

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DO ABC -
Relatório Final do Projeto de PDPD do edital 04/2020
**Impacto das mudanças climáticas no *mismatch* espacial em uma
interação de polinização morcego-planta endêmica**

Aluno Guilherme de Carvalho Chicarolli¹
Orientadora Simone Rodrigues de Freitas¹
Coorientador Guillermo Florez-Montero¹

Santo André, São Paulo - 30 de Setembro de 2021

¹ Fundação Universidade Federal do ABC, UFABC

Resumo

A modificação na distribuição geográfica das espécies é um dos inúmeros impactos que as alterações no clima podem causar nas comunidades, comprometendo o funcionamento de ecossistemas e interações ecológicas. Como resposta às mudanças climáticas, as espécies que adaptarem sua distribuição a lugares mais adequados serão selecionadas evolutivamente, caso contrário serão extintas. Se a adequação não for acompanhada pelos parceiros com os quais interage, podem acontecer desacoplamentos (*mismatches*) espaciais entre as duas espécies, impossibilitando a ocorrência da interação. O presente projeto tem como objetivo avaliar os impactos das mudanças climáticas na distribuição geográfica da espécie de bromélia *Encholirium subsecundum* (Baker) Mez e seu único polinizador conhecido, o morcego *Lonchophylla bokermanni* Sazima *et al.*, 1978, no intuito de prever possíveis *mismatches* espaciais e extinções locais. Utilizando-se do algoritmo de modelagem Maxent foram criados modelos de distribuição potencial das espécies em dois cenários climáticos projetados para 2050, de RCP 4.5 e 8.5. Para ambas as espécies, os modelos previram diminuição na distribuição potencial futura, com as maiores perdas de área no cenário de RCP 8.5. A área de sobreposição entre as duas espécies também diminuiu no futuro, verificando *mismatch* espacial por parte da distribuição do morcego e aumento na sobreposição com relação à distribuição da planta.

Palavras chave: Modelos de Distribuição de espécies, *Lonchophylla bokermanni*, *Encholirium subsecundum*, mutualismo, acoplamento espacial.

Área do conhecimento: Ecologia.

Aluno bolsista do edital nº 04/2020 PDPD.

Conteúdo

1. Introdução	4
2. Fundamentação teórica	6
2.1 Mudanças climáticas, alteração na distribuição de espécies e <i>mismatch</i> espacial	6
2.2 Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs)	8
3. Materiais e métodos	10
3.1 Espécies	10
3.2 Ocorrências	11
3.3 Dados ambientais	11
3.4 Modelo de Distribuição Potencial	13
3.5 Estimativa da sobreposição e <i>mismatch</i> espacial	14
3.6 Etapas do projeto	15
3.7 Repositório dos códigos e dados	16
4. Resultados	17
5. Discussão	20
6. Conclusão	24
Anexos	30
Tabelas	30
Figuras	38

1. Introdução

As mudanças climáticas, especialmente o aumento das temperaturas, que ocorrem ao longo de décadas (IPCC, 2013), têm produzido alterações na distribuição geográfica de espécies (PARMESAN, 2006; PARMESAN e YOHE, 2003) e seus comportamentos (PECL e colab., 2017), impactando a maior parte da biodiversidade do planeta. Estudos indicam a tendência de que a redistribuição de espécies esteja acontecendo de maneira acelerada (PECL e colab., 2017), comprometendo o funcionamento dos ecossistemas e as interações ecológicas entre os indivíduos, os quais são expostos a condições ambientais incomuns que testam a sensibilidade da comunidade (WILLIAMS e colab., 2009).

Diante dessas condições, a migração para nichos climáticos adequados (PARMESAN, 2006) surge como possível resposta de algumas espécies às alterações no clima, o que não ocorre ao mesmo passo nos diferentes grupos de seres vivos, dados diferentes traços funcionais e características ambientais (DOAK e MORRIS, 2010). Caso a adaptação geográfica das espécies não seja acompanhada também pela adaptação dos outros indivíduos com os quais existem relações ecológicas, ocorre o chamado *mismatch* espacial (HEGLAND e colab., 2008; SCHWEIGER e colab., 2008), que se caracteriza pela diminuição ou ruptura total das interações ecológicas entre as espécies devido à incompatibilidade geográfica das mesmas.

