CI	113,3	138,5	183,1

O parâmetro de mortalidade humana por déficit nutricional também apresentou um efeito curioso. Embora não se espera que a população humana fosse afetada de forma negativa pela escassez de uma determinada presa, esse cenário de extinção rápida seria alcançado mesmo com uma taxa de mortalidade de 0,5% (Tab. 5.3). Para a presa não extinguir, a taxa de mortalidade humana por déficit nutricional deveria ser maior que 1%, um valor muito elevado e, em princípio, não esperado para populações humanas em ambientes com alta diversidade de alimentos, como as regiões tropicais na América do Sul (ver Gnecco 2003). É importante lembrar, todavia, que esses cenários de extinção são provenientes de combinações aleatórias dos diferentes parâmetros, portanto, deve-se analisar como eles são afetados pela combinação de todos os parâmetros e não pelo efeito parcial de cada um. Nesse sentido, o cenário de extinção rápida (<1.000 anos), como proposto originalmente por Paul Martin no final da década de 1960 (Martin 1967, 1973), embora plausível para uma série de combinações entre os parâmetros, só seria possível com populações pequenas da presa e, ao mesmo tempo, populações humanas grandes, com altas taxas de crescimento anual e elevado consumo individual de carne, porém baixas taxas de mortalidade (Fig. 5.6). Caso contrário, *Eremotherium* não se extingue ou sua extinção ocorreria em um tempo muito superior ao esperado pela hipótese de sobrematança.

O Modelo Demográfico, os Impactos da Sobrematança e o Risco de Extinção da Megafauna

Outros modelos bem mais complexos têm sido desenvolvidos para averiguar a plausibilidade dos cenários de sobrematança, com resultados ambíguos (Alroy 2001, Brook & Bowman 2002, Brook & Bowman 2004, Brook & Bowman 2005, ver Whitney-Smith 2009, Yule *et al.* 2009). Na realidade, mesmo um modelo simples como o apresentado acima (no sentido de não incorporar diretamente estrutura etária e espacial, oscilações climáticas, outras interações bióticas e mudanças na vegetação, outros efeitos antrópicos indiretos e componentes culturais e étnicos),

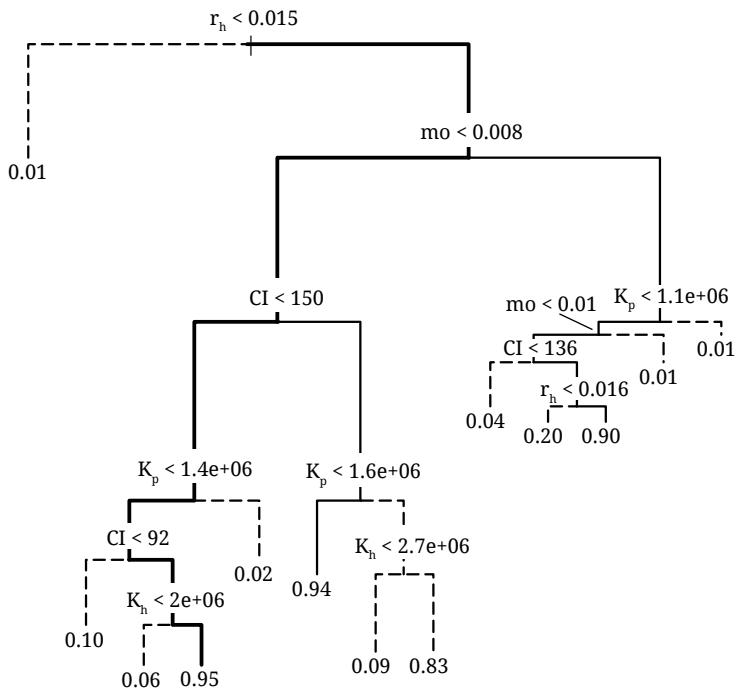


Figura 5.6. Árvore de regressão (Regression tree) mostrando diferentes combinações dos parâmetros do modelo demográfico e sua predição para o cenário de extinção. O cenário extremo de extinção (tempo para extinção < 1.000 anos) é mais provável com alto r_h (taxa de crescimento da população humana), baixo mo (taxa de mortalidade da população humana por déficit nutricional), CI intermediário (consumo individual de carne), baixo K_p e alto K_h (capacidade de suporte do ambiente para a presa e humanos, respectivamente) (linha contínua mais espessa), entretanto, outras combinações também são capazes de gerar extinção rápida (linha contínua fina). Esse cenário extremo de extinção é muito pouco provável sob todas as outras combinações de parâmetros (linha tracejada).

apresenta um número muito elevado de parâmetros. Apesar disso, no arcabouço conceitual de Levins (1966), o modelo apresentado acima pode ser considerado como tendo elevada *generalidade* e um bom nível de *realismo* nos seus parâmetros, o que restringe, em princípio, a sua capacidade de predizer efetivamente o comportamento de uma dada espécie (e apresentar assim grande *precisão*). A precisão, nesse caso, é sacrificada pela baixa qualidade da informação que se tem das próprias espécies.

Embora a utilização de um modelo com essas propriedades (de generalidade e de realismo) gere dificuldades de produzir previsões definitivas, o resultado das simulações mostra, ao mesmo tempo, que algumas combinações plausíveis de parâmetros geram extinções em tempos relativamente curtos, enquanto que outras não desencadeiam extinção ou as desencadeiam em tempos muito longos. Essas propriedades, portanto, junto com a estratégia de “varrer” o espaço dos parâmetros em busca de soluções mais realistas, tornam esse modelo simples compatível com a proposta inicial para testar a hipótese de sobrematança, sem dificuldades para

interpretar os resultados. À medida que os modelos tornam-se mais complexos, essas dificuldades de interpretação e parametrização aumentam rapidamente.

De qualquer modo, acredita-se que as análises do modelo simples apresentado neste capítulo mostram que o cenário de sobrematança é plausível em uma ampla combinação de parâmetros das presas e dos caçadores humanos, embora raramente os tempos de extinção para *Eremotherium* seriam tão baixos quanto os propostos originalmente por Paul Martin no final da década de 1960 (em torno de 500-1000 anos; Martin 1967, 1973). Ou seja, o cenário de extinção por sobrematança, como proposto originalmente, ocorreria apenas se as populações iniciais das presas fossem baixas (i.e., K_p muito menores do que o estimado pelos modelos de nicho) e a população humana (K_h), a taxa de crescimento (r_h) e o consumo individual de carne (CI, por efeito de baixa biodiversidade - disponibilidade de outras presas - ou elevada especialização) fossem muito elevados. É interessante notar, entretanto, que um cenário no qual as populações totais das presas fossem pequenas na época presumível da chegada humana é bastante plausível se estas já estivessem sofrendo efeitos das mudanças climáticas, reduzindo e fragmentando suas populações em escalas locais e regionais, como mostrado no capítulo anterior. Conclui-se, portanto, que a hipótese de sobrematança por si só, embora plausível, não é a opção mais parcimoniosa para explicar a maior parte dos cenários de extinção simulados nesse modelo.

Assim, essa análise reforça a maior parte dos trabalhos recentes que sugere que é difícil invocar apenas uma única causa para explicar as extinções da megafauna no final do Pleistoceno (ver Grayson 2007 para uma abordagem teórico/conceitual sobre as causas das extinções Pleistocênicas, e Stewart 2008, Lorenzen *et al.* 2011, e Prescott *et al.* 2012 para evidências empíricas sobre essa assertiva). O efeito da caça e de outros impactos antrópicos indiretos, associados a uma redução e alteração de habitats causada por mudanças climáticas, tiveram efeitos diferentes sobre as espécies da megafauna que, dependendo de suas características ecológicas, se tornou mais suscetível à extinção. Embora tenha-se utilizado apenas uma espécie como exemplo neste capítulo, foi possível observar que sem o efeito do clima reduzindo a área de distribuição da presa (e consequentemente seu tamanho populacional), os mesmos parâmetros populacionais humanos e intensidade de caça levariam um tempo desproporcionalmente maior para extinguir a presa se o processo tivesse se iniciado durante o UMG.

No capítulo seguinte, o modelo básico descrito acima será aplicado às diversas espécies de mamíferos de grande porte que se encontravam na América do Sul no final do Pleistoceno e que coexistiram com os primeiros humanos chegando nesse continente. O objetivo é avaliar o quanto das datas de último registro das espécies da megafauna pode ser explicado pelo modelo de simulação que combina tanto os efeitos das mudanças climáticas durante o último ciclo glacial quanto da caça humana.

Síntese

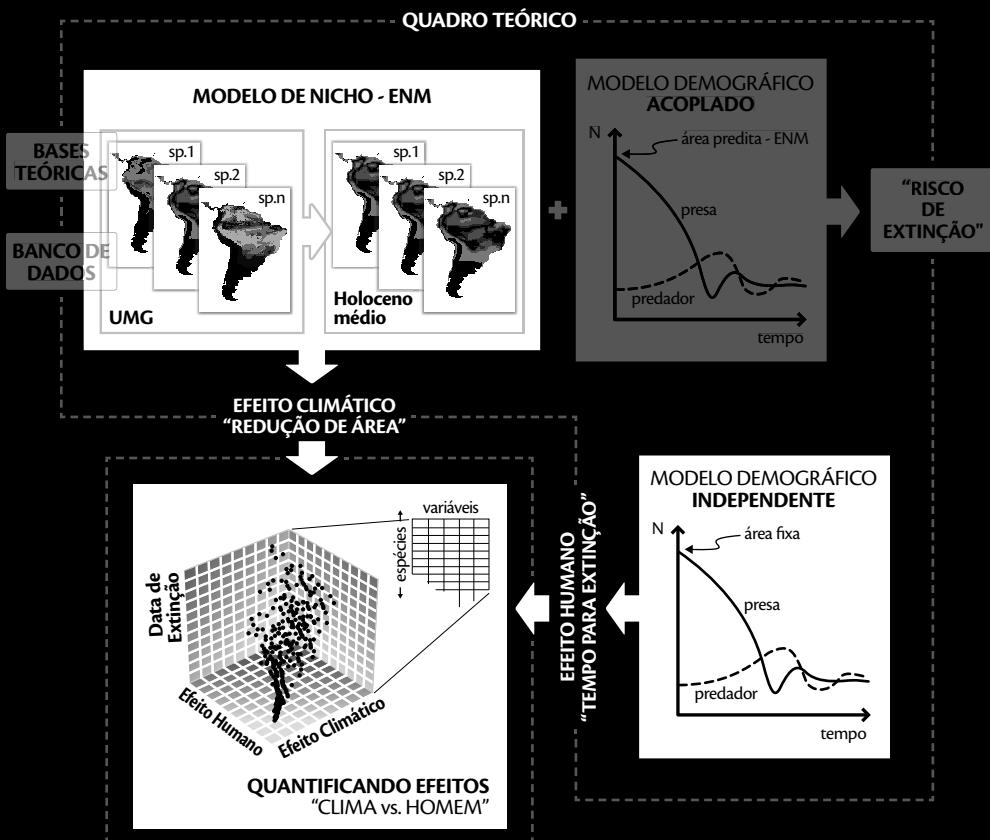
- Os impactos antrópicos sobre as espécies são conhecidos há bastante tempo, mas foi nas décadas de 1960-70 que essa ideia ganhou força com a hipótese de sobrematança de Paul Martin, baseada principalmente na sincronia entre colonização humana e as ondas de extinção em todos os continentes. Além disso, existem evidências de uso direto da megafauna pelos humanos, embora em pequenas quantidades, indicando atividade de caça, inclusive pela existência de ferramentas específicas para tal;
- Independente das evidências empíricas, os efeitos potenciais da caça pelos humanos sobre as espécies extintas no final do Pleistoceno têm sido avaliados a partir de modelos demográficos baseados na interação predador-presa, partindo do pressuposto de coexistência Homem-megafauna. Há evidência de que a megafauna coexistiu com os humanos em pelo menos alguma parte da América do Sul, tornando essa abordagem de interação biótica predador-presa válida para esse continente (para *Eremotherium*, inclusive, usado aqui como exemplo);
- O modelo demográfico simples construído nesse capítulo se baseia em relações macroecológicas para estimar alguns parâmetros intrínsecos das espécies extintas, com a novidade de que a abundância da presa foi estimada em função de sua área de distribuição geográfica e adequabilidade climática no final do Pleistoceno usando ENMs;
- O modelo demográfico demonstrou que o cenário original de sobrematança proposto por Paul Martin (i.e., extinção em menos de 1.000 anos desde a chegada dos humanos) só é plausível com elevadas taxas de crescimento da população humana, baixa mortalidade por déficit nutricional e elevado consumo de carne, bem como elevada capacidade de suporte para humanos e baixa para presas. Isso indica que a hipótese de sobrematança é plausível para algumas combinações de parâmetros das presas e dos caçadores humanos. Conclui-se, portanto, que a hipótese de sobrematança por si só, embora plausível, não é a opção mais parcimoniosa para explicar a maior parte dos cenários de extinção simulados nesse modelo, o que reforça novamente a idéia recente de que múltiplas causas devem ser utilizadas para explicar a extinção da megafauna.

Sugestões de leitura

- Alroy J, 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science*, 292: 1893-1896.
- Fiedel S & Haynes G, 2004. A premature burial: comments on Grayson and Meltzer's "Requiem for overkill". *Journal of Archaeological Science*, 31: 121-131.
- Grayson DK & Meltzer DJ, 2003. A requiem for North American overkill. *Journal of Archaeological Science*, 30: 585-593.
- Grayson DK & Meltzer DJ, 2004. North American overkill continued? *Journal of Archaeological Science*, 31: 133-136.
- Haynes G, 2007. A review of some attacks on the overkill hypothesis, with special attention to misrepresentations and doubletalk. *Quaternary International*, 169-170: 84-94.

CAPÍTULO 6

Extinção da Megafauna na América do Sul: Combinando os Efeitos da Sobrematança e das Mudanças Climáticas



"The coincidence of the collapse of climatically suitable areas and the increase in anthropogenic impacts in the Holocene are most likely to have been the "coup de grâce" which set the place and time for the extinction of the woolly mammoth."

- David Nogués-Bravo -

Conforme discutido de forma mais detalhada no capítulo 5, após um longo debate que se estendeu pelas décadas de 1970-90 (e em alguns casos até hoje; ver síntese em Koch & Barnosky 2006), a discussão sobre os impactos das mudanças climáticas após o UMG e da chegada do Homem (sobrematança) sobre a megafauna está atualmente mais centrada na magnitude relativa de seus efeitos, em diferentes partes do mundo (Prescott *et al.* 2012). As ferramentas de modelagem de nicho, associadas à modelagem geográfica dos climas passados (apresentados de forma detalhada nos capítulos 2 e 3, respectivamente) têm sido uma importante ferramenta para apoiar as hipóteses relativas aos efeitos climáticos (e.g., Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Lorenzen *et al.* 2011; ver também capítulo 4). Por outro lado, os modelos demográficos de sobrematança, apresentados no capítulo 5, têm sido utilizados há bastante tempo para estabelecer a plausibilidade dos efeitos antrópicos (ver síntese em Koch & Barnosky 2006). Entretanto, foram feitas poucas tentativas (se é que alguma) de combinar efetivamente essas ferramentas e utilizá-las em conjunto para avaliar seu poder de explicação sobre a extinção da megafauna. Embora essa combinação seja difícil e se constitua, na verdade, em um dos desafios de pesquisa na área, algumas abordagens serão exploradas a seguir.

Datas de Extinção

Inicialmente, definiu-se que o objetivo de uma abordagem integradora seria explicar, em um contexto comparativo, a data de extinção das espécies/gêneros que compuseram a megafauna da América do Sul no final do Pleistoceno/início do Holoceno utilizando os efeitos climáticos e antrópicos a partir dos modelos de nicho e demográfico discutidos nos capítulos anteriores (Tab. 6.1). Essa é apenas uma possibilidade de combinar os efeitos desses dois fatores e modelá-los. Essas datas podem ser estimadas pelos registros arqueológicos/paleontológicos mais recentes de cada espécie/gênero (*"least appearance date"*; ver Steadman *et al.* 2005, Barnosky & Lindsey 2010), obtidas a partir de um extenso banco de dados disponível em Lima-Ribeiro & Diniz-Filho (2013). Esse banco de dados foi montado a partir de

uma busca exaustiva por tais informações usando múltiplas fontes e critérios, tais como literatura científica, literatura cinza (teses, dissertações, relatórios, resumos de congresso) e bancos de dados “on-line” disponíveis em diversos idiomas (capítulo 3). Devido à ambiguidade em torno da classificação taxonômica dos registros da megafauna em nível de espécie, bem como às mudanças na nomenclatura, escolheu-se incluir apenas táxons em nível de gênero. Cada registro foi avaliado, em termos da qualidade e confiabilidade de sua datação, seguindo

Tabela 6.1. Dados básicos utilizados para a análise combinada dos efeitos de mudança climática e sobrematança sobre as datas de extinção (DATA) da megafauna sul-americana, incluindo o número de registros de cada gênero utilizado na modelagem (Registros), sua massa corpórea, em kg, a diferença entre as áreas de distribuição potencial no UMG e Holoceno médio (Área) obtidas a partir dos modelos de nicho e o tempo para extinção (TE) obtido pelo modelo de sobrematança assumindo uma área constante (TE^{cte}) e utilizando-se a adequabilidade climática (TE^{ENM}). Informações detalhadas sobre DATA e Massa podem ser obtidas no Apêndice 3.