A fim de investigar como determinadas espécies podem se comportar em cenários climáticos futuros, os Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs) são as ferramentas comumente utilizadas para prever as distribuições potenciais de organismos (ELITH e LEATHWICK, 2009). Os MDEs são construídos a partir de combinações entre as ocorrências observadas (ou também ausentes) das espécies e as variáveis ambientais preditoras, juntamente com algoritmos de modelagem e métodos matemáticos (ANDERSON, 2013; FRANKLIN e MILLER, 2010). A partir dos dados reunidos e das variáveis ambientais estabelecidas, os algoritmos geram os modelos de distribuição das espécies. Esse modelo é então extrapolado para diferentes tempos e áreas geográficas de estudo, visando fazer previsões ou descrever padrões (ELITH e LEATHWICK, 2009).

No presente trabalho, utilizamos da Modelagem de Distribuição para projetar a distribuição potencial futura da espécie de vegetal *Encholirium subsecundum* (Baker) Mez e de seu único polinizador conhecido (DIAS e colab., 2013), o quiróptero *Lonchophylla bokermanni* Sazima e colab., 1978, projetando dois cenários de mudanças climáticas para 2050, de RCP 4.5 e 8.5 (FICK e HIJMANS, 2017). O objetivo deste trabalho foi compreender qual a magnitude com que as mudanças climáticas podem alterar as distribuições potenciais das duas espécies e causar o *mismatch* espacial entre ambas. Foram propostas 3 hipóteses iniciais: 1. O desacoplamento espacial entre ambas as espécies aumenta nos cenários futuros;

2. O desacoplamento espacial aumenta apenas com relação à distribuição da planta; e 3. O desacoplamento espacial aumenta apenas com relação à distribuição do morcego.

2. Fundamentação teórica

2.1 Mudanças climáticas, alteração na distribuição de espécies e *mismatch* espacial

A distribuição de uma espécie se caracteriza pela área geográfica na qual ela pode ser encontrada (VAN DER PUTTEN, 2012), o que é estabelecido por uma série de fatores determinados pelo nicho ecológico da espécie (BEGON e colab., 2007). Ao serem afetadas por transformações do clima, a população de uma espécie pode ter três desfechos possíveis: adaptação às novas condições, extinção local ou migração para novos ambientes adequados à sobrevivência da espécie (GOROSTIAGUE e colab., 2018; PARMESAN, 2006).

Ao redor do globo já foram documentadas diversas observações de alterações na distribuição de espécies em paralelo às mudanças climáticas, compreendidas aqui principalmente como o aquecimento do clima global (PARMESAN e YOHE, 2003; WALTHER e colab., 2002). Essas alterações possuem escalas muito distintas entre as espécies, enquanto algumas podem ter repostas evolutivas adequadas às mudanças na distribuição devido ao aquecimento do clima (CHEN e colab., 2011), outras tendem a não responder de maneira adequada e acabam extintas localmente (PARMESAN, 2006).

Embora as respostas evolutivas de alteração na distribuição tenham proporções distintas, observa-se uma tendência de muitas espécies a mudarem suas distribuições em direção a altitudes maiores e a latitudes polares (PARMESAN e YOHE (2003)). Nas regiões tropicais, espécies seguem a mesma tendência ao movimento para áreas temperadas (PARMESAN, 2006).

Além do mais, tem sido indicado que as mudanças climáticas podem perturbar as interações ecológicas entre espécies, podendo levar ao chamado *mismatch* espacial (ruptura ou diminuição das interações ecológicas em razão da incompatibilidade geográfica das espécies) (HEGLAND e colab., 2008; SCHWEIGER e colab., 2008). Pelas respostas evolutivas às mudanças climáticas não acontecerem de formas iguais é que ocorrem os *mismatches*. GOROSTIAGUE e colab. (2018) apontou que as chances que a população de uma espécie tem de colonizar novos habitats depende da possibilidade de que as espécies com as quais ela interage também expandam sua distribuição (*match* espacial), caso o contrário ocorrerá o *mismatch* espacial.

No caso de sistemas ecológicos planta-polinizador, há uma grande preocupação em compreender como as mudanças climáticas podem afetar as distribuições de plantas e seus polinizadores e também os impactos dos *mismatches* sobre os mesmos, tendo em vista a contribuição ambiental e o papel ecológico nos ecossistemas (BEGON e colab., 2007; KEARNS

e colab., 1998).

Para as plantas, o *mismatch* com polinizadores efetivos poderia causar a redução da deposição do pólen, aumentando a restrição deste, segundo HEGLAND e colab. (2008). É comum em diversas espécies de plantas a limitação da reprodução devido a polinização insuficiente, conhecido como *Efeito Allee*. Quanto aos polinizadores, pode-se esperar que o desacoplamento com plantas importantes à alimentação leve a uma redução na quantidade e acesso a alimentos, afetando diretamente sua sobrevivência. HEGLAND e colab. (2008) também discute que os efeitos dos *mismatches* podem ser mais rigoroso aos polinizadores, pois a dependência dos polinizadores na nutrição é maior do que a dependência das plantas que florescem na polinização. Contudo, a força com que espécies de polinizadores são afetados pelos *mismatches* pode depender dos traços funcionais (características fisiológicas, fenológicas e morfológicas) das espécies, como no caso dos morcegos polinizadores (ZAMORA-GUTIERREZ e colab., 2021).

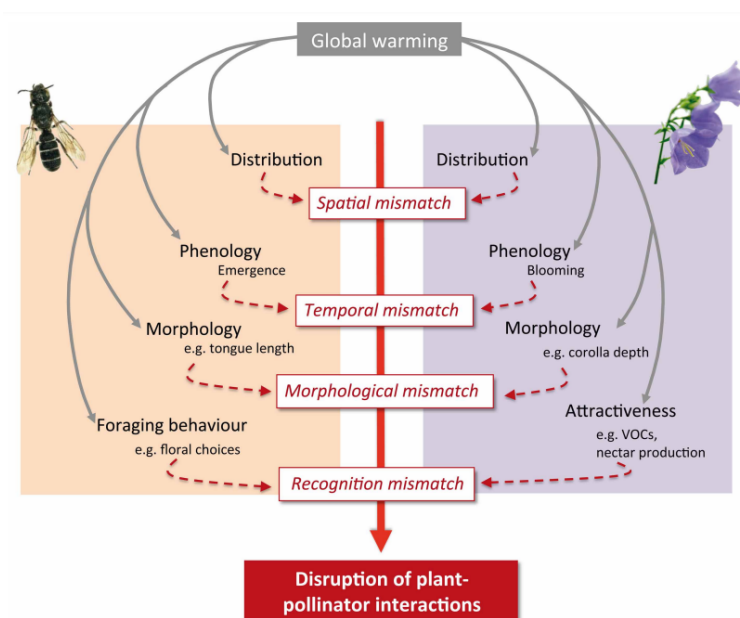


Figura 1: Possíveis impactos dos *mismatches* (espacial, temporal, morfológico e de reconhecimento) nas interações entre plantas e polinizadores. Imagem retirada da fonte: GÉRARD e colab. (2020)

Apesar dos possíveis efeitos negativos causados pelos *mismatches*, algumas características de muitos sistemas planta-polinizador podem agir para minimizar os impactos, como a estrutura aninhada de redes de polinização, na qual um núcleo de espécies generalistas interagem entre si e as espécies especialistas dessa rede interagem apenas com as generalistas (BASCOMPTE e colab., 2003; HEGLAND e colab., 2008). Ademais, há mais espécies generalistas nessas redes do que especialistas (WASER e colab., 1996), sendo que relações

de um único polinizador para uma planta são incomuns, o que pode contribuir para que muitas espécies não sejam afetadas gravemente pelos *mismatches*. Por fim, a maioria das interações de polinização são assimétricas, isto é, caso uma planta seja importante para um polinizador, então a importância desse polinizador para a planta é baixa (HEGLAND e colab., 2008; ZAMORA-GUTIERREZ e colab., 2021).

Por mais que essas propriedades das redes de polinização possam atuar como estabilizadores diante de distúrbios, as redes de polinização ainda podem ser enfraquecidas pelos impactos negativos dos *mismatches*. Tem sido proposto que em sistemas nos quais interações são formadas por generalistas, os polinizadores mostrem maior plasticidade para se adequar às mudanças, enquanto que em sistemas com espécies especialistas exista menor flexibilidade nas respostas, estando, portanto mais vulneráveis (MEMMOTT e colab., 2007; RAFFERTY e colab., 2014). Espécies com distribuição restrita também podem ser mais frágeis, ao passo que são mais propícias a perderem habitat e serem extintas do que espécies com distribuições maiores (STAUDE e colab., 2020).