Gêneros	DATA	Registros	Massa (kg)	Área	TE^{cte}	TE^{ENM}
<i>Antifer (=Paracerus)</i>	11.600	6	100	146	1.629	709
<i>Arctotherium</i>	10.345	10	1.500	-472	1.155	851
<i>Canis</i>	9.030	6	65	544	2.400	1.090
<i>Catonyx</i>	9.960	16	600	123	1.356	924
<i>Cuvieronius</i>	11.990	28	5.000	-1878	962	546
<i>Doedicurus</i>	7.291	4	1.300	128	1.182	544
<i>Dusicyon</i>	2.980	13	14	-2308	3.551	1.189
<i>Equus</i>	10.290	23	400	-156	1.501	972
<i>Eremotherium</i>	11.340	59	3.000	-1811	1.038	602
<i>Eutatus</i>	10.000	4	145	-114	2.001	651
<i>Glossotherium</i>	12.240	13	1.500	-14	1.155	841
<i>Glyptodon</i>	8.490	28	2.000	-1478	1.103	694
<i>Hemiauchenia</i>	10.440	7	1.000	161	1.235	621
<i>Hippidion</i>	8.990	15	400	-1071	1.501	946
<i>Hoplophorus</i>	8.490	5	280	-414	1.660	925
<i>Lestodon</i>	13.500	8	4.000	1172	996	663
<i>Macrauchenia</i>	11.665	16	1.100	-353	1.216	873
<i>Megatherium</i>	7.750	43	3.800	-575	1.003	603
<i>Mylodon</i>	10.200	12	200	-191	1.816	1.027
<i>Neocroerous</i>	8.680	8	150	756	1.988	1.050
<i>Nothrotherium</i>	12.200	6	150	413	1.988	938
<i>Palaeolama</i>	10.300	10	1.000	-71	1.235	862
<i>Pampatherium</i>	10.000	15	150	-714	1.988	1.029
<i>Propaopus</i>	8490	14	47	-611	2.600	1.129
<i>Scelidotherium (= Scelidodon)</i>	7.550	11	850	-156	1.269	874
<i>Sclerocalyptus</i>	7.000	7	280	541	1.660	925
<i>Smilodon</i>	9.130	17	300	-643	1.629	984
<i>Stegomastodon (=Haplomastodon)</i>	12.980	86	6.000	-1065	935	576
<i>Toxodon</i>	11.090	45	1.100	-312	1.216	762

a classificação proposta por Barnosky & Lindsey (2010: Tab. 1). Assim, quando disponíveis, apenas os registros mais confiáveis de cada gênero foram utilizados. Acredita-se, portanto, que as datas utilizadas nas análises abaixo representam a melhor informação empírica disponível sobre a época de extinção da megafauna na América do Sul.

Além disso, em função da incerteza e das discussões sobre a época de chegada do Homem à América do Sul (ver Dillehay *et al.* 2008, Rothhammer & Dillehay 2009), foram utilizados apenas os gêneros cujo registro mais recente não ultrapasse 15.000 anos atrás. O gênero *Holmensina*, por exemplo, cujo registro mais recente é datado em 41.000 ± 1.300 anos atrás (AA-33647a; Jull *et al.* 2004), foi excluído das análises porque os humanos certamente não coexistiram com esses animais na América do Sul, portanto, nenhum efeito antrópico pode ser invocado como causa de sua extinção (ver discussão sobre esse pressuposto de coexistência Homem-megafauna no capítulo anterior e em Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2013). Essa data de extinção (simplesmente DATA daqui para frente), em alguns casos transformada para escala logarítmica, passa a ser a variável-resposta em todos os modelos explorados em seguida.

É interessante notar, inicialmente, que essa variável DATA está significativamente correlacionada com a massa corpórea das espécies ($r = 0,51$; $P = 0,004$; Fig. 6.1), de modo que espécies maiores se extinguiram há mais tempo. Essas DATAs, entretanto, não estão significativamente enviesadas pelo número de registros de cada gênero ($r = 0,28$; $P = 0,15$; ver abaixo os problemas com o efeito de amostragem para comparação entre gêneros).

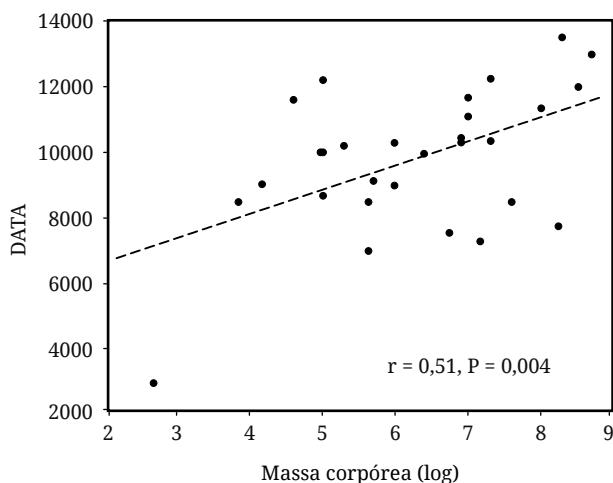


Figura 6.1. Relação entre DATA (registro mais recente de cada gênero – “least appearance date”) e a massa corpórea (em escala log) da megafauna sul-americana extinta no final do Pleistoceno/início do Holoceno. O ponto influente à esquerda é representado pelo gênero *Ducysis*.

Distribuição Geográfica

Os modelos de nicho (ENMs), discutidos de forma detalhada no capítulo 2 e aplicados no capítulo 4 para *Eremotherium*, foram utilizados para obter a área de distribuição potencial durante o UMG e Holoceno médio de todos os gêneros extintos da megaflora mostrados na tabela 6.1. É importante notar que apenas os gêneros com registros fósseis disponíveis para calibrar os modelos de nicho foram utilizados nas análises. Os mapas de consenso foram obtidos a partir de seis métodos (Bioclim, distância Euclidiana, distância de Gower, Distância Mahalanobis, ENFA e GARP) e cinco AOGCMs (CCSM, CNRM, MIROC, MPI e MRI), previamente discutidos nos capítulos anteriores, e indicam a frequência com que cada célula da região Neotropical foi predita como presença entre os 30 modelos no total (6 métodos * 5 AOGCMs). Finalmente, a área de distribuição potencial utilizada nas análises abaixo (Tab. 6.1) foi obtida utilizando um limiar de decisão de 0,5 para truncar essas frequências, ou seja, apenas as células preditas por pelo menos metade dos modelos foram consideradas como presença para cada gênero.

A distribuição estatística da mudança de área entre o UMG e o Holoceno médio é ligeiramente assimétrica à esquerda considerando os 29 gêneros extintos, indicando que 65% deles (19/29) sofreram redução da distribuição potencial durante o último ciclo glacial (Fig. 6.2). Essa mudança de área também está altamente correlacionada ($r = 0,88$; $P < 0,001$) com a mudança na superfície de abundância estimada combinando-se as adequabilidades e as equações alométricas, conforme discutido para *Eremotherium* no capítulo 5. Assim, os modelos de nicho permitem concluir que a maior parte dos gêneros sofreu reduções importantes da distribuição potencial após o UMG, bem como da adequabilidade climática na maior parte da região Neotropical em função das mudanças no clima.

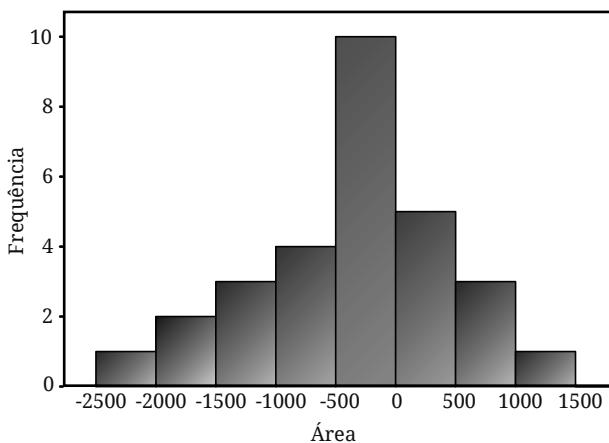


Figura 6.2. Distribuição de frequências da mudança na área de distribuição potencial modelada entre o UMG e o Holoceno médio, para os 29 gêneros da megaflora sul-americana mostrados na tabela 6.1. Números negativos indicam redução de área entre o UMG e o Holoceno médio.

Entretanto, é importante ressaltar que a comparação das áreas de distribuição potencial dos diferentes gêneros utilizando modelos de nicho é ainda carregada de incertezas e dificuldades metodológicas e conceituais, e isso se torna particularmente complicado para espécies com sérias deficiências de amostragem, conforme discutido nos capítulos 2 e 3. Aqui, por exemplo, o número de registros fósseis utilizados para calibrar os ENMs variou de 4 a 86 entre os 29 gêneros e, de fato, há uma correlação significativa entre a mudança estimada de distribuição potencial e esse número de registros ($r = -0,50$; $P = 0,006$). Assim, é importante considerar essa variável de amostragem quando forem analisados os efeitos relativos da redução de área por efeito climático e por efeito de sobrematança. Por exemplo, embora não haja uma correlação significativa entre mudança de área e DATA (em escala logarítmica; $r = 0,33$; $P = 0,08$), essa correlação aumenta consideravelmente e passa a ser significativa ($r = 0,53$; $P < 0,004$) quando são “descontados” os efeitos do número de registros em uma correlação parcial.

De qualquer maneira, essa variável de mudança de área expressa o quanto as mudanças climáticas afetaram a distribuição potencial de cada gênero da megafauna durante o último ciclo glacial, podendo ser também utilizada como uma expressão do efeito climático para explicar a defasagem temporal entre a mudança no clima e a extinção da espécie.

O Modelo de Sobrematança em um Contexto Multi-Espécies

A avaliação do tempo de extinção esperado para um determinado gênero sob efeito de sobrematança, dada também a partir da densidade inicial das presas estimada pela adequabilidade climática modelada com ENMs para o UMG e para 11.000 anos atrás (este inferido pelas simulações paleoclimáticas do Holoceno médio), foi discutida no capítulo 5 para o exemplo aplicado à *Eremotherium*. Embora essa avaliação possa ser utilizada para analisar a plausibilidade da explicação, ela não permite necessariamente, por si só, um desdobramento dos efeitos climáticos e antrópicos. Na verdade, essa avaliação considerando a adequabilidade climática para estimar a densidade inicial das presas estima o efeito conjunto das mudanças climáticas e da sobrematança. Para que tal desdobramento seja efetivo, seria preciso inicialmente tornar esse modelo de sobrematança independente da adequabilidade climática e da distribuição potencial da espécie no UMG e Holoceno médio. Assim, como uma tentativa de desdobrar os dois efeitos, o modelo de sobrematança foi aplicado considerando-se uma área de distribuição geográfica constante para todos os gêneros (arbitrariamente definida em 2.000.000 km²), sendo a abundância inicial da presa ($\text{o } K_p$) estimada multiplicando a densidade dada pela equação alométrica usando o tamanho (massa) do corpo por essa área constante. Assim, o tempo para extinção (TE) definido por esse modelo não é, de fato, um tempo esperado real para a presa, como apresentado anteriormente para *Eremotherium*, mas apenas uma variável que sintetiza os efeitos antrópicos atuando nas espécies. Uma pequena modificação do modelo apresentado no

capítulo 5 foi efetuada para corrigir a proporção de carne consumida de cada espécie em função da riqueza total de espécies. Assim, à medida que uma espécie (ou gênero, nesse caso) se extingue, o esforço de caça (consumo de carne) se redistribui igualmente entre as espécies que persistem (assume-se, portanto, que a proporção de carne da megafauna consumida pelos humanos se mantém e que a extinção de uma espécie não diminui essa proporção). Mas, de qualquer modo, esse modelo multi-espécies apresenta poucas diferenças em relação ao modelo que assume independência entre as espécies.

O tempo para extinção (TE) esperado pelo modelo pode ser então correlacionado à data de extinção de cada gênero e, se o modelo de sobrematança for realmente capaz de explicar a extinção da megafauna, a expectativa é que haja uma forte relação negativa entre essas duas variáveis (ou seja, gêneros que se extinguiram há mais tempo – DATA maior – se extinguiram mais rapidamente após a chegada do Homem – TE menor).

Entretanto, após algumas análises, um aspecto curioso relacionado às equações alométricas para estimar a densidade apareceu nos modelos. Conforme já discutido anteriormente, os gêneros de maior porte se extinguem antes (DATA maior) daqueles de menor porte (ver Fig. 6.1). Não obstante, uma aplicação inicial do modelo de sobrematança para os 29 gêneros, cujas densidades foram estimadas pela equação alométrica de Silva and Downing (1995) e com a área constante de 2.000.000 km², mostra uma correlação muito elevada ($r = 0,938$) entre TE e massa corpórea, porém positiva, ou seja, gêneros de maior porte levam mais tempo para se extinguir do que gêneros de menor porte. Esse fato é o oposto do observado na Fig. 6.1 e, obviamente, há também uma correlação positiva entre o TE estimado pelo modelo e a DATA ($r = 0,45$; $P < 0,001$; mas ver texto abaixo). Assim, é curioso que, embora o modelo de sobrematança explique a variação nas datas de extinção dos gêneros, ele realiza essa predição de forma inversa (os valores de TE também variam pouco entre os gêneros, entre 1100 e 1700 anos).

O que explica essa inversão é a equação alométrica utilizada para estimar a densidade das populações e que termina por determinar o balanço entre as taxas de crescimento populacional, mortalidade e consumo das presas. No modelo de sobrematança desenvolvido no capítulo 5, a mortalidade da presa ocorre tanto naturalmente (valor embutido na taxa intrínseca de crescimento) quanto por efeito de caça. O número de indivíduos mortos por efeito de caça, por sua vez, é função da quantidade de carne que cada presa fornece dado sua massa corporal. Embora a população de uma espécie de pequeno/médio porte cresça mais rapidamente e possua abundância maior (r_p e K_p altos), a exigência nutricional da população humana é pré-estabelecida e, por consequência, o Homem deve consumir um número maior de indivíduos dessa espécie, já que são pequenos, quando comparada a uma espécie de maior porte. Assim, as espécies de pequeno/médio porte apresentam uma taxa de mortalidade relativamente maior e se extinguem mais rapidamente, sob as condições estabelecidas no modelo demográfico, do que uma espécie de maior porte.