2.2 Modelos de Distribuição de Espécies (MDEs)

Os MDEs são ferramentas criadas para a predição da distribuição de espécies ao longo de áreas não amostradas a partir de algoritmos de computação que usam dados de ocorrências (ou ausência) de espécies e dados ambientais. Existem dois tipos principais de Modelos de Distribuição, os correlativos e os mecanísticos. Enquanto que estes incorporam características fisiológicas das espécies aos modelos, aqueles exploram a associação espacial entre os dados ambientais e de ocorrência da espécie (KEARNEY e colab., 2010).

Diversos algoritmos de livre acesso para modelagem correlativa podem ser utilizados, os quais possuem diferentes tratamentos matemáticos e computacionais para os dados recebidos. De maneira simplificada, os algoritmos dos MDEs recebem como *input* do usuário os registros de localidades de uma dada espécie (a distribuição observada) e as camadas ambientais (mais comumente dados climáticos de temperatura e precipitação) preditoras da distribuição da espécie. Assim, o algoritmo utiliza a distribuição observada como uma função de condições ambientais para criar um modelo de distribuição da espécie que avalia quais características de habitat são importantes à espécie, diante dos dados de treino (ELITH e LEATHWICK, 2009). O modelo pode ser então aplicado para cenários climáticos do presente entre outros, gerando como *output* os mapas com as predições da distribuição potencial para a espécie (ELITH e LEATHWICK, 2009; MILLER, 2010).

Os MDEs desempenham papel importante para a identificação de áreas potenciais à conservação, com risco de propagação de vetores de doenças, potenciais espécies invasoras

etc (LÓPEZ-ARÉVALO e colab., 2011; MILLER, 2010). Porém com a crescente preocupação com o impacto das mudanças climáticas, os MDEs tornaram-se essenciais para compreender a resposta de espécies e comunidades a alterações no clima global.

Quanto ao *mismatch* espacial e sobreposição da distribuição de espécies, MDEs são instrumentos que podem prover estimativas confiáveis da distribuição futura de espécies que possuem interações ecológicas, ajudando a avaliar o potencial de *mismatch* espacial. GOROSTIAGUE e colab. (2018) buscaram compreender os possíveis impactos das mudanças climáticas em 11 espécies de cacto dos Andes e a sobreposição espacial com seus respectivos polinizadores através de modelos correlativos de distribuição, estimando contração na distribuição das espécies no futuro, porém diminuição no *mismatch* espacial entre elas. GÓMEZ-RUIZ e LACHER JR. (2019) também utilizaram da modelagem de distribuição para avaliar a sobreposição potencial de espécies de *Agave* e seus morcegos polinizadores no presente e em projeções futuras, encontrando uma diminuição da sobreposição entre as espécies, com algumas sobreposições chegando a desaparecer completamente no futuro.

3. Materiais e métodos

3.1 Espécies

Modelamos a distribuição de 2 espécies: a do morcego nectarívoro *Lonchophylla bokermanni* Sazima e colab., 1978, e da bromélia *Encholirium subsecundum* (Baker) Mez.

L. bokermanni é uma espécie de morcego de porte médio endêmica do Brasil, fazendo parte do gênero *Lonchophylla* (família Phyllostomidae), que abrange espécies nectarívoras, com focinho alongado e língua comprida (FLEMING e colab., 2009). Com poucas ocorrências no bioma do Cerrado e da Caatinga, em Minas Gerais e Bahia, o quiróptero possui uma distribuição restrita (CLÁUDIO e colab., 2018). Ainda pouco se conhece sobre a biologia da espécie, porém sabe-se que alimentasse de pólen, néctar e insetos (DIAS e colab., 2013; MORATELLI, 2013).

Em razão da degradação de seus habitats, *L. bokermanni* está classificado como “Em perigo” de acordo com a Lista de Espécies Ameaçadas da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (CLÁUDIO e colab., 2018) e como “Quase ameaçada” pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, 2018).