Por outro lado, a equação de Brown (1995), utilizada por Diniz-Filho (2002, 2004) e que delimita o limite superior do envelope de restrição gerado pela relação entre densidade e massa corpórea (Fig. 6.3A), estima densidades muito superiores que a equação de Silva & Downing (1995), especialmente para as espécies de pequeno porte (Fig. 6.3B). Por se tratar de um envelope de restrição, essa diferença não aparece nas espécies de maior porte (ou a diferença é muito

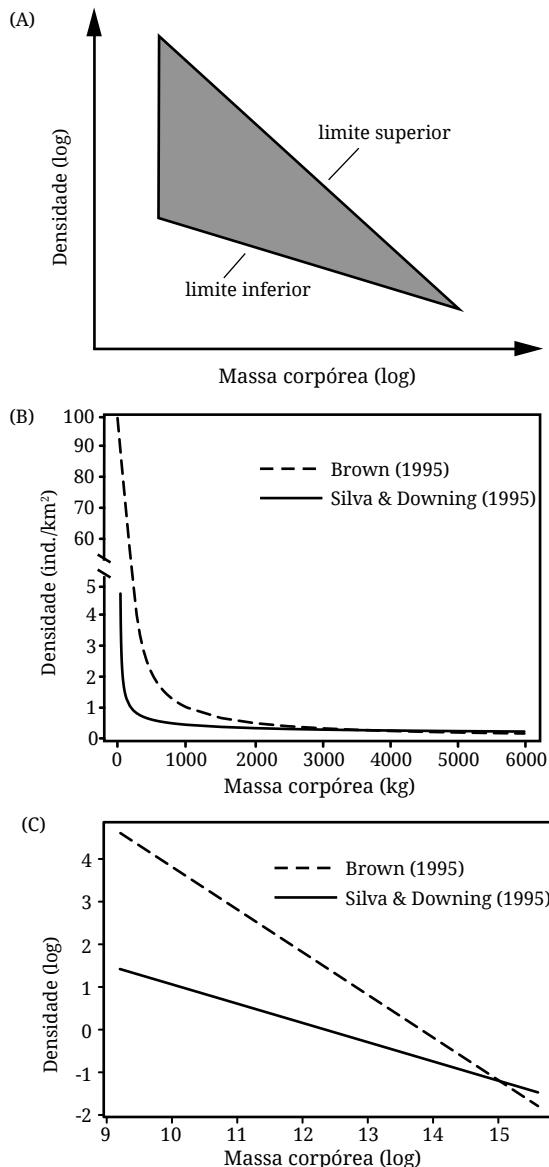


Figura 6.3. Relação macroecológica entre densidade e massa corpórea mostrando o envelope de restrição teórico (A) e as diferenças de densidades estimadas pelas equações de Brown (1995) e Silva & Downing (1995) (B e C). Em C, note que as duas equações geram retas com inclinações diferentes que se assemelham ao envelope de restrição em A.

pequena e não influencia tanto o modelo demográfico, conforme apresentado no capítulo 5 para *Eremotherium*), mas torna-se muito grande em espécies de pequeno/médio porte. Para um animal de 3.000 kg, por exemplo, os modelos de Silva & Downing (1995) e de Brown (1995) geram valores de densidade iguais a 0,29 e 0,33, respectivamente. Entretanto, para um animal de 100 kg, a densidade estimada pela equação de Brown (1995) é quase uma ordem de magnitude superior àquela estimada pela de Silva & Downing (1995) e, para uma espécie de 10 kg, essa diferença ultrapassa uma ordem de magnitude (Fig. 6.3B). A equação de Silva & Downing (1995) estima, assim, densidades mais semelhantes entre espécies de pequeno e grande porte do que a equação de Brown (1995).

Na verdade, a equação alométrica de Silva & Downing (1995) estima densidades próximas ao limite inferior, ou tendência mediana, do envelope de restrição oriundo da relação entre densidade e massa corpórea (Fig. 6.3C). Assim, embora nos dois casos animais de pequeno porte possuam abundâncias maiores do que as de grande porte, a variação de abundância entre animais de pequeno e grande porte muda muito pouco entre as duas equações. Ou seja, com o aumento da massa corporal, o limite superior do envelope de restrição (equação de Brown 1995) decresce muito mais rapidamente que o limite inferior (equação de Silva & Downing 1995; ver inclinação das retas na Fig. 6.3C e interpretação do envelope de restrição em Brown 1995). Essa diferença é suficiente para inverter o balanço entre o crescimento populacional e o consumo humano no modelo de sobrematança. Consequentemente, as duas equações geram previsões inversas quanto ao tempo para extinção (TE), embora altamente correlacionadas com o tamanho do corpo, conforme figura 6.4.

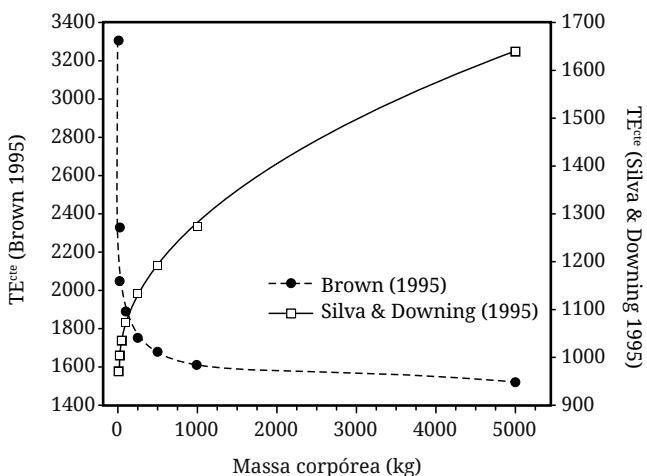


Figura 6.4. Relação entre TE^{cfe} estimado pelo modelo de sobrematança do capítulo 5 e massa corpórea, estimando-se as densidades a partir das equações alométricas de Brown (1995) e Silva & Downing (1995).

Consequentemente, é interessante notar que a correlação entre TE^{cte} e DATA (em escala logarítmica) estimada a partir do modelo de sobrematança utilizando-se a equação de Brown (1995) passa a -0,65 ($P < 0,001$), um valor mais alto do que o obtido para a equação de Silva & Downing (1995) e na “direção” esperada (ou seja, espécies maiores se extinguem antes; Fig. 6.5). Essa relação, entretanto, é bastante influenciada por *Dusycion avus*, para as duas equações, por apresentar um tempo para extinção muito superior aos demais gêneros. Entretanto, segundo Prevosti *et al.* (2011), *D. avus* realmente se extinguiu na região da Patagônia há cerca de 2.800 anos atrás, muito depois da grande onda de extinção da megafauna datada para o limite Pleistoceno/Holoceno (~11.000 anos atrás). Dessa forma, *D. avus* não foi retirado das análises, apesar de ser um ponto influente na relação TE vs. DATA (Fig. 6.5), já que o modelo apresenta previsões compatíveis com dados empíricos. Os valores de TE^{cte} para esse modelo são também bem mais variáveis quando comparados ao anterior, variando entre 900 e 3500 anos.

Assim, embora as duas equações expliquem razoavelmente bem a data de extinção (DATA) dos 29 gêneros da megafauna sul-americana, elas fazem previsões inversas quanto à “direção” das extinções. Alguns trabalhos discutem a possibilidade de que espécies de menor porte sejam, de fato, tão sensíveis a efeitos antrópicos e climáticos quanto de grande porte (Lyons *et al.* 2004, Cardillo *et al.* 2005, Blois *et al.* 2010, Terry *et al.* 2011), mas os padrões do registro arqueológico/paleontológico mostram que espécies maiores se extinguiram antes (ver Fig. 6.1). Como as duas equações produzem padrões semelhantes (mas com direções inversas) nos modelos finais que serão apresentados a seguir, na ausência de informações mais detalhadas sobre a abundância e densidade para cada gênero, optou-se por utilizar as previsões do modelo de sobrematança construído a partir da equação de Brown (1995).

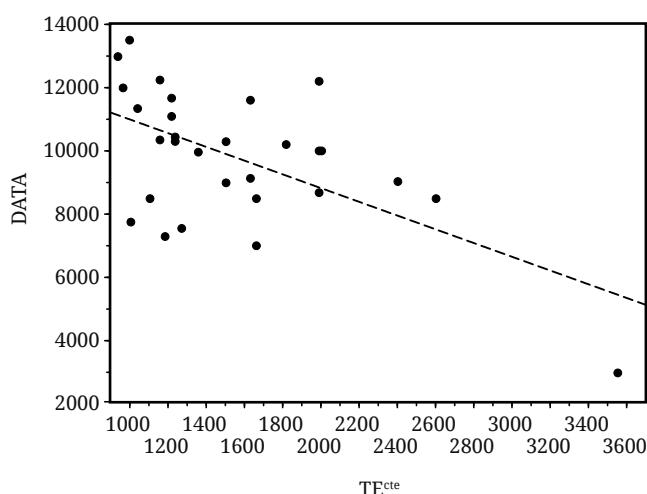


Figura 6.5. Relação entre DATA e tempo para extinção (TE^{cte}) estimado pelo modelo de sobrematança utilizando-se a equação alométrica de Brown (1995) para a densidade.

Combinando os Efeitos de Sobrematança e Mudanças Climáticas

Utilizando-se as duas variáveis conjuntamente (i.e., a mudança na área de distribuição geográfica e o TE^{cte} estimado pelo modelo de sobrematança com área constante) para explicar a variação na DATA de extinção (transformada para escala logarítmica) dos 29 gêneros da megafauna sul-americana e colocando-se o número de registros como covariável em uma regressão múltipla (Tab. 6.2), obtém-se um coeficiente de determinação (R^2) igual a 0,52 ($F_{3,25} = 9,03$; $P < 0,001$), com efeitos significativos tanto para sobrematança (coeficiente padronizado igual a -0,53; $P = 0,03$) quanto para a mudança na área de distribuição entre o UMG e o Holoceno médio (coeficiente padronizado igual a 0,39; $P = 0,003$). Embora o coeficiente da covariável “número de registros” não seja significativo (coeficiente padronizado igual a 0,21; $P = 0,27$), sua remoção reduz um pouco o coeficiente de determinação para 0,49 e faz com que o coeficiente da variável “mudança de área” passe a ser marginalmente não significativo ($P = 0,06$). Note-se que o coeficiente do efeito das mudanças climáticas (indicado pela variável “mudança de área”) é positivo em relação à data de extinção, de modo que quanto maior o impacto climático sobre um gênero, mais antiga foi sua extinção (ou seja, mais rapidamente após o UMG, conforme esperado por um efeito de defasagem temporal – “time lag”). O efeito da sobrematança, conforme já discutido anteriormente, continua negativo mesmo no modelo múltiplo.

Tabela 6.2. Coeficientes da regressão múltipla utilizando TE^{cte} e mudança de área para estimar a DATA de extinção dos 29 gêneros da megafauna sul-americana ($R^2 = 0,52$; $F_{3,25} = 9,03$; $P < 0,001$).

Preditor	Beta (\pm erro padrão)	P
Intercepto	9,54 ± 0,15	<0,001
TE ^{cte}	-0,53 ± 0,16	0,003
Área	0,39 ± 0,17	0,03
Registros	0,21 ± 0,19	0,27

Uma regressão parcial (ver Legendre & Legendre 2012) foi utilizada para desdobrar os efeitos das mudanças climáticas e do modelo de sobrematança sobre as datas de extinção dos 29 gêneros da megafauna sul-americana (Fig. 6.6A). Como dito acima, o modelo global explica 49,5% da variação nas datas (excluindo-se o efeito da covariável “número de registros”), enquanto que os modelos de mudança na área de distribuição geográfica e de sobrematança explicam, respectivamente, 11,2% e 42,1%. A soma desses efeitos é de 53,3%, indicando assim uma pequena sobreposição entre eles (de 3,8%). Consequentemente, o efeito de sobrematança independente do clima foi igual a 38,3% e o efeito do clima independente da sobrematança foi igual a 7,4%. Existe, portanto, uma pequena tendência de que espécies que foram mais afetadas pelo efeito climático tiveram também sua extinção potencializada pela chegada do Homem. Esses resultados são condizentes

com que se tem discutido recentemente em termos de sinergia entre as causas da extinção da megafauna (Grayson 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008). Entretanto, a magnitude dos impactos climáticos e antrópicos varia entre diferentes espécies (ver Lorenzen *et al.* 2011), o que pode explicar a baixa sobreposição entre esses efeitos obtidos pela regressão parcial.

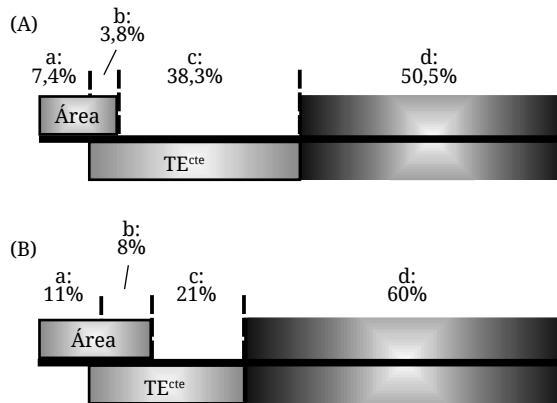


Figura 6.6. Coeficientes de determinação da regressão parcial utilizando TE^{cte} e mudança de área para estimar a DATA de extinção dos 29 gêneros da megafauna sul-americana. TE^{cte} foi obtido calculando a densidade das presas a partir da equações (A) de Brown (1995) e (B) de Silva & Downing (1995).

Para fins comparativos, repetindo-se a análise acima com o modelo de sobrematança obtido pela equação alométrica de densidade de Silva & Downing (1995), o coeficiente de determinação da regressão múltipla passa a 0,40, mas com coeficientes mais balanceados entre os efeitos de sobrematança e mudança climática (apesar da predição inversa do modelo de sobrematança, já discutida; Fig. 6.6B).

Modelo de Sobrematança Incorporando os ENMS

Outra tentativa de analisar conjuntamente os efeitos do clima e da sobrematança sobre os 29 gêneros extintos foi feita aplicando-se o modelo de sobrematança não com uma área constante, mas utilizando-se a área de distribuição geográfica predita pelos ENMs de cada gênero, bem como a curva de abundância estimada a partir das adequabilidades climáticas no UMG e projetadas para o Holoceno médio, conforme demonstrado no capítulo anterior.

Entretanto, apesar do modelo de sobrematança baseado na equação alométrica de Brown (1995) gerar resultados na direção esperada da relação entre tamanho corpóreo e tempo para extinção (no qual as espécies maiores se extinguem mais rápido), essa equação alométrica gera um outro problema. Em função dos valores de abundância para as espécies de pequeno/médio porte serem muito elevados (conforme já discutido, quase 10 vezes maiores do que os obtidos pelas equações de Silva & Downing 1995), para vários casos nos quais

as distribuições geográficas estimadas para o Holoceno médio também são grandes (gerando assim valores totais de abundância muito elevados), essas espécies de pequeno/médio simplesmente não se extinguem em um prazo de 10.000-15.000 anos. Esse fato pode estar ligado às amostragens pequenas do registro fóssil e, sob essas condições, conforme já discutido no capítulo 2, os ENMs tendem a sobreestimar as áreas reais de ocorrência. Esses fatores, combinados à equação de Brown (1995), podem gerar abundância extremamente elevadas.

Mais uma vez, a incerteza em relação às abundâncias e às distribuições das espécies comprometem uma conclusão direta sobre o balanço entre os efeitos de sobrematança e das mudanças climáticas. De qualquer modo, embora o tempo para extinção absoluto seja muito provavelmente sobreestimado pela combinação dos problemas nas estimativas das abundâncias e distribuições geográficas, obter valores de TE^{ENM} para um modelo no qual a abundância inicial seja tanto função da densidade alométrica quanto da distribuição geográfica (na realidade, distribuição de adequabilidades) pode ser interessante. Assim, apenas para fins de cálculo, as abundâncias das espécies foram obtidas utilizando-se os mesmos procedimentos do capítulo 5, ou seja, utilizando-se a equação alométrica de Brown (1995) para definir a densidade nos locais onde a adequabilidade climática é máxima e reduzindo essa densidade de forma Gaussiana à medida que a adequabilidade diminui. A seguir, elas foram divididas por 100, apenas para tornar mais rápido o tempo de simulação (uma solução equivalente seria aumentar o tempo indefinidamente). Outra solução seria aumentar a capacidade de suporte humana, já que o K_h utilizado no modelo (de 4.000.000 de indivíduos) é quase 10 vezes menor do que aquele estimado pela equação de Brown (1995).

De qualquer modo, todas essas soluções são equivalentes sob um ponto de vista comparativo entre as espécies. O TE^{ENM} final estimado por esse modelo está, como esperado (já que ele é baseado na equação de Brown 1995), negativamente correlacionado com a DATA de extinção ($r = -0,43$; $P = 0,02$; Fig. 6.7), explicando, portanto, 18,6% da variação. Note-se que, novamente, *D. avus* é um ponto influente na relação.

Uma comparação desses resultados com os obtidos anteriormente, no qual foram analisados os efeitos da sobrematança com área constante (TE^{cte}) e da mudança na área de distribuição geográfica por uma modelo de regressão múltipla, sugerem algo interessante. O poder de explicação do modelo de sobrematança combinado com adequabilidade climática estimada pelos ENMs, de fato, é bem menor do que o modelo de área constante (18,6% em relação a pouco mais de 40%), o que pode parecer estranho em um primeiro momento. Essa comparação sugere que adicionar uma abundância estimada a partir da área de distribuição da espécie resulta em um modelo menos explicativo do que um modelo assumindo uma área constante (algo em princípio irrealista) para todos os gêneros. De fato, os valores de TE nos dois modelos (com densidade em uma área constante - TE^{cte} - e considerando a variação de adequabilidade dos modelos ENMs - TE^{ENM}) estão relacionados de forma não-linear, mas com uma elevada correlação (Spearman $r_s = 0,81$), reforçando que o efeito climático durante o último ciclo glacial é pequeno em relação à sobrematança.