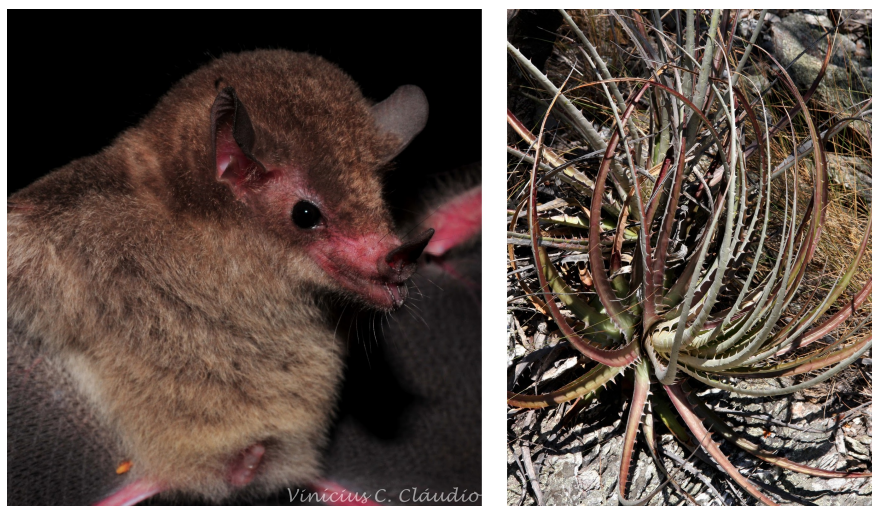


Figura 2: *Lonchophylla bokermanni* à esquerda (imagem retirada da fonte: CLÁUDIO e colab. (2018)) e *Encholirium subsecundum* à direita (imagem de: N. Taylor & D. Zappi).

Encholirium subsecundum é uma espécie de bromélia do gênero *Encholirium* (família Bromeliaceae) que ocorre em formações rochosas, podendo atingir até 2 metros de altura e com um padrão floral quiropterófilo (CAVALLARI, 2004; DIAS e colab., 2013). A espécie é endêmica do Brasil, com ocorrências nos biomas da Caatinga, Mata Atlântica e, principalmente, no Cerrado (CAVALLARI, 2004; FORZZA, 2005; SAZIMA e colab., 1989), nos

estados de Minas Gerais e Bahia. Embora existam outras espécies de morcegos nectarívoros na área de ocorrência de *E. subsecundum*, *L. bokermanni* é o único polinizador conhecido da bromélia (SAZIMA e colab., 1989). A planta não se encontra no Livro Vermelho da Flora do Brasil (MARTINELLI e MORAES, 2013) ou na Lista Vermelha da IUCN (“The IUCN Red List of Threatened Species”, 2021).

3.2 Ocorrências

Para o processo de Modelagem de Distribuição são necessários registros georreferenciados das espécies. Assim, foram coletados os registros de ocorrências de *Encholirium subsecundum* e *Lonchophylla bokermanni* em 3 bancos de registros online: Specielink, GBIF e SiBBr, que reúnem registros de coleções de espécies. Também foram utilizados registros de artigos que fizeram coletas de espécies.

Foram reunidos 24 registros ao todo da espécie *L. bokermanni*, com o único filtro prévio de possuírem coordenadas georreferenciadas. Em seguida, os registros com coordenadas geográficas duplicadas foram retirados da base de dados, sobrando apenas uma ocorrência entre as duplicadas. Então, foi criado um *buffer* com raio de 5 km ao redor de cada registro e selecionamos apenas uma ocorrência dentro de cada *buffer*, a fim de diminuir o viés amostral na seleção de ocorrências pelo modelo (HIJMANS e SPOONER, 2001). Por fim, sobraram 8 registros, os quais foram utilizados para as modelagens (tabela 4).

O mesmo método de limpeza e tratamento dos registros de ocorrência foi utilizado com os dados de *E. subsecundum*, inicialmente com 82 registros e após a retirada de registros duplicados e seleção de um registro por *buffer*, restaram 37 ocorrências de localidades da espécie (tabela 3), que foram utilizados nas modelagens.

Todas as ocorrências restantes tiveram a descrição de município e localidades confrontados com os pontos de georreferenciamento (latitude e longitude), com o objetivo de verificar se estavam de acordo. Nenhum registro restante possuiu descrição de localidade que não estivesse em concordância com a posição geográfica descrita.

3.3 Dados ambientais

Para produzir os modelos de distribuição potencial das espécies utilizamos camadas ambientais obtidas do projeto WorldClim (FICK e HIJMANS, 2017), com resolução espacial de 2.5 arc-minutos (aproximadamente 4.5 km no equador) e representando o clima atual, correspondendo à média das observações de 1970 a 2000. As 19 variáveis bioclimáticas (tabela 5) derivam de dados de temperatura e precipitação, representando tendências anuais, condições extremas e sazonalidade (FICK e HIJMANS, 2017; IPCC, 2013).

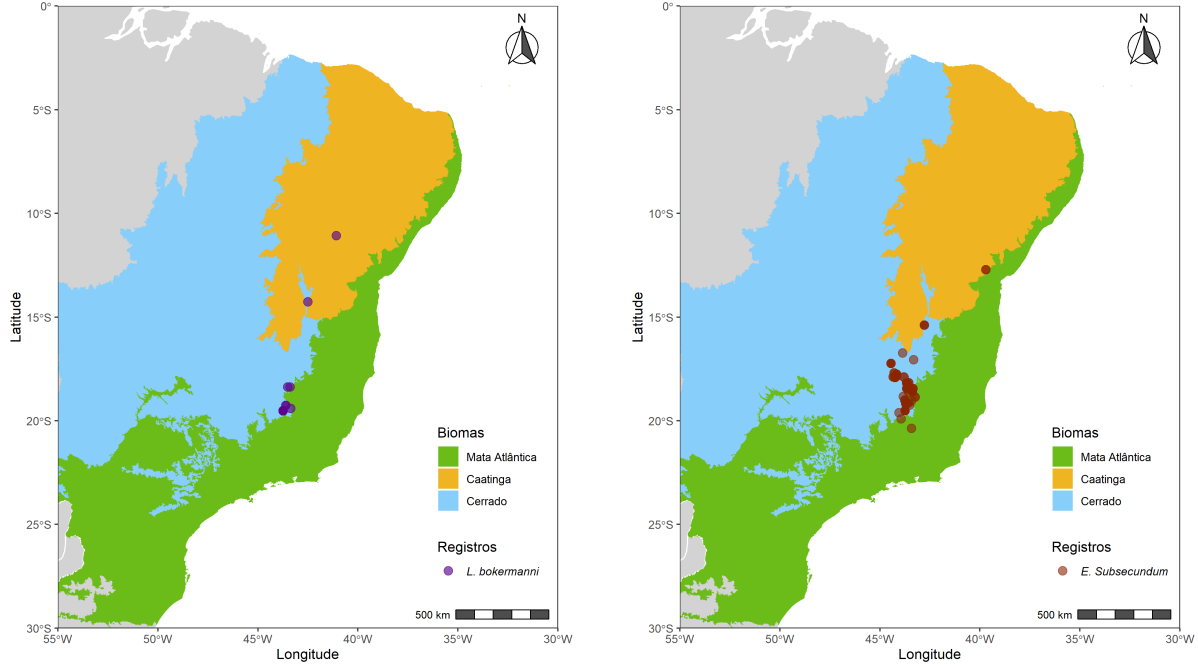


Figura 3: Gráfico das localidades de *L. bokermanni* (à esquerda) e *E. subsecundum* (à direita).

Para as predições de distribuições futuras, utilizamos camadas projetadas do clima global para o ano de 2050 (média de 2041 a 2060) de acordo com o Quinto Relatório de Avaliação (AR5) do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2013), obtidas também através do projeto WorldClim (FICK e HIJMANS, 2017). São camadas de 19 biovariáveis (tabela 5) projetadas para o futuro, com resolução de 2.5 arc-minutos e usando o modelo de circulação CNRM-CM5, do laboratório francês *Centre National de Recherches Meteorologiques*, representando dois cenários distintos de emissão de gases do efeito estufa conforme o *Representative Concentration Pathways* (RCPs), o de RCP 4.5 (cenário no qual as emissões de CO_2 começam a diminuir a partir de 2045) e de RCP 8.5 (as emissões de gases continuam a crescer ao longo do século 21) (VUUREN e colab., 2011).

Diversos autores apontaram problemas de multicolinearidade de variáveis climáticas em modelagens de distribuição (BRAUNISCH e colab., 2013; CRUZ-CÁRDENAS e colab., 2014), o que afeta diretamente os resultados e a capacidade dos algoritmos em gerar modelos confiáveis. A fim de avaliar a gravidade da colinearidade entre os pontos de ocorrências das duas espécies e o conjunto de biovariáveis do clima atual, medimos o Fator de Inflação da Variância (VIF) das camadas ambientais (figura 7). Para os dados de ocorrências da planta *E. subsecundum*, o teste resultou em 12 (de 19) variáveis bioclimáticas com problemas de colinearidade (tabela 6). Enquanto que para o morcego *L. bokermanni*, 17 variáveis apre-

sentaram alto grau de colinearidade (tabela 7). Valores de VIF maiores que o limiar 10 já indicam problema de colinearidade.

3.4 Modelo de Distribuição Potencial

Para o processo de modelagem foi utilizado o pacote SDM (*Species Distribution Modelling*) (NAIMI e ARAÚJO, 2016), (versão 1.0-89), da linguagem de programação R (R CORE TEAM, 2021), versão 4.1.1, por apresentar uma série de funções importantes que automatizam o processo de modelagem, além de conter diversos algoritmos de modelagem disponíveis.