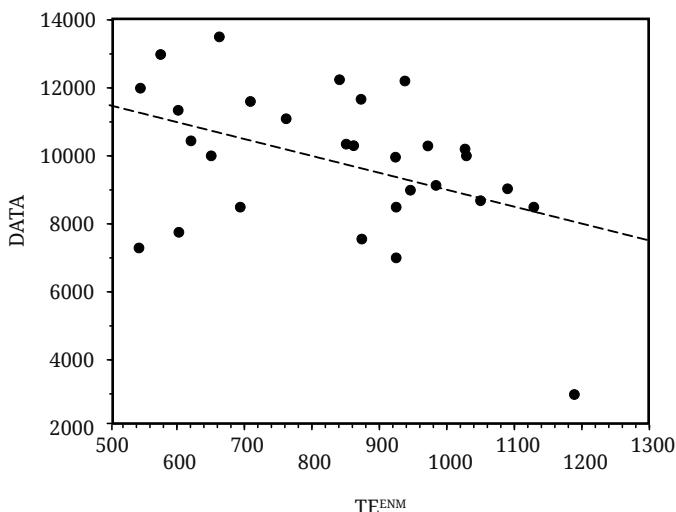


Figura 6.7. Relação entre DATA e o tempo de extinção (TE^{ENM}) estimado pelo modelo de sobrematança com as abundâncias estimadas combinando-se a equação alométrica e a adequabilidade climática obtida pelos ENMs.

Uma interpretação desses resultados, que em um primeiro momento parecem conflitantes, é que, embora a área modelada diminua entre o UMG e o Holoceno médio para a maioria dos 29 gêneros, os ENMs possuem muitos erros devido aos vieses de amostragem do registro fóssil e está predizendo, provavelmente, áreas muito sobreestimadas. De fato, incorporar o número de registros melhora os modelos anteriores, conforme já discutido, ao mesmo tempo em que os valores finais de abundância são extremamente elevados. Portanto, incorporar diretamente os resultados dos ENMs no modelo de sobrematança (gerando abundâncias em função da adequabilidade) piora suas previsões. Esses erros de estimativa são compartilhados, entretanto, entre o modelo ENM calibrado no UMG e sua projeção no Holoceno médio, de modo que a diferença entre eles mostra um padrão mais consistente de perda de distribuição geográfica para a maioria dos gêneros da megaflora sul-americana. As análises anteriores mostram que é essa perda de área no Holoceno médio (corrigida pelo efeito de amostragem) que explica as datas de extinção, e não a área de distribuição ou variação geográfica na adequabilidade por si. Ou seja, independente da área de distribuição dos gêneros no Holoceno médio, sua data de extinção é explicada, em parte, pelo efeito da sobrematança, e o efeito adicional que melhora a explicação não é dado pela área em si, mas sim pela perda de área modelada.

Assim, apesar de ser uma tentativa inicial de acoplar modelos demográficos de predador-presa e ENMs, os resultados apresentados acima sugerem que, conforme tem sido discutido recentemente (Koch & Barnosky 2006, Grayson 2007, Nogués-Bravo *et al.* 2008, Lorenzen *et al.* 2011, Prescott *et al.* 2012), tanto o efeito da sobrematança quanto das mudanças climáticas contribuíram para a extinção da megaflora pleistocênica na América do Sul.

Síntese

- A dinâmica de extinção da megafauna pode ser representada ou expressa nas datas de extinção de cada espécie (*last appearance date*), de modo que espécies que sofreram efeitos do clima e do Homem mais expressivos (i.e., elevada mudança de área e pequeno TE) apresentam data de extinção mais antiga;
- Os efeitos climáticos e antrópicos foram combinados usando uma regressão múltipla a fim de explicar as datas de extinção de 29 gêneros da megafauna sul-americana extintos no final do Pleistoceno, sendo a magnitude de cada efeito desdobrada usando uma regressão parcial. Considerando uma área de distribuição geográfica constante para estimar a abundância inicial de cada presa, a mudança de área e o tempo para extinção explicaram cerca de 50% da variância nas datas de extinção, mas o efeito intrínseco da sobrematança (~40%) foi maior que aquele do clima (~11%);
- Quando as abundâncias iniciais são estimadas usando a área predita pelos ENMs e o decaimento gaussiano da adequabilidade climática, os dois preditores acima explicam uma proporção menor das datas de extinção. Na verdade, o tempo para extinção predito pelo modelo demográfico usando a densidade estimada pela adequabilidade climática já expressa, por si só, o efeito do clima sobre as espécies. Entretanto, esse efeito do clima é capturado a partir da adequabilidade climática e não pela mudança na área de distribuição geográfica. Assim, quando combinados em uma regressão múltipla, os efeitos climáticos e antrópicos expressos independentemente nas variáveis “mudança de área” e “tempo para extinção” (computado a partir da área constante) explicam uma maior parte da variação na dinâmica de extinção da megafauna, indicando que tanto as mudanças climáticas quanto os impactos antrópicos afetaram a dinâmica de extinção da megafauna sul-americana, concordando com a tendência atual de que as extinções do Quaternário tardio foram causadas por múltiplos fatores estressantes e não apenas um ou outro isoladamente.

Sugestões de Leitura

Borrero LA, 2008. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: the lost evidence. *Quaternary International*, 185: 69-74.

Brook BW, Sodhi NS & Bradshaw CJA, 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 23: 453-460.

Koch PL & Barnosky AD, 2006. Late Quaternary Extinctions: State of the Debate. *Annual*

Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 37: 215-50.

Lorenzen ED et al., 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479: 359-365.

Prescott GW et al., 2012. Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 4527-4531.

CAPÍTULO 7

Conclusões

"We can never know the complete 'truth' because any knowledge about the real world is based on (limited) data, because the methods to derive and analyse real world data sets are subject to constraints and biases, and because amount of data is limited by time and costs ... [however] Looking at models from the perspective of optimising empirical work might [...] help to better understand the system."

- Damaris Zurell -

O objetivo geral do livro foi mostrar uma série de ferramentas que podem ser úteis para investigar os padrões de extinção da megafauna no final do Pleistoceno, focando principalmente nas novas ferramentas de modelagem de nicho e sua aplicação em dados de paleodistribuição. Os modelos de nicho calibrados com dados fósseis e simulações paleoclimáticas estimam a distribuição geográfica de espécies extintas em períodos passados e recentemente têm sido utilizados para avaliar os efeitos das mudanças climáticas sobre a dinâmica de distribuição da megafauna e seu risco de extinção no final do Pleistoceno/início do Holoceno. Ao mesmo tempo, é possível acoplar esses modelos de nicho a simulações demográficas que têm sido utilizadas há bastante tempo para avaliar a plausibilidade do efeito antrópico (especialmente caça) ter, de fato, extinto a megafauna.

Esses modelos são, sem dúvida nenhuma, um grande avanço científico para avaliar as causas da extinção da megafauna (Martínez-Meyer et al. 2004, Nogués-Bravo et al. 2008, Banks et al. 2008a, Varela et al. 2010, Lorenzen et al. 2011). Entretanto, seus resultados têm sido interpretados apenas de forma descriptiva. Conforme já abordado nos capítulos anteriores, é necessário avaliar, de forma

independente, a magnitude relativa dos efeitos de cada uma das supostas causas da extinção e não apenas sua plausibilidade. Algumas tentativas ilustres de desdobrar os efeitos antrópicos e climáticos foram propostas recentemente, relacionando o período do pico de extinção das espécies com os períodos de chegada do homem e de flutuações extremas na temperatura em cada continente (Prescott *et al.* 2012; mas veja também Nogués-Bravo *et al.* 2010). Embora louvável e inovadora, essa abordagem considera apenas os padrões observados (não os processos) a partir de dados empíricos. As análises a partir de padrões são comuns em ecologia, porém demonstram menor poder preditivo que aquelas baseadas nos processos atuantes em cada etapa gerando os padrões observados. Portanto, para entender melhor a extinção da megafauna pleistocênica e alcançar maior sucesso nas previsões de extinções futuras ainda é necessário considerar os processos atuantes na dinâmica de extinção por influência das mudanças climáticas e da ação humana.

As análises simples apresentadas no capítulo 6, por exemplo, são uma tentativa inicial de desdobrar a magnitude dos efeitos antrópicos e climáticos atuando sobre a dinâmica de extinção da megafauna sul-americana utilizando modelos que, de certa forma, consideram os processos afetando diretamente as espécies. Embora trate-se de uma primeira aproximação considerando os processos envolvidos na extinção e um modelo relativamente simples, foi possível explicar cerca de 50% da variação nessas datas. Os efeitos de mudança climática e sobrematança explicam, proporcionalmente, 11% e 42% dessa variação, com uma pequena sobreposição entre eles. Esses valores, entretanto, são dependentes de uma série de fatores e pressuposições e não devem ser interpretados de forma direta, e sim em um contexto estatístico amplo. A mensagem geral é que é possível explicar uma boa parte da variação nas datas de extinção das espécies em função dos efeitos combinados da chegada do Homem (i.e., caça direta) e das mudanças climáticas após o UMG.

Os resultados obtidos, apesar de encorajadores, são dependentes de uma série de pressupostos que foram adotados a fim de contornar as dificuldades geradas pela ausência de dados empíricos e/ou por dificuldades computacionais

e operacionais. Um exemplo dramático desse problema é a dependência da direção da previsão de extinção em função da equação alométrica utilizada para estimar a densidade das espécies a partir da sua massa corpórea, apresentada no capítulos 5 e 6. Mas sabe-se, claro, que todas as variáveis em questão apresentam erros de estimativa e vieses em potencial, especialmente as datas de extinção das espécies (considerando o pequeno conhecimento paleontológico/ arqueológico da América do Sul, quando comparado, por exemplo, à Europa e América do Norte).

Assim, um primeiro passo para melhorar o nosso conhecimento acerca da extinção da megafauna, especialmente na América do Sul, seria aumentar consideravelmente o esforço de coleta (e ao mesmo tempo organização e gerenciamento) de

dados, tanto em termos de espécies quanto em termos de seus registros fósseis, no tempo e no espaço. Ao mesmo tempo, seria preciso melhorar as datações e tentar entender essa variação em um contexto geográfico (em termos de como a distribuição geográfica das espécies entrou em colapso e as levou à extinção, em última instância).

A partir de um maior conjunto de dados, seria possível melhorar consideravelmente a estimativa da distribuição geográfica das espécies obtida a partir dos modelos de nicho. Uma melhor qualidade dos dados poderia permitir a aplicação de métodos mais sofisticados de modelagem de nicho e, eventualmente, permitir até mesmo a incorporação de outros fatores, tais como dispersão e interações bióticas, que permitam uma melhor aproximação da distribuição geográfica realizada a partir das distribuições geográficas potenciais. Ao mesmo tempo, seria preciso melhorar os dados de paleoclima (que também são, por sua vez, simulações a partir de modelos), especialmente no sentido de torná-los mais estratificados, com resolução temporal mais fina (disponíveis para um número maior de períodos geológicos). Assim, não seria preciso assumir uma relação entre intensidade de mudança climática (como feito no capítulo 6) e o período que ocorreram, para diferentes espécies.

Note-se ainda que, mesmo nesse caso de uma melhoria na qualidade dos mapas de paleodistribuição, uma aplicação coerente dos modelos demográficos de sobrematança ainda exigiria uma melhor estimativa das abundâncias das espécies, o que só pode ser feito a partir de uma melhor compreensão de como essas abundâncias variam nas espécies modernas. Embora os componentes filogenéticos dessa densidade e/ou abundância sejam, em geral, baixos, impedindo uma aproximação direta a partir de espécies viventes relacionadas às espécies extintas, uma melhoria nos dados atuais poderia auxiliar na calibração dos modelos alométricos.

Nesse contexto, dois aspectos importantes a serem melhorados nos modelos é torná-los espacialmente explícitos, como feito por Alroy (2001), e baseados em indivíduos (*individual-based models*; DeAngelis & Gross 1991, Giacomini 2007). Entretanto, há uma série de dificuldades para que isso se torne uma realidade. Inicialmente, seria preciso que os mapas de abundância (obtidos a partir das adequabilidades produzidas pelos ENMs) fossem melhor definidos. A relação entre adequabilidade e abundância ainda é um assunto controverso em modelagem de nicho, mas alguns trabalhos recentes mostram que é possível se apoiar nessa relação, especialmente quando métodos simples de modelagem de nicho são utilizados (ver Tôrres *et al.* 2012). Isso permitiria também levar em conta não só a perda total de abundância (como modelada aqui), mas também a fragmentação de habitats e seus efeitos sobre a abundância. Talvez mais importante e controverso, um modelo espacialmente explícito dos efeitos de sobrematança e mudanças climáticas implicaria também em entender como o Homem ocupou o continente sul-americano.

De forma mais realista, seria preciso incorporar a um modelo espacialmente explícito a estrutura etária das espécies e como as interações (no caso, predação humana) interagem com esse efeito. Note-se que isso também implica em um

conhecimento melhor da ecologia e aspectos da história-de-vida (*life history*) das espécies atuais, a fim de calibrar os modelos para as espécies extintas. Em última instância, atualmente até há capacidade computacional para desenvolver tais modelos complexos, até o nível de indivíduos (*individual-based models*), mas isso implica necessariamente em melhores dados para calibrar de forma realista o modelo de modo a torná-lo menos dependente de pressupostos, resolvendo ao mesmo tempo problemas ligados ao grande número de parâmetros necessários. Apesar de tantos desafios, uma simulação espacialmente explícita do processo de sobrematança na qual as abundâncias locais das espécies seriam função da adequabilidade climática da espécie e da estruturação espacial das populações humanas colonizando o continente, seria um passo importante na compreensão dos padrões de extinção.

De qualquer modo, apesar dos problemas discutidos acima, espera-se que as discussões, análises e resultados apresentados ao longo de todo o livro sejam um estímulo para que outros estudos utilizem melhores dados e problemas para resolver a questão da extinção da megafauna no Quaternário tardio e entender como esse evento global foi desencadeado a partir de processos que possam ser utilizados para predizer as extinções futuras. Essa compreensão é importante sob o ponto de vista acadêmico, mas ao mesmo tempo pode trazer lições importantes em termos da conservação da fauna ainda existente, e mesmo de outros assuntos ligados à conservação, como o estabelecimento de “parques pleistocênicos” e reintroduções da megafauna para suprir as funções ecológicas das espécies extintas (veja, por exemplo, Galetti 2004, Donlan *et al.* 2006, Guimarães *et al.* 2008, Oliveira-Santos & Fernandez 2009). Esse conhecimento é critico para auxiliar nas tomadas de decisão e minimizar os grandes impactos que a espécie humana está certamente causando na fauna atual.

Referências Bibliográficas

- Agenbroad LD, 2005. North American Proboscideans: Mammoths: The state of Knowledge, 2003. *Quaternary International*, 126-128: 73-92.
- Allouche O, Tsoar A & Kadmon R, 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, Kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223-1232.
- Alroy J, 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science*, 292: 1893-1896.
- Anderson NJ *et al.*, 2006. Linking palaeoenvironmental data and models to understand the past and to predict the future. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 696-704.
- Anderson RP, Lew D & Peterson AT, 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232.
- Araújo MB & Peterson AT, 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93: 1527-1539.
- Araújo MB & New M, 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 42-47.
- Araújo MB & Pearson RG, 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28: 693-695.
- Araújo MB *et al.*, 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology & Biogeography*, 14: 529-538.
- Araújo MB & Luoto M, 2007. The importance of biotic interactions for modeling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Austin MP, 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- Banks WE *et al.*, 2008a. Reconstructing ecological niches and geographic distributions of caribou (*Rangifer tarandus*) and red deer (*Cervus elaphus*) during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, 27: 2568-2575.
- Banks WE *et al.*, 2008b. Human ecological niches and ranges during the LGM in Europe derived from an application of eco-cultural niche modeling. *Journal of Archaeological Science*, 35: 481-491.
- Bargo M, Iuliis G & Vizcaíno SF, 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 53-61.
- Barnosky AD *et al.*, 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*, 306: 70-75.
- Barnosky AD & Lindsey EL, 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International*, 217: 10-29.
- Barnosky AD, 2008. Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105: 11543-11548.
- Barnosky AD, Carrasco MA & Graham RW, 2011a. Collateral mammal diversity loss associated with late Quaternary megafaunal extinctions and implications for the future. *Geological Society, London*, 358: 179-189.
- Barnosky AD *et al.*, 2011b. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51-57.
- Barve N *et al.*, 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222: 1810-1819.
- Beaver JE, 2007. *Paleolithic Ungulate hunting: simulation and mathematical modeling for archaeological inference and explanation*. The University of Arizona: PhD thesis.
- Begon M, Townsend CR & Harper JL, 2006. *Ecology: from Individuals to ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.