Nós usamos o algoritmo correlativo de modelagem de distribuição Maxent (*Maximum Entropy*) (PHILLIPS e colab., 2006), versão 3.4.4, disponível no pacote SDM. Maxent é um *software* de uso livre para a modelagem da distribuição potencial de espécies a partir da técnica de *machine learning* conhecida como *maximum entropy modeling*.

Maxent recebe como *input* as ocorrências georreferenciadas da espécie e o conjunto de camadas ambientais (variáveis preditoras) determinado pelo usuário e dividido em células ao longo de uma região estabelecida (MEROW e colab., 2013). Diante disso, o algoritmo amostra uma quantidade de localizações de *background* das camadas ambientais, que são confrontadas com as localizações geográficas da espécie e gerando como *output* um modelo que traduz a probabilidade de distribuição da espécie para cada célula, dada a aptidão às condições ambientais preditas para a espécie. Maxent procura, assim, a distribuição mais espalhada (de entropia máxima) para a espécie na região de estudo.

O algoritmo foi escolhido devido a sua performance superior a outros quando utilizado quantidades pequenas de dados de ocorrência das espécies (HERNANDEZ e colab., 2006; WISZ e colab., 2008), crucial para nós devido a quantidade pequena de ocorrências da espécie de morcego *L. bokermanni*. Além disso, Maxent requer apenas ocorrências de presença das espécies, excluindo a necessidade de registros de ausência e facilitando o trabalho com espécies que possuem baixa quantidade de registros ou não possuam registros de ausência.

Como parâmetros de modelagem para o Maxent, utilizamos regularização igual a 1 e prevalência de 50%, ambos valores padrão. O parâmetro de extrapolação e *clamping* foram permitidos, para gerar previsões além da distribuição presente das espécies. Para cada espécie foram geradas 50 replicações, metade usando o método de validação por *bootstrap* e a outra metade por subamostragem. 70% dos registros de ocorrência foram separados e utilizados para treino e 30% para o teste dos modelos. 10 mil pontos de *background* foram gerados aleatoriamente ao longo de cada camada ambiental, os quais foram usados para a modelagem como amostras das variáveis ambientais. Foram utilizados parâmetros padrão do

algoritmo devido à falta de informação sobre o habitat e capacidade de dispersão das espécies modeladas, gerando modelos mais simples para evitar superpredição. Para gerar um modelo consenso dentre as 50 replicações, usamos a média ponderada da área de distribuição das replicações.

Fizemos uma modelagem prévia para cada espécie com os parâmetros mencionados e todas as variáveis ambientais. A partir de então, as quatro camadas ambientais com maior importância para os modelos (gráficos 6 e 7), de acordo com o AUC, foram selecionadas e separadas. A variável com maior valor VIF e menor importância dentre as quatro selecionadas foi retirada e as três camadas restantes foram utilizadas em uma nova modelagem final que gerou as projeções dos modelos analisados, usando os parâmetros apresentados no parágrafo anterior.

A fim de avaliar a performance dos modelos criados pelo Maxent, foi empregado o AUC (*Area Under the Curve*) parcial da curva ROC (*Receiver Operating Characteristic Curve*) (PHILLIPS e colab., 2006), obtido ao plotar valores de sensibilidade no eixo y e 1-especificidade no eixo x e com valores variando de 0 (modelo com 100% de taxa de erro) até 1 (modelo totalmente em acordo com a distribuição observada). O AUC é uma medida estatística independente da escolha do limiar (*threshold*) e tornou-se muito popular para estimar a performance de modelos de distribuição. O valor de limiar para os modelos de cada espécie foi obtido a partir da maximização da especificidade mais a sensibilidade (LIU e colab., 2013), o qual é independente da quantidade de pseudo-ausências e pode ser vantajoso ao se utilizar pequenas quantidade de dados. Com o limiar é possível converter os mapas de adequabilidade das espécies para mapas binários (presença-ausência).

O modelo de cada espécie foi então projetado para os cenários futuros, de RCP 4.5 e 8.5, e para o presente, gerando como saída 6 mapas brutos de distribuição potencial: 3 da planta e 3 do morcego. Foram então elaborados 5 mapas finais para cada espécie: 3 que mostram as distribuições nos cenários (presente, RCP 4.5 e RCP 8.5) e 2 com as alterações nas distribuições com respeito ao presente. Criamos também 3 mapas com as sobreposições entre as distribuições das espécies nos três cenários.

3.5 Estimativa da sobreposição e *mismatch* espacial

Seguindo o método apresentado por GOROSTIAGUE e colab. (2018), para o cálculo dos potenciais impactos das mudanças climáticas na distribuição espacial das espécies utilizamos uma variável da alteração na distribuição nos cenários futuros em relação à distribuição potencial no presente. Também estimamos a distribuição compartilhada (sobreposta) entre a planta e o morcego e então calculamos a diferença entre essa área nos cenários futuros com

respeito ao presente. A distribuição compartilhada representa a área de encontro entre o morcego polinizador e a planta (*spatially matched range*), assumindo que o morcego é efetivo e que sua presença já garante a polinização da planta.

A correspondência espacial (*spatial match*) foi calculada como a diferença entre a distribuição potencial de cada espécie e a distribuição não compartilhada. O índice de *mismatch* é a correspondência espacial subtraída de 100. Valores de *mismatch* abaixo de 20% foram considerados baixos, isto é, menos de 20% da distribuição de uma espécie não está sobreposta com a distribuição da outra (GOROSTIAGUE e colab., 2018).

3.6 Etapas do projeto

O projeto seguiu as etapas para Modelagem de Distribuição de Espécie propostas por PINAYA (2013), organizada em 5 tópicos: 1. Construção da hipótese científica; 2. Pré-análise dos dados; 3. Modelagem; 4. Predição; e 5. Validação da hipótese científica.

1. Construção da hipótese científica: foi definida a proposta do projeto, assim como os objetivos e hipóteses científicas a serem testadas.
2. Pré-análise dos dados: foram coletados os dados de ocorrência das espécies (descrito na seção 3.2) dos bancos de registros online e artigos (tabela 3 e 4), os registros foram então tratados. Nesta etapa, também foram obtidas as variáveis ambientais bioclimáticas para o uso na modelagem (descrito na seção 3.3). Os dados coletados foram analisados a fim de verificar a viabilidade de utilizá-los.
3. Modelagem: diante dos dados obtidos, foi escolhido o algoritmo mais adequado para a modelagem de distribuição potencial (seção 3.4). As variáveis ambientais preditoras foram então selecionadas por meio de uma modelagem prévia para cada espécie, utilizando o algoritmo Maxent. Após selecionar as três camadas preditoras, foram feitas novas modelagens para gerar os modelos finais para as duas espécies, os quais tiveram suas performances avaliadas.
4. Predição: o modelo de cada espécie criado na etapa anterior foi utilizado para projetar a distribuição das espécies para o cenário climático presente e do futuro, de RCP 4.5 e 8.5.
5. Validação da hipótese científica: foram analisados os conjuntos de dados e mapas de predição gerados pelos modelos de distribuição (ver resultados). A partir de então foi possível confrontá-los com as hipóteses propostas inicialmente.

3.7 Repositório dos códigos e dados

Todos os dados e códigos utilizados no projeto, desde a obtenção e limpeza dos dados de ocorrência à elaboração dos mapas, estão disponíveis na plataforma online de hospedagem de códigos GitHub em <https://github.com/guilhermechicarolli/PDPD>, podendo ser baixados e reproduzidos.

4. Resultados

O algoritmo Maxent demonstrou boa performance preditiva, obtendo altos valores médios de AUC (gráficos 8 e 9). A proporção de área potencial ganha e perdida sob os diferentes cenários climáticos com relação ao presente variou entre ambas as espécies (figuras de 10 a 12 e 15 a 17), todas apresentaram contração na área ambiental adequada nos cenários futuros de mudanças climáticas.

Os modelos previram redução de 36.98% de áreas adequadas (com respeito à área presente) para *Lonchophylla bokermanni* no cenário de RCP 4.5 para o ano de 2050 e diminuição de 58.06% de área para o panorama de RCP 8.5, para 2050 (tabela 8). A mesma tendência foi observada para *Encholirium subsecundum*, a qual previmos encolhimento de 72.70% de área apropriada (relativa à área do presente) para o futuro de RCP 4.5 (2050), enquanto que no cenário de RCP 8.5 a redução na área é de 81.11%.

Tabela 1: Área potencial (em km^2) das espécies de acordo com o presente e os dois cenários climáticos futuros.

Espécie	Cenário climático	Área potencial
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	Presente