- Beissinger SR, 2000. Ecological mechanisms of extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97: 11688-11689.
- Belovský GE, 1988. An optimal foraging-based model of hunter-gatherer population dynamics. *Journal of Anthropological Archaeology*, 7: 329-372.
- Belyea LR, 2007. Revealing the Emperor's new clothes: niche-based palaeoenvironmental reconstruction in the light of recent ecological theory. *The Holocene*, 17: 683-688.
- Bement LC & Carter BJ, 2010. Jake Bluff: clovis bison hunting on the southern plains of North America. *American Antiquity*, 75: 907-933.
- Blois JL, McGuire JL & Hadly EA, 2010. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change. *Nature*, 465: 771-775.
- Bonfils CJ, Lewden D & Taylor KE, 1998. Summary documentation of the PMIP models. Available: <http://pmip.lsce.ipsl.fr/docs/>. Accessed 17 March 2012.
- Borrero LA, 2008. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: the lost evidence. *Quaternary International*, 185: 69-74.
- Borrero LA, 2009. The elusive evidence: the archeological record of the South American extinct megafauna. In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 145-168.
- Braconnot P et al., 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Climate Change*, 2: 417-424.
- Brook BW & Bowman DMJS, 2002. Explaining the Pleistocene megafaunal extinctions: models, chronologies, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 14624-14627.
- Brook BW & Bowman DMJS, 2004. The uncertain blitzkrieg of Pleistocene megafauna. *Journal of Biogeography*, 31: 517-523.
- Brook BW, Sodhi NS & Bradshaw CJA, 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 453-460.
- Brook BW & Bowman DMJS, 2005. One equation fits overkill: why allometry underpins both prehistoric and modern body size-biased extinctions. *Population Ecology*, 47: 137-141.
- Brown JH, 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brown JH & Maurer BA, 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *The American Naturalist*, 130: 1-17.
- Brown JH & Maurer BA, 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Budyko MI, 1967. On the causes of the extinction of some animals at the end of the Pleistocene. *Soviet Geography Review and Translation*, 8: 783-793.
- Bueno-Hernández AA & Llorente-Bousquets JE, 2006. The other face of Lyell: historical biogeography in his Principles of geology. *Journal of Biogeography*, 33: 549-559.
- Burnside WR et al., 2012. Human macroecology: linking pattern and process in big-picture human ecology. *Biological Review*, 87: 194-208.
- Busby JR, 1986. *Bioclimatic Prediction System (BIOCLIM) User's Manual Version 2.0*. Australian Biological Resources Study Leaflet.
- Busby JR, 1991. BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. In Margules CR & Austin MP (eds.). *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. Canberra: CSIRO. p. 64-68.
- Campbell B, 1998. *Human ecology*. 2 ed. New York: Aldine de Gruyter.
- Cannon MD & Meltzer DJ, 2004. Early Paleoindian foraging: examining the faunal evidence for large mammal specialization and regional variability in prey choice. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1955-1987.
- Cardillo M et al., 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309: 1239-1241.
- Carnaval A & Moritz C, 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35: 1201.
- Carnaval AC et al., 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, 323: 785-789.
- Carpenter G, Gillison AN & Winter J, 1993. DOMAIN: A flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants

- and animals. *Biodiversity and Conservation*, 2: 667-680.
- Cartelle C & De Iuliis G, 2006. *Eremotherium laurillardi* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 199-209.
- Charles R, 1997. The exploitation of carnivores and other fur-bearing mammals during the north-western european late upper palaeolithic and mesolithic. *Oxford Journal of Archaeology*, 16: 253-276.
- Cione AL, Tonni EP & Soibelzon L, 2003. Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 5: 1-19.
- Cione AL, Tonni EP & Soibelzon L, 2009. Did humans cause the Late Pleistocene-Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 125-144.
- Cohen J, 1995a. *How many people can the earth support?* New York: W. W. Norton & Company.
- Cohen J, 1995b. Population growth and earth's human carrying capacity. *Science*, 269: 341-346.
- Colinvaux PA, De Oliveira PE & Bush MB, 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypothesis. *Quaternary Science Reviews*, 19: 141-169.
- Collevatti RG *et al.*, 2012a. A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology*, 21: 5845-5863.
- Collevatti RG *et al.*, 2012b. Recovering the demographical history of a Brazilian Cerrado tree species *Caryocar brasiliense*: coupling ecological niche modeling and coalescent analyses. *Natureza & Conservação*, 10: 169-176.
- Collevatti RG *et al.*, 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography*, 40: 345-358.
- Colwell RK & Rangel TF, 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19651-58.
- Cosgrove R *et al.*, 2010. Overdone overkill - the archaeological perspective on Tasmanian megafaunal extinctions. *Journal of Archaeological Science*, 37: 2426-2503.
- Damuth J, 1981. Population-density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- Dantas M, Queiroz A & Santos F, 2012. An anthropogenic modification in an *Eremotherium* tooth from northeastern Brazil. *Quaternary International*, 253:107-109.
- Davies AL & Bunting MJ, 2010. Applications of Palaeoecology in Conservation. *The Open Ecology Journal*, 3: 54-67.
- Davies TJ, Purvis A & Gittleman JL, 2009. Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. *The American Naturalist*, 174: 297-307.
- Davis AJ *et al.*, 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391: 783-786.
- Davis MB, 1994. Ecology and paleoecology begin to merge. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 357-358.
- Dayton L, 2001. Mass extinctions pinned on Ice Age hunters. *Science*, 292: 1819.
- De Marco P, Diniz-Filho JAF & Bini LM, 2008. Spatial analysis improves species distributionmodelling during range expansion. *Biology Letters*, 4: 577-580.
- De Marco Pjr & Siqueira MF, 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade*, 5: 65-76.
- DeAngelis DL & Gross LJ, 1991. *Individual-based models and approaches in ecology: concepts and models*. New York: Chapman and Hall.
- Delcourt HR & Delcourt PA, 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. London: Chapman & Hall.
- Diamond J, 1989. Overview of recent extinctions. In Western D & Pearl M (eds.). *Conservation for the Twenty-first Century*. Oxford: Oxford University Press. p. 37-41.

- Dillehay TD *et al.*, 2008. Monte Verde: Seaweeds, food, and medicine and the peopling of the Americas. *Science*, 325: 1287-1289.
- Diniz-Filho JAF, 2002. Modelos ecológicos e extinção da megaflora no Pleistoceno. In 80. Canindé ed. p. -52.
- Diniz-Filho JAF, 2004. Macroecological analyses support an overkill scenario for Late Pleistocene extinctions. *Brazilian Journal of Biology*, 64: 407-414.
- Diniz-Filho JAF *et al.*, 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54: 339-349.
- Diniz-Filho JAF *et al.*, 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32: 897-906.
- Donlan CJ *et al.*, 2006. Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation. *The American Naturalist*, 168: 660-681.
- Dormann CF *et al.*, 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 35: early view.
- Dormann CF *et al.*, 2008. Components of uncertainty on species distribution analysis: a case study of the great grey shrike. *Ecology*, 89: 3371-3386.
- Elith J, 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. In Ferson S & Burgman M (eds.). *Quantitative Methods for Conservation Biology*. New York: Springer-Verlag. p. 39-58.
- Elith J & Graham CH, 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32: 66-77.
- Elith J & Leathwick JR, 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.
- Elith J *et al.*, 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- Faith JT & Surovell TA, 2009. Synchronous extinction of North America's Pleistocene mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 20641-20645.
- Farber O & Kadmon R, 2003. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modelling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling*, 160: 115-130.
- Fiedel S, 2009. Sudden deaths: the chronology of terminal Pleistocene megafaunal extinction. In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 21-38.
- Field J & Fullagar R, 2001. Archaeology and Australian Megafauna. *Science*, 294: 7.
- Fielding AH & Bell JF, 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- Foote M *et al.*, 2007. Rise and fall of species occupancy in Cenozoic fossil mollusks. *Science*, 318: 1131-1134.
- Franklin J, 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and predictions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Frissen G, 1998. Paleoindian large mammals hunters of the plains of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 14576-14583.
- Galetti M, 2004. Parks of the Pleistocene: recreating the cerrado and the Pantanal with the megafauna. *Natureza & Conservação*, 2: 93-100.
- Giacomini HC, 2007. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica*, 37: 431-446.
- Gilbert MTP *et al.*, 2008. DNA from pre-Clovis human coprolites in Oregon, North America. *Science*, 320: 786-789.
- Gillespie R *et al.*, 2012. Man and megafauna in Tasmania: closing the gap. *Quaternary Science Reviews*, 37: 38-47.
- Gnecco C, 2003. Against ecological reductionism: Late Pleistocene hunter-gatherers in the tropical forests of northern South America. *Quaternary International*, 109-110: 13-21.
- Goebel T, Waters MR & O'Rourke DH, 2008. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science*, 319: 1497-1502.
- Gotelli NJ, 2008. *A Primer of Ecology*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.

- Graham RW & Lundelius EL, 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinction. In Martin PS & Klein RG (eds.). *Quaternary extinction: a prehistoric revolution*. Tucson: University of Arizona Press. p. 211-222.
- Grayson DK, 1984. Nineteenth-century explanations of Pleistocene extinctions: A review and analysis. In Martin PS & Klein RG (eds.). *Quaternary extinctions: A prehistoric revolution*. Tucson: University of Arizona Press. p. 5-39.
- Grayson DK & Meltzer DJ, 2002. Clovis hunting and large mammal extinction: a critical review of the evidence. *Journal of World Prehistory*, 16: 313-359.
- Grayson DK & Meltzer DJ, 2003. A requiem for North American overkill. *Journal of Archaeological Science*, 30: 585-593.
- Grayson DK & Meltzer DJ, 2004. North American overkill continued? *Journal of Archaeological Science*, 31: 133-136.
- Grayson D, 2001. Did human hunting cause mass extinction? *Science*, 294: 1459-1462.
- Grayson D, 2007. Deciphering North American Pleistocene extinctions. *Journal of Anthropological Research*, 63: 185-213.
- Guimarães PR, Galetti M & Jordano P, 2008. Seed Dispersal Anachronisms: Rethinking the Fruits Extinct Megafauna Ate. *PLoS ONE*, 3: e1745.
- Guisan A, Edwards TC & Hastie T, 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89-100.
- Guisan A & Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan A & Zimmermann NE, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guthrie RD, 2003. Rapid size decline in Alaskan Pleistocene horse before extinction. *Nature*, 426: 169-171.
- Guthrie RD, 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. *Nature*, 441: 207-209.
- Hadly EA & Barnosky AD, 2009. Vertebrate fossils and the future of conservation biology. In Dietl GP & Flessa KW (eds.). *Conservation Paleobiology: using the past to manage for the future*. Lubbock, TX: The Paleontological Society. p. 39-59.
- Hamilton MJ & Buchanan B, 2007. Spatial gradients in Clovis-age radiocarbon dates across North America suggest rapid colonization from the north. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 15625-15630.
- Hanberry BB, He HS & Dey DC, 2012. Sample sizes and model comparison metrics for species distribution models. *Ecological Modelling*, 227: 29-33.
- Haynes G, 2002. The catastrophic extinction of North American mammoths and mastodons. *World Archaeology*, 33: 391-416.
- Haynes G, 2007. A review of some attacks on the overkill hypothesis, with special attention to misrepresentations and doubletalk. *Quaternary International*, 169-170: 84-94.
- Haynes G, 2009a. *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science.
- Haynes G, 2009b. Estimates of Clovis-Era megafaunal populations and their extinction risks. In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 39-54.
- Haynes G, 2010. Extinctions in North America's Late Glacial landscapes. *Quaternary International*. doi:10.1016/j.quaint.2010.07.026
- Hern W, 1999. How many times has the human population doubled? Comparisons with cancer. *Population and Environment*, 21: 59-80.
- Hijmans RJ et al., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hijmans RJ & Graham CH, 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12: 2272-2281.
- Hilborn R & Mangel M, 1997. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton: Princeton University Press.
- Hirzel AH et al., 2002. Ecological-niche factors analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036.

- Holliday VT, 2000. The evolution of paleoindian geochronology and typology on the Great Plains . *Geoarchaeology: An International Journal*, 15: 227-290.
- Hortal J et al., 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed realized niche of the species. *Oikos*, 117: 847-858.
- Hutchinson GE, 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Isaac JL, 2009. Effects of climate change on life history: implications for extinction risk in mammals. *Endangered Species Research*, 7: 115-123.
- Jablonski D, 1999. The future of the fossil record. *Science*, 284: 2114-2116.
- Jablonski D, 2004. Extinction: past and present. *Nature*, 427: 589.
- Jiménez-Valverde A & Lobo JM, 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, 31: 361-369.
- Jiménez-Valverde A, Lobo JM & Hortal J, 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. *Diversity and Distributions*, 14: 885-890.
- Johnson CN, 2002. Determinants of loss of mammal species during the Late Quaternary ‘megafauna’ extinctions: life history and ecology, but not body size. *Proceedings of the Royal Society B*, 269: 2221-27.
- Johnson CN, 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2502-2519.
- Jull AJT et al., 2004. Radiocarbon dating of extinct fauna in the Americas recovered from tar pits. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 223-224: 668-671.
- Kelt DA & Van Vuren DH, 2001. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *The American Naturalist*, 157: 637-645.
- Koch PL & Barnosky AD, 2006. Late Quaternary Extinctions: State of the Debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 215-50.
- Kusimba SB, 1999. Hunter-gatherer land use patterns in late stone age east Africa. *Journal of Anthropological Archaeology*, 18: 165-200.
- Legendre P & Legendre L, 2012. *Numerical ecology*. 3rd ed. Oxford: Elsevier.
- Levins R, 1966. The strategy of model building in population biology. In Sober E (ed.). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT press. p. 18-27.
- Lima-Ribeiro MS et al., 2012a. Human arrival scenarios have a strong influence on interpretations of the late Quaternary extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: e2409-e2410.
- Lima-Ribeiro MS & Diniz-Filho JAF, 2012. Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: uma abordagem promissora em paleoecologia. *Revista Brasileira de Paleontologia* (in press).
- Lima-Ribeiro MS et al., 2012b. Potential suitable areas of giant ground sloths dropped before its extinction in South America: the evidences from bioclimatic envelope modeling. *Natureza & Conservação*, 10: 145-151.
- Lima-Ribeiro MS, Faleiro FAV & Silva DP, 2013. Current and historical climate signatures to deconstructed tree species richness pattern in South America. *Acta Scientiarum - Biological Science* (in press).
- Lima-Ribeiro MS & Diniz-Filho JAF, 2013. American megafaunal extinctions and human arrival: an improved evaluation using a meta-analytical approach. *Quaternary International*. (in press).
- Lima-Ribeiro MS et al., In review(a). Not as simple as it seems: a comment about the ghost climatic effects on Pleistocene mammal extinctions. *Quaternary Research*.
- Lima-Ribeiro MS et al., In review(b). Climate drove changes in geographical ranges and extinction dynamics of late Quaternary South American Proboscideans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Liu CR et al., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28: 385-393.
- Liu CR, White M & Ewell G, 2009. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. In 18th World IMACS / MODSIM Congress. Cairns, Australia. p. 4241-4247.
- Lobo JM et al., 2007. How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity and Distributions*, 13: 772-780.

- Lobo JM, Jiménez-Valverde A & Real R, 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 145-151.
- Lorenzen ED *et al.*, 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479: 359-365.
- Lyell C, 1830. *Principles of Geology: being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation*. London: John Murray.
- Lyman RL, 2006. Paleozoology in the service of conservation biology. *Evolutionary Anthropology*, 15: 11-19.
- Lyman RL, 2012. A warrant for applied palaeozoology. *Biological Review*, 87: 513-525.
- Lyons SK, Smith FA & Brown JH, 2004. Of mice, mastodons and men: human mediated extinction on four continents. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 339-358.
- Maguire KC & Stigall AL, 2009. Using ecological niche modeling for quantitative biogeographic analysis: a case study of Miocene and Pliocene Equinae in the Great Plains. *Paleobiology*, 35: 587-611.
- Marshall LG, 1988. Extinction. In Myers AA & Giller PS (eds.). *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall. p. 219-254.
- Martin PS, 1967. Prehistoric Overkill. In Martin PS & Wright Jr. HE (eds.). *Pleistocene extinction: the search for a cause*. New Haven: Yale University Press. p. 75-120.
- Martin PS, 1973. The discovery of America: the first Americans may have swept the Western Hemisphere and decimated its fauna within 1000 years. *Science*, 179: 969-974.
- Martin PS, 1984. Prehistoric Overkill: the global model. In Martin PS & Klein RG (eds.). *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. Tucson: University of Arizona Press. p. 354-403.
- Martínez-Meyer E & Peterson AT, 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33: 1779-1789.
- Martínez-Meyer E, Peterson AT & Hargrove WW, 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.
- Meltzer DJ, 1986. Pleistocene overkill and the associational critique. *Journal of Archaeological Science*, 13: 51-60.
- Meltzer DJ & Mead JI, 1985. Dating late Pleistocene extinctions: theoretical issues, analytical bias and substantive results. In Mead JI & Meltzer DJ (eds.). *Environments and extinctions: man in Late Glacial North America*. Orono: Center for the Study of Early Man, University of Maine. p. 145-174.
- Miotti L & Saleme M, 1999. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during late-Pleistocene - early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, southern South America). *Quaternary International*, 53/54: 53-68.
- Miranda EE & Coutinho AC, 2004. *Brasil Visto do Espaço*. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite. Disponível em: <<http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>>. Acesso em: 25 out. 2012.
- Mosimann JE & Martin PS, 1975. Simulating overkill by Paleoindians. *American Scientist*, 63: 304-313.
- Nenzén HK & Araújo MB, 2011. Choice of threshold alters projections of species range shifts under climate change. *Ecological Modelling*, 222: 3346-3354.
- Nogués-Bravo D *et al.*, 2008. Climate change, humans, and the extinction of the Woolly Mammoth. *PLOS Biology*, 6: 685-692.
- Nogués-Bravo D, 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 521-531.
- Noy-Meir I, Wlaker D & Williams WT, 1975. Data transformations in ecological ordination. II. On the meaning of data standardization. *Journal of Ecology*, 63: 779-800.
- O'Regan HJ, Turner A & Wilkinson DM, 2002. European Quaternary refugia: a factor in large carnivore extinction? *Journal of Quaternary Science*, 17: 789-795.
- Oliveira-Santos LGR & Fernandez FAS, 2009. Pleistocene Rewilding, Frankenstein Ecosystems, and an Alternative Conservation Agenda. *Conservation Biology*, 24: 4-6.
- Pavoine Setal., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for

- improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118: 391-402.
- Payne JL & Finnegan S, 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 10506-10511.
- Pearce J & Ferrier S, 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133: 225-245.
- Pearman PB *et al.*, 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 149-158.
- Pearson RG & Dawson TP, 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12: 361-371.
- Pearson RG *et al.*, 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Pearson RG *et al.*, 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33: 1704-1711.
- Pereira RS & Siqueira MF, 2007. Algoritmo genético para produção de conjuntos de regras (GARP). *Megadiversidade*, 3: 46-55.
- Peters RH, 1983. *The ecological significance of body size*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peterson AT, 2009. Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of evidence. *Frontiers in Biogeography*, 1: 19-25.
- Peterson AT & Nyári Á, 2007. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis sp.*, in the Neotropics. *Evolution*, 62: 173-183.
- Peterson AT & Soberón J, 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10: 1-6.
- Peterson AT *et al.*, 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Oxford: Princeton University Press.
- Peterson AT, Soberón J & Sánchez-Cordero V, 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Phillips SJ, Anderson RP & Schapire RE, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips SJ *et al.*, 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181-197.
- Phillips SJ & Dudik M, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Pitblado BL, 2011. A tale of two migrations: reconciling recent biological and archaeological evidence for the Pleistocene peopling of the Americas. *Journal of Archaeological Research*, 19: 327-375.
- Politis G & Messineo P, 2008. The Campo Laborde site: New evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. *Quaternary International*, 191: 98-114.
- Prentice IC *et al.*, 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19: 117-134.
- Prescott GW *et al.*, 2012. Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 4527-4531.
- Prevosti FJ *et al.*, 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quaternary International*. doi:10.1016/j.quaint.2011.02.010
- Pulliam HR, 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- Purvis A *et al.*, 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 1947-1952.
- Randall DA *et al.*, 2007. Climate Models and Their Evaluation. In Solomon S *et al.* (eds.). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Raup DM, 1991. *Extinction: bad genes or bad luck?* Oxford: Oxford University press.
- Rawlence NJ *et al.*, 2012. The effect of climate and environmental change on the

- megafaunal moa of New Zealand in the absence of humans. *Quaternary Science Reviews*, 50: 141-153.
- Redmond BG *et al.*, 2012. New evidence for Late Pleistocene human exploitation of Jefferson's Ground Sloth (*Megalononyx jeffersonii*) from northern Ohio, USA. *World Archaeology*, 44: 75-101.
- Reed DH, 2004. Extinction risk in fragmented habitats. *Animal Conservation*, 7: 181-191.
- Reich D *et al.*, 2012. Reconstructing Native American population history. *Nature*, 488: 370-374.
- Reynolds PS, 2002. How big is a giant? The importance of method in estimating body size of extinct mammals. *Journal of Mammalogy*, 83: 321-332.
- Rothhammer F & Dillehay TD, 2009. The Late Pleistocene colonization of South America: an interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics*, 73: 540-549.
- Rowcliffe JM, Cowlishaw G & Long J, 2003. A model of human hunting impacts in multi-prey communities. *Journal of Applied Ecology*, 40: 872-889.
- Rull V, 1990. Quaternary palaeoecology and ecological theory. *Orsis*, 5: 91-111.
- Rull V, 2010. Ecology and Palaeoecology: Two Approaches, One Objective. *The Open Ecology Journal*, 3: 1-5.
- Salgado-Labouriau ML, 1997. Late Quaternary palaeoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science*, 12: 371-379.
- Salgado-Labouriau ML, 1994. *História ecológica da Terra*. São Paulo: Edgard Blucher.
- Salgado-Labouriau ML, 2001. Reconstruindo as comunidades vegetais e o clima no passado. *Humanidades*, 48: 24-40.
- Schuster S & Schulte W, 2000. Anthropogenic causes, mechanisms and effects of Upper Pliocene and Quaternary extinctions of large vertebrates. *Oxford Journal of Archaeology*, 19: 223-239.
- Scott JM, Heglund PJ & Morrison ML, 2002. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Washington, DC: Island Press.
- Shea JJ, 2006. The origins of lithic projectile point technology: evidence from Africa, the Levant, and Europe. *Journal of Archaeological Science*, 33: 823-846.
- Silva M & Downing JA, 1995. The allometric scaling of density and body mass: a nonlinear relationship for terrestrial mammals. *American Naturalist*, 145: 704-727.
- Simberloff D, 1986. The proximate causes of extinction. In Raup DM & Jablonski D (eds.). *Patterns and processes in the history of life*. Berlin: Springer. p. 259-276.
- Simões MG & Holz M, 2004. Tafonomia: processos e ambientes de sedimentação. In Carvalho IS (ed.). *Paleontologia*. Rio de Janeiro: Interciêncie.
- Smith FA & Boyer AG, 2012. Losing time? Incorporating a deeper temporal perspective into modern ecology. *Frontiers of Biogeography*, 4: 26-39.
- Smith FA & Lyons SK, 2011. How big should a mammal be? A macroecological look at mammalian body size over space and time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences*, 366: 2364-2378.
- Soberón J, 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-23.
- Soberón J & Nakamura M, 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19644-50.
- Soberón J & Peterson AT, 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Soberón J, 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33: 159-167.
- Soulé ME & Wilcox BA, 1980. *Conservation biology, an evolutionary-ecological perspective*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Steadman DW *et al.*, 2005. Asynchronous extinction of late Quaternary sloths on continents and islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 11763-11768.
- Stewart JR, 2008. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27: 2499-2508.

- Stiner MC *et al.*, 2008. Modeling paleolithic predator-prey dynamics and the effects of hunting pressure on prey 'choice'. In Bocquet-Appel J-P (ed.). *Recent advances in palaeodemography: data, techniques, patterns*. Dordrecht: Springer.
- Stockwell D & Peters D, 1999. The GARP modellingsystem: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13: 143-158.
- Stockwell DRB & Noble IR, 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computing Simulations*, 33: 385-390.
- Surovell TA & Waguespack N, 2008. How many elephant kills are 14? Clovis mammoth and mastodon kills in context. *Quaternary International*, 191: 82-97.
- Surovell TA & Waguespack N, 2009. Human prey choice in the Late Pleistocene and its relation to megafaunal extinctions. In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinction at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 77-105.
- Surovell TA, Waguespack N & Brantingham PJ, 2005. Global archaeological evidence for proboscidean overkill. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 6231-6236.
- Svenning JC & Skov F, 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7: 565-573.
- Svenning JC & Skov F, 2007. Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 234-245.
- Svenning J-C *et al.*, 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology . *Quaternary Science Reviews*, 30: 2930-2947.
- Swets JA, 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285-1293.
- Tarkhnishvili D, Gavashelishvili A & Mumladze L, 2012. Palaeoclimatic models help to understand current distribution of Caucasian forest species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 231-248.
- Taylor KE, Stouffer RJ & Meehl GA, 2012. An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93: 485-498.
- Terribile LC *et al.*, 2012. Areas of climate stability in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. *Natureza & Conservação*, 10: 152-159.
- Terry RC, Li C & Hadly E, 2011. Predicting small-mammal responses to climatic warming: autecology, geographic range, and the Holocene fossil record. *Global Change Biology*, 17: 3019-3034.
- Thuiller W, 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9: 1353-1362.
- Thuiller W, 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10: 1-8.
- Thuiller W *et al.*, 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions . *Ecography*, 32: 369-373.
- Tôrres NM *et al.*, 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18: 615-627.
- Ugan A & Byers D, 2007. Geographic and temporal trends in proboscidean and human radiocarbon histories during the late Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 26: 3058-3080.
- Ugan A & Byers D, 2008. A global perspective on the spatiotemporal pattern of the Late Pleistocene human and woolly mammoth radiocarbon record. *Quaternary International*, 191: 69-81.
- Varela S, Lobo JM & Hortal J, 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 451-463.
- Varela S *et al.*, 2010. Were the Late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Science Reviews*, 29: 2027-2035.
- Varela S, Rodríguez J & Lobo JM, 2009. Is current climatic equilibrium a guarantee for the transferability of distribution model predictions? A case study of the spotted hyena. *Journal of Biogeography*, 36: 1645-1655.

- Waltari E *et al.*, 2007. Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *PLoS ONE*, 2: e563.
- Warren DL, 2012. In defense of ‘niche modeling’. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 497-500.
- Waters MR & Stafford Jr. TW, 2007. Redefining the Age of Clovis: implications for the peopling of the Americas. *Science*, 315: 1122-1126.
- Waters MR *et al.*, 2011a. The Buttermilk Creek Complex and the Origins of Clovis at the Debra L. Friedkin Site, Texas. *Science*, 331: 1599-1603.
- Waters MR *et al.*, 2011b. Pre-Clovis Mastodon Hunting 13,800 Years Ago at the Manis Site, Washington. *Science*, 334: 351-353.
- Whitney-Smith E, 2004. Late Pleistocene extinctions through second-order predation. In Barton CM, Clark GA & Yesner DR (eds.). *Settlement of the American Continents: A Multidisciplinary Approach to Human Biogeography*. Tucson: University of Arizona Press.
- Whitney-Smith E, 2009. *The second-order predation hypothesis of Pleistocene extinctions: a system dynamics model*. Saarbrücken, Germany: VDM Verlag.
- Whittaker RJ, Willis KJ & Field R, 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Willis KJ & Whittaker RJ, 2002. Species diversity - scale matters. *Science*, 295: 1245-1248.
- Wisz MS & Rahbeck C, 2007. Using potential distributions to explore determinants of Western Palaearctic migratory songbird species richness in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography*, 34: 828-841.
- Wroe S & Field J, 2006. A review of the evidence for a human role in the extinction of Australian megafauna and an alternative interpretation. *Quaternary Science Reviews*, 25: 2692-2703.
- Yule JV *et al.*, 2009. The puzzle of North America’s Late Pleistocene megafaunal extinction patterns: Test of new explanation yields unexpected results. *Ecological Modelling*, 220: 533-544.
- Zar JH, 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. New Jersey: Prentice Hall.
- Zimmermann NE *et al.*, 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33: 985-989.

Apêndices

Apêndice 1. Registro fóssil de *Eremotherium* no Neotrópico. *Os registros datados para períodos glaciais são indicados por 1, aqueles dos períodos glacial e interglacial (Pleistoceno/Holoceno) por 2 e aqueles datados apenas para o interglacial por 3. Os registros 1 e 2 foram utilizados para calibrar os modelos, enquanto aqueles 2 e 3 foram usados como dados de teste independentes.

Espécie	Sítio arqueológico/ paleontológico	Longitude	Latitude	Datação	Tipo de dado*	Referência
<i>Eremotherium</i>	Azuero, Península do Panamá	-80.35	7.62	44840 ± 700 (Beta-158916); 47040 ± 900 (CAMS-78192)	1	(Pearson 2005)
<i>Eremotherium</i>	Rio Tomayate, El Salvador	-89.17	13.78	Pleistoceno (126.000 - 44.000)	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	Rio Sisimico, El Salvador	-88.58	13.58	Pleistoceno (126.000 - 44.000)	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	Rio El Chorro, Nicarágua	-86.63	13.03	Pleistoceno	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	Miramar, Peru	-80.42	-3.73	Pleistoceno	1	(Pujo & Salas 2004)
<i>Eremotherium</i>	Tarapoto, San Martin	-76.23	-5.63	Pleistoceno	1	(Pujo & Salas 2004)
<i>Eremotherium</i>	Ucayali basin, Chile	-73.18	-10.57	Pleistoceno	1	(Pujo & Salas 2004)
<i>Eremotherium</i>	Fazenda Charco, Poço Redondo, SE, Brasil	-41.00	-3.10	Pleistoceno	1	(Dantas & Zucon 2005)
<i>Eremotherium</i>	Noroeste da Bahia, Brasil	-40.83	-10.67	Pleistoceno	1	(Lessa <i>et al.</i> 1998)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-80.27	-4.97	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-78.33	-1.24	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-76.54	0.90	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-73.51	4.04	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-74.50	7.82	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)

Apêndice 1. Continuação...

Espécie	Sítio arqueológico/ paleontológico	Longitude	Latitude	Datação	Tipo de dado*	Referência
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-69.68	9.81	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-65.45	7.27	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-74.40	-10.89	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-71.37	-9.15	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-68.04	-6.36	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-64.65	-10.19	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-57.84	-11.23	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-55.65	-2.68	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-49.28	-15.06	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-43.03	-12.13	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-42.09	-6.71	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-41.54	-5.17	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-39.95	-5.22	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-36.37	-5.91	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-35.72	-6.86	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-35.92	-8.50	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-37.21	-10.64	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-40.69	-20.34	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-46.02	-18.90	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-43.08	-22.48	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-47.76	-23.13	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)

Apêndice 1. Continuação.

Espécie	Sítio arqueológico/paleontológico	Longitude	Latitude	Datação	Tipo de dado*	Referência
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-52.18	-24.47	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	mapa de Nascimento (2008)	-54.02	-30.64	Pleistoceno	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	Santa Amelia, Guatemala	-90.60	17.55	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	Yeroconte, Honduras	-89.00	14.75	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	El Hormiguero, El Salvador	-88.10	13.43	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	Rio Humuya, Honduras	-87.67	14.52	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	El bosque, Nicaragua	-85.80	13.03	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	El hatillo, Panama	-79.50	9.30	Pleistoceno tardio	1	(Cisneros 2005)
<i>Eremotherium</i>	fazenda Suse 2, BA, Brasil	-40.92	-14.77	Pleistoceno tardio	1	(Dantas & Tasso 2007)
<i>Eremotherium</i>	Toca da raposa, SE, Brasil	-37.80	-10.73	Pleistoceno tardio	1	(Dantas 2009)
<i>Eremotherium</i>	Rio Madeira (sítio Araras), RO, Brasil	-65.32	-10.05	Pleistoceno tardio (27310 +- 200; 46310)	1	(Nascimento 2008)
<i>Eremotherium</i>	Deserto de Cuspinique, Chile	-79.00	-7.90	Pleistoceno - Lujaniano (25000 + 1000, 15000+500)	1	(Pujo & Salas 2004)
<i>Eremotherium</i>	Toca dos ossos, Brasil	-40.30	-10.50	15900+200 (15000+500); 23500+200 (16100+3900); 19800+300 (15800+2000) série U - idade não corrigida (idade corrigida)	1	(Auler et al. 2006)
<i>Eremotherium</i>	Talara tar seep, Peru	-74.48	-3.82	13900	1	(Guerin et al. 1996)
<i>Eremotherium</i>	Vale do Ribeira, SP, Brasil	-48.03	-24.80	Pleistoceno tardio/ Holoceno	2	(Chahud & Fairchild 2007)
<i>Eremotherium</i>	Baixa grande, BA, Brasil	-40.12	-11.53	Pleistoceno tardio/ Holoceno	2	(Ribeiro & Carvalho 2009)

Apêndice 1. Continuação.

Espécie	Sítio arqueológico/ paleontológico	Longitude	Latitude	Datação	Tipo de dado*	Referência
<i>Eremotherium</i>	Gruta das onças (Jacobina), BA, Brasil	-40.55	-11.18	Pleistoceno tardio/ Holoceno (15.000 - 8.000)	2	(Cartelle & Mahecha 1984)
<i>Eremotherium</i>	Lagoa Santa, MG, Brasil	-43.90	-19.63	Pleistoceno tardio/ Holoceno (15.000 - 9000)	2	(Guerín <i>et al.</i> 1996)
<i>Eremotherium</i>	Rio Napo, Brasil	-73.38	-0.60	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 10.000)	2	(Latrubesse & Franzinelli 1995)
<i>Eremotherium</i>	Rio Ucayali	-72.32	-10.15	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 10.000)	2	(Latrubesse & Franzinelli 1995)
<i>Eremotherium</i>	Juruá, Brasil	-68.55	-8.05	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 10.000)	2	(Latrubesse & Franzinelli 1995)
<i>Eremotherium</i>	Gruta do curupira, MT, Brasil	-57.00	-15.33	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 10.000)	2	(Cartelle & Hirooka 2005)
<i>Eremotherium</i>	Lajeado de Soledade, RN, Brasil	-37.73	-5.62	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 10.000)	2	(Porpino <i>et al.</i> 2004)
<i>Eremotherium</i>	Vale do Ribeira, SP, Brasil	-49.00	-24.63	Pleistoceno tardio/ Holoceno (21.000 - 8.000)	2	(Chahud & Fairchild 2007)
<i>Eremotherium</i>	Serra da capivara, PI, Brasil	-42.50	-8.50	Pleistoceno tardio/ Holoceno (48.000 - 10.000)	2	(Guerín 1991 Guerín <i>et al.</i> 1996)
<i>Eremotherium</i>	Itaituba Quarry (baixo rio Tapajós), PA, Brasil	-56.00	-3.30	11340+50 (Beta - sample 2)	3	(Rossetti <i>et al.</i> 2004 Steadman <i>et al.</i> 2005)
<i>Eremotherium</i>	El vano, Venezuela	-70.00	9.62	10710	3	(Borrero 2009)
<i>Eremotherium</i>	Santa Elena Peninsula, Ecuador	-80.80	-2.20	8680 +- 80 (ETH-20255)	3	(Ficcarelli <i>et al.</i> 2003)

Apêndice 2. Scripts em linguagem R para simular o modelo demográfico do capítulo 5.

DETERMINANDO PARÂMETROS (ver Quadro 5.1):

```
CI = 10
H = 100
C <- (CI*H*365)/1000 #eq.1
M = 3000
A = 0.5
NR <- (C/M)/A #eq.2
rp = 0.0025
Kp = 1200000
N <- Kp
tempo = 11000
```

DINÂMICA DEMOGRÁFICA DA PRESA

```
for(t in 1:tempo){
  rp <- rnorm(1, 0.0025, 0.001)
  N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR*(N[t]/Kp) #eq.5
}

#veja o gráfico: -- OBS: maximize completamente a janela da figura --
par(mfcol=c(1,1))
plot(1:tempo, N[1:tempo], ylim=c(1199850,1200000), col= 'brown4', xlab='Tempo (anos)',
     ylab='Tamanho populacional (N)')
legend(7000, 1199950, legend= 'Eremotherium', lty= 1, lwd= 3, pch=16, cex= 2, col= 'brown4',
       pt.bg= 'brown4', bty='n', text.font= 3, text.col='black')
arrows(x0= 1000, y0= 1199990, x1= 300, y1= 1200000, length= 0.15, col= 'blue2')
legend(330, 1199992, legend= 'Kp inicial', bty='n', text.col='blue2')
abline(h=1199903, v=2000, col='red3')
arrows(x0= 3500, y0= 1199930, x1= 2200, y1= 1199910, length= 0.15, col='green4')
legend(2000, 1199943, legend= "novo equilíbrio demográfico", bty='n', text.col='green4')
```

Apêndice 2. Continuação...

```
## DINÂMICA DEMOGRÁFICA PREDADOR-PRESA

#parâmetros da pop. humana (predador)
H = 100
rh = 0.01
Kh = 4000000

N <- Kp
NR <- (C/M)/A
NRk <- numeric()
for(t in 1:tempo){
  rp <- rnorm(1, 0.0025, 0.000000625)
  C <- (CI)*H[t]*365)/1000 #eq.1
  NR[t] <- (C/M)/A #eq.2
  NRk[t] <- NR[t]*(N[t]/Kp)
  N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR[t]*(N[t]/Kp) #eq.5

  rh <- rnorm(1, 0.01, 0.0000025)
  H[t+1] <- H[t] + (rh*H[t] * (1-(H[t]/Kh))) #eq.7
}
#veja o gráfico (Fig. 5.2): -- OBS: maximize completamente a janela da figura --
par(mfcol=c(1,2))

plot(1:tempo, H[1:tempo], ylim= c(0,4000000), type='l', lwd=3, col='blue2', xlab='Tempo (anos)', ylab='Tamanho populacional (N)', main= 'Fig. 5.2A')
arrows(x0=3000, y0= 3500000, x1= 2000, y1= 3900000, length= 0.1, col='green4')
legend(2200, 3550000, legend= 'Kh', bty='n', text.col='green4')
lines(1:tempo, N[1:tempo], type='l', lty=3, lwd= 2, col='brown4')
legend(7000, 3000000, legend= c('predador', 'presa'), lwd= c(3,2), lty= c(1,3), col= c('blue2', 'brown4'), text.col= c('blue2', 'brown4'), bg= 'grey80')
arrows(x0= 3000, y0= 1500000, x1= 2000, y1= 50000, length= 0.1, col='orange2')
legend(3800,1800000, legend= '< 1000 ind.', bty='n', adj=1, text.col='orange2')
arrows(x0= 4500, y0= 700000, x1= 3500, y1= 50000, length= 0.1, col='red')
legend(3200,1000000, legend= 'extinção', bty='n', text.col='red')

plot(1:tempo, NRk[1:tempo], type= 'n', xlim= c(0, 4800), xlab='Tempo (anos)', ylab='Indivíduos removidos', main= 'Fig. 5.2B')
points(1:4600, NRk[1:4600], col='orange', cex=1)
arrows(x0= 1120, y0= 3250, x1= 1120, y1= -100, length= 0.10, lwd=2, col='green4')
```

Apêndice 2. Continuação...

DINÂMICA DEMOGRÁFICA COM MORTALIDADE HUMANA (mo)

```
#mo = 0,5%
```

```
H = 100
```

```
rh = 0.01
```

```
Kh = 4000000
```

```
mo = 0.005
```

```
N <- Kp
```

```
NR <- (C/M)/A
```

```
for(t in 1:tempo){
```

```
    C <- (Cl*H[t]^365)/1000 #eq.1
```

```
    NR[t] <- (C/M)/A #eq.2
```

```
    N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR[t]*(N[t]/Kp) #eq.5
```

```
    DF <- (NR[t]- (NR[t]*(N[t]/Kp)))*M*A
```

```
    HR <- mo*(DF/((Cl/1000)^365))
```

```
    H[t+1] <- H[t] + (rh*H[t] * (1-(H[t]/Kh))) - HR #eq.7
```

```
}
```

```
#veja o gráfico (Fig. 5.3): -- OBS: maximize completamente a janela da figura --
par(mfcol=c(1,2))
```

```
plot(1:tempo, H[1:tempo], ylim= c(0,2700000), type='l', lwd=3, col='blue2', xlab='Tempo (anos)',  
     ylab='Tamanho populacional (N)', main= 'Fig. 5.3A: mo = 0,5%')  
lines(1:tempo, N[1:tempo], type='l', lty=3, lwd= 2, col='brown4')  
legend(7000, 1500000, legend= c('predador', 'presa'), lwd= c(3,2), lty= c(1,3), col= c('blue2',  
     'brown4'), text.col= c('blue2', 'brown4'), bg= 'grey80')  
arrows(x0= 8000, y0= 300000, x1= 8800, y1= 50000, length= 0.1, col='red')  
legend(6300,500000, legend= 'extinção', bty='n', text.col='red')
```

```
#mo = 1%
```

```
mo = 0.01
```

```
for(t in 1:tempo){
```

```
    rp <- rnorm(1, 0.0025, 0.0015)
```

```
    C <- (Cl*H[t]^365)/1000 #eq.1
```

```
    NR[t] <- (C/M)/A #eq.2
```

```
    N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR[t]*(N[t]/Kp) #eq.5
```

```
    mo <- rnorm(1, 0.01, 0.001)
```

```
    rh <- rnorm(1, 0.01, 0.035)
```

```
    DF <- (NR[t]- (NR[t]*(N[t]/Kp)))*M*A
```

```
    HR <- mo*(DF/((Cl/1000)^365))
```

```
    H[t+1] <- H[t] + (rh*H[t] * (1-(H[t]/Kh))) - HR #eq.7
```

```
}
```

Apêndice 2. Continuação...

```
plot(1:tempo, H[1:tempo], ylim= c(0,2500000), type='l', lwd=3, col='blue2', xlab='Tempo (anos)',  
     ylab='Tamanho populacional (N)', main= 'Fig. 5.3B: mo = 1%')  
lines(1:tempo, N[1:tempo], type='l', lty=3, lwd= 5, col='brown4')  
legend(7000, 2500000, legend= c('predador', 'presa'), lwd= c(3,2), lty= c(1,3), col= c('blue2',  
     'brown4'), text.col= c('blue2', 'brown4'), bg= 'grey80')
```

SENSIBILIDADE DO MODELO

```
# o efeito da taxa de crescimento populacional humana (rh)  
rp <- 0.0025  
rh.multi <- seq(0.005, 0.025, 0.001)  
  
tempo.extincao <- numeric()  
for(i in 1:length(rh.multi)){  
    rh <- rh.multi[i]  
  
    for(t in 1:tempo){  
        C <- (Cl*H[t]^365)/1000 #eq.1  
        NR[t] <- (C/M)/A #eq.2  
        N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR[t]*(N[t]/Kp) #eq.5  
  
        H[t+1] <- H[t] + (rh*H[t] * (1-(H[t]/Kh))) #eq.7  
    }  
}
```

```
tempo.extincao[i] <- sum(N>1)  
}  
  
#veja o gráfico (Fig. 5.4): -- OBS: maximize completamente a janela da figura --  
par(mfcol=c(1,2))  
plot(rh.multi, tempo.extincao, pch= 19, xlab= 'Taxa de crescimento populacional (rh)', ylab= 'Tempo para extinção (anos)', main= 'Fig. 5.4')
```

o efeito simultâneo de vários parâmetros: rp, rh, Kp, Kh, mo e Cl

```
n.simul <- 5000 #número de simulações. Para rodar mais rápido, baixe o número de simulações  
para 100, 200 ...  
parametros <- data.frame(rp= runif(n.simul, 0.001, 0.01), rh= runif(n.simul, 0.005, 0.02), Kp=  
runif(n.simul, 600000, 3000000), Kh= runif(n.simul, 1000000, 4000000), mo= runif(n.simul,  
0.001, 0.02), Cl= runif(n.simul, 5, 250), tempo.extincao=NA) #ver Tab. 5.1
```

Apêndice 2. Continuação...

```
for(i in 1:n.simul){  
  rp <- parametros[i,1]  
  rh <- parametros[i,2]  
  Kp <- parametros[i,3]  
  Kh <- parametros[i,4]  
  mo <- parametros[i,5]  
  Cl <- parametros[i,6]  
  
  N <- Kp  
  H = 100  
  
  
  for(t in 1:tempo){  
    C <- (Cl*H[t]*365)/1000 #eq.1  
    NR[t] <- (C/M)/A #eq.2  
    NRk[t] <- NR[t]*(N[t]/Kp)  
    N[t+1] <- (N[t] + (rp*N[t] * (1- (N[t]/Kp)))) - NR[t]*(N[t]/Kp) #eq.5  
  
    DF <- (NR[t]- (NR[t]*(N[t]/Kp)))*M*A  
    HR <- mo*(DF/((Cl/1000)*365))  
    H[t+1] <- H[t] + (rh*H[t] * (1-(H[t]/Kh))) - HR #eq.7  
  }  
  
  parametros[i,7] <- sum(N>1)  
}  
  
  
#Tab. 5.2(OBS: os resultados da regressão múltipla podem ser diferentes dos apresentados no  
capítulo 5 porque o espaço dos parâmetros é explorado ao acaso)  
regressao <- lm(tempo.extincao ~ rp+rh+Kp+Kh+mo+Cl, data= parametros)  
summary(regressao)  
  
#Tab. 5.3  
T1000 <- which(parametros[,7] <= 1000)  
T11.1000 <- which(parametros[,7] > 1000 & parametros[,7] < 11000)  
T11000 <- which(parametros[,7] >= 11000)  
data.frame(T.alto= colMeans(parametros[T11000, 1:6]), T.interm=  
  colMeans(parametros[T11.1000, 1:6]), T.baixo= colMeans(parametros[T1000, 1:6]))  
  
#Fig. 5.5  
hist(parametros[c(T1000, T11.1000),7], col= "tomato4", xlab= 'Tempo para extinção (anos)', ylab= 'Frequência', main= 'Fig. 5.5')
```

Apêndice 2. Continuação...

```
#Fig. 5.6
par(mfcol=c(1,1))
parametros <- data.frame(parametros, extinto= 0)
parametros[T1000,8] <- 1
library(tree) #caso não tenha o pacote "tree" instalado, uma opção é usar o comando: install.
               packages('tree')
arvore <- tree(extinto ~ rp+rh+Kp+Kh+mo+Cl, data= parametros)
arvore
plot(arvore, col='red'); text(arvore, col='black', cex=0.7)
```

Apêndice 3. Detalhes sobre a massa corpórea e as datas de extinção (*last appearance date*) dos 29 gêneros da megafauna sul-americana extinta no final do Pleistoceno.

Família	Gênero	Massa corpórea [kg]	Data de extinção	Lab. - identificador	Referência
Cervidae	<i>Antifer</i> (= <i>Paracervus</i>)	300 [6]	11600 ± 190	não informado	(Labarca & López 2006)
Ursidae	<i>Arctotherium</i>	1500 [9]	10345 ± 75	Ua-21033	(Borrero 2009)
Canidae	<i>Canis</i>	65 [6]	9030 ± 240	não informado	(Prevosti et al. 2009)
Mylodontidae	<i>Catonyx</i>	600 [8]	9960 ± 40	BETA 165398	(Neves & Pilo 2003, Auler et al. 2006)
Gomphotheriidae	<i>Cuvieronius</i>	5000 [6]	11990 ± 200	TX-3760	(Dillehay 1997)
Glyptodontidae	<i>Doedicurus</i>	1300 [3,4]	7291 ± 62	média sobre espécimens TO-1507-1, TO-2610 TO- 1507-2	(Borrero et al. 1998, Hubbe et al. 2007, Gutiérrez & Martinez 2008)
Canidae	<i>Dusicyon</i>	13 [6]	2980 ± 40	média sobre espécimens AA-832516 e AA-75297	(Prevosti et al. 2011)
Equidae	<i>Equus</i>	400 [6]	10290 ± 130	LP-1235	(Tonni et al. 2003)
Megatheriidae	<i>Eremoitherium</i>	3000 [9]	11340 ± 50	BETA-Sample 2	(Rossetti et al. 2004, Steadman et al. 2005)
Dasypodidae	<i>Eutatus</i>	145 [6]	10,0 ka	—	(Borrero 2009)
Mylodontidae	<i>Glossotherium</i>	1500 [1,3,4,5]	12240 ± 110	OXA-4591	(Gutiérrez & Martínez 2008)
Glyptodontidae	<i>Glyptodon</i>	2000 [6]	8490 ± 120	GIF-10516	(Faure et al. 1999)
Camelidae	<i>Hemiauchenia</i>	1000 [6]	10440 ± 100	AA-39363	(Martínez 2001)
Equidae	<i>Hippidion</i>	400 [2,4]	8990 ± 90	LP-925	(García 2003)
Glyptodontidae	<i>Haplophorus</i>	280 [6]	8490 ± 120	GIF-10516	(Faure et al. 1999)

- [1] Bargo MS et al., 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) Mylodontid ground sloths (Bargo et al. 2000). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 601-610.
[2] Fariña RA, Blanco RF, & Christiansen P, 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica*Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana*, 42: 751-760.
[3] Fariña RA, 1996. Trophic relationship among Lujanian Mammals. *Evolutionary Theory*, 11: 125-134.
[4] Fariña RA, Vizcaíno SF & Bargo MS, 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) of South American mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5: 87-108.
[5] Vizcaíno SF, Bargo MS, & Cassini GH, 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans. *Ameghiniana*, 43: 11-26.
[6] Smith FA et al., 2003. Body mass of Late Quaternary mammals. *Ecology*, 84: 3403.
[7] The Paleobiology database (<http://paleodb.org>)
[8] Fundação Museu do Homem Americano – FUMDHAM (www.fundham.org.br)
[9] Cartelle C & De Iuliis G, 2006. *Eremotherium laurillardi* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 199-209.

*média entre referências.

Apêndice 3. Continuação...

Família	Genero	Massa corpórea [kg]	Data de extinção	Lab. - identificador	Referência
Mylodontidae	<i>Lestodon</i>	4000 [6]	15.5-11.5 ka	---	(Koch & Barnosky 2006)
Macrauchenidae	<i>Macrauchenia</i>	1100 [2,3,4]	11665 ± 50	UCIAMS - 19491	(Velásquez & Mena 2006)
Megatheridae	<i>Megatherium</i>	3800 [1,3,5]	7750 ± 250	AA-55117	(Hubbe <i>et al.</i> 2007, Gutiérrez & Martínez 2008, Politis & Messineo 2008)
Mylodontidae	<i>Mylodon</i>	200 [7]	10200 ± 400	SA-49	(Long & Martin 1974, Steadman <i>et al.</i> 2005)
Hydrochoeridae	<i>Neochterus</i>	150 [6]	8680 ± 80	ETH-20255	(Piccarelli <i>et al.</i> 2003)
Megatheridae	<i>Nothrotherium</i>	150 [6]	12200 ± 120	NZA-3984	(Czaplewski & Cartelle 1993, Steadman <i>et al.</i> 2005)
Camelidae	<i>Paleolama</i>	1000 [6]	10310 ± 30	UGAMS 7606	(Mendez <i>et al.</i> 2011)
Pampatheridae	<i>Pampatherium</i>	150 [6]	10020 ± 250	não informado	(Auler <i>et al.</i> 2006)
Dasyopidae	<i>Propoopus</i>	47 [6]	8490 ± 120	GIF-10516	(Faure <i>et al.</i> 1999)
Scelidotheridae	<i>Scelidotherium</i> (= <i>Scelidodon</i>)	850 [1,5]	7550 ± 60	LP-1407	(Cruz <i>et al.</i> 2010)
Gliptodontidae	<i>Sclerocalyptus</i>	280 [6]	7,0 ka	---	(Borrero 2009)
Felidae	<i>Smilodon</i>	300 [3]	9130 ± 150	BETA-174722	(Neves & Pilo 2003, Auler <i>et al.</i> 2006)
Gomphtheridae	<i>Stegomastodon</i> (= <i>Haplomastodon</i>)	6000 [3,4]*	12980 ± 85	SI-3316	(Borrero 2009)
Toxodontidae	<i>Toxodon</i>	1100 [3,4]	11090 ± 40	BETA 218193	(Neves <i>et al.</i> 2007)
					[1] Bargo MS <i>et al.</i> , 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) Mylodonid ground sloths (Bargo <i>et al.</i> 2000). <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> , 20: 601-610.
					[2] Farinha RA, Bianco RH & Christiansen P, 2005. Swerving as the escape strategy of <i>Macrauchenia patachonica</i> Owen (Mammalia: Litopterna). <i>Ameghiniana</i> , 42: 751-760.
					[3] Farinha RA, 1996. Trophic relationship among Lujanian Mammals. <i>Evolutionary Theory</i> , 11: 125-134.
					[4] Farinha RA, Vizcaíno SF & Bargo MS, 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. <i>Mastozoología Neotropical</i> , 5: 87-108.
					[5] Vizcaíno SF, Bargo MS & Cassini GH, 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans. <i>Ameghiniana</i> , 43: 11-26.
					[6] Smith FA <i>et al.</i> , 2003. Body mass of LAE Quaternary mammals. <i>Ecology</i> , 84: 3403.
					[7] The Paleobiology Database (http://paleobiodb.org/)
					[8] Fundação Museu do Homem Americano – FUNDHAM (www.fundham.org.br)
					[9] Cartelle C & De Luisi G, 2006. <i>Eremotherium laurillardi</i> (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. <i>Journal of Systematic Palaeontology</i> , 4: 199-209.

*média entre referências.

Bibliografia Citada nos Apêndices

- Auler AS *et al.*, 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240: 508-522.
- Borrero LA, 2009. The elusive evidence: the archeological record of the South American extinct megafauna. In Haynes G (ed.). *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. Reno: Springer Science. p. 145-168.
- Borrero LA *et al.*, 1998. The Pleistocene-Holocene transition and human occupations in the southern cone of South America. *Quaternary International*, 49/50: 191-199.
- Cartelle C & Mahecha GAB, 1984. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Ledentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 2: 229-254.
- Cartelle C & Hirooka S, 2005. Primeiro registro pleistocênico de *Pteronura brasiliensis* (GMELIN, 1788) (Carnivora, Mustelidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63: 595-598.
- Chahud A & Fairchild TR, 2007. Levantamento preliminar do potencial paleontológico da transição Tatui-Iratí no centro-leste do estado de São Paulo. *Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 57: 41.
- Cisneros JC, 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8: 239-255.
- Cruz LE *et al.*, 2010. Radiocarbon date on megafauna from the late Pleistocene-early Holocene of Córdoba province, Argentina: stratigraphic and paleoclimatic significance. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27: 470-476.
- Czaplewski NJ & Cartelle C, 1998. Pleistocene Bats from Cave Deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 79: 784-803.
- Dantas MAT & Tasso M, 2007. Megafauna do Pleistoceno final de Vitória da Conquista, Bahia: taxonomia e aspectos tafonômicos. *Scientia Plena*, 3: 30-36.
- Dantas MAT & Zucon MH, 2005. Sobre a ocorrência de dois taxa pleistocênicos na fazenda Tytoya, Poço Redondo, Sergipe. *Scientia Plena*, 1: 92-97.
- Dantas MAT, 2009. Primeiro registro de fósseis de mamíferos pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 161-164.
- Dillehay TD, 1997. *Monte Verde, a Late Pleistocene settlement in Chile: the archaeological context and interpretation*. Washington, D.C. and London: Smithsonian Institution Press.
- Faure M, Guérin C & Parenti F, 1999. Découverte d'une mégafaune holocène à la Toca do Serrote do Artur (aire archéologique de São Raimundo Nonato, Piauí, Brésil): A gruta do Serrote do Artur (área arqueológica de São Raimundo Nonato, Piauí, Brasil): datações holocênicas para megafauna de mamíferos. *C.R.Acad.Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 329: 443-448.
- Ficcarelli G *et al.*, 2003. A model for the Holocene extinction of the mammal megafauna in Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 835-845.
- García A, 2003. On the coexistence of man and extinct Pleistocene megafauna at Gruta del Indio (Argentina). *Radiocarbon*, 45: 33-39.
- Guérin C, 1991. La faune de vertébrés du Pléistocène supérieur de l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 312: 567-572.
- Guerin C *et al.*, 1996. The Pleistocene fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and biochronological implications/A fauna pleistocênica do Piauí (Nordeste do Brasil). Relações paleoecológicas e biocronológicas. *Fundhamamentos (Revista da Fundação do Homem Americano)*, 1: 55-103.
- Gutiérrez MA & Martínez GA, 2008. Trends in the faunal human exploitation during the Late Pleistocene and Early Holocene in the Pampean region (Argentina). *Quaternary International*, 191: 53-68.

- Hubbe A, Hubbe M & Neves W, 2007. Early Holocene survival of megafauna in South America. *Journal of Biogeography*, 34: 1642-1646.
- Koch PL & Barnosky AD, 2006. Late Quaternary Extinctions: State of the Debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 215-50.
- Labarca RO & López PG, 2006. Los mamíferos finipleistocénicos de la formación Quebrada Quereo (iv región chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical*, 13: 89-101.
- Latrubesse EM & Franzinelli E, 1995. Cambios climáticos en Amazonia durante el Pleistoceno Tardío - Holoceno. In Argollo J & Mourguia J (eds.). *Climas Cuaternarios en América del Sur*. La Paz: ORSTOM. p. 77-93.
- Lessa G et al., 1998. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno Final - Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. *Acta Geológica Leopoldensia*, 21: 157-169.
- Long A & Martin PS, 1974. Death of American ground sloths. *Science*, 186: 638-640.
- Martínez G, 2001. 'Fish-Tail' projectile points and megamammals: new evidence from Paso Otero 5 (Argentina). *Antiquity*, 75: 523-528.
- Méndez C, Jackson D & Seguel R, 2011. Equus and Palaeolama Direct 14C Ages at Las Monedas Site, Semiarid North of Chile. *Current Research in the Pleistocene*, 28: 107-109.
- Nascimento, E. R. (2008). *Os Xenarthra Pilosa (Megatheriidae), Notoungulata (Toxodontidae) e Proboscidea (Gomphotheriidae) da formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, estado de Rondônia, Brasil*. Master Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRS, Porto Alegre.
- Neves W, Hubbe A & Karmann I, 2007. New accelerator mass spectrometry (AMS) ages suggest a revision of the electron spin resonance (ESR) Middle Holocene dates obtained for a Toxodon platensis (Toxodontidae, Mammalia) from southeast Brazil. *Radiocarbon*, 49: 1411-1412.
- Neves WA & Pilo LB, 2003. Solving Lund's dilemma: New AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. *Research in the Pleistocene*, 20: 57-60.
- Pearson GA, 2005. Late Pleistocene megafaunal deposits on the Isthmus of Panama and their paleoenvironmental implications. *Caribbean Journal of Science*, 41: 1-13.
- Politis G & Messineo P, 2008. The Campo Laborde site: New evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. *Quaternary International*, 191: 98-114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2007.12.003>
- Porpino KO, Santos MDFCF & Bergqvist LP, 2004. Registros de mamíferos fósseis no lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 349-358.
- Prevosti FJ, Tonni EP & Bidegain JC, 2009. Stratigraphic range of the large canids (Carnivora, Canidae) in South America, and its relevance to quaternary biostratigraphy. *Quaternary International*, 210: 76-81.
- Prevosti FJ et al., 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quaternary International* doi:10.1016/j.quaint.2011.02.010.
- Pujos F & Salas R, 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Boletín del Instituto Francés de Estudios Andinos*, 33: 331-377.
- Ribeiro RdC & Carvalho IdS, 2009. Megafauna do Quaternário tardio de Baixa Grande, Bahia, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 32: 42-50.
- Rossetti DF et al., 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. *Quaternary Research*, 61: 289-300.
- Steadman DW et al., 2005. Asynchronous extinction of late Quaternary sloths on continents and islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 11763-11768.
- Tonni EP et al., 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International*, 109-110: 45-48.
- Velásquez H & Mena F, 2006. Bones distributions of Ungulados in the cueva Baño Nuevo-1 (XI región, Chile): a first approach. *Magallania*, 34: 91-106.

Formato: 170 × 240 mm. Mancha: 120 × 200 mm.

Tipologia: Droid Serif/ Cronos Pro. Corpo: 12-30.

Capa em papel couché 230 g/m² com 4 × 0 cores e orelhas de 8 cm.

Miolo em papel couché 90 g/m² com 1 × 1 cores

Acabamento em lombada quadrada e colada.

Capa com laminação fosca e verniz com reserva.

Impressão:

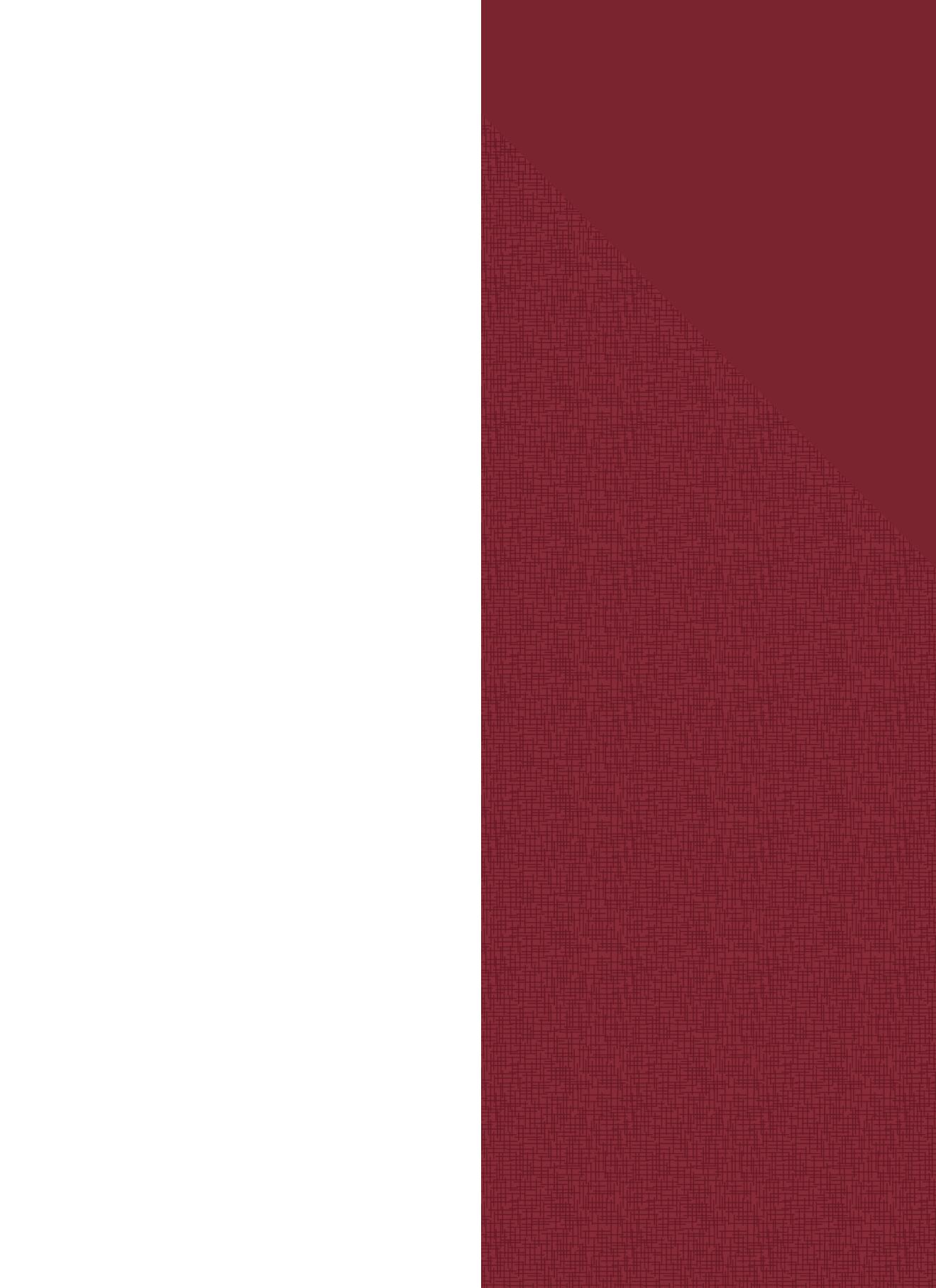
Multipress, Jaboticabal, SP, 2013

Diagramação e normalização:

editora  **cubo**
soluções para o universo acadêmico

www.editoracubo.com.br

São Carlos, SP



“

Este livro propõe uma abordagem paleoecológica inovadora e integrada a modelos ecológicos para analisar as causas das extinções no Quaternário tardio. A estrutura analítica foi construída para estimar e desdobrar a magnitude relativa dos impactos climáticos e antrópicos (caça) sobre a megafauna extinta. Essa abordagem, que integra Ecologia e Paleoecologia, permite avanços teóricos importantes em função do discernimento dos efeitos aditivos e individuais resultantes de interações bióticas e abióticas ao longo da história ecológica da Terra. Particularmente, entender como o clima e o Homem afetaram o risco de extinção das espécies no passado é ainda desejável para reverter a atual crise da biodiversidade.

ISBN 978-85-60064-35-9



9 788560 064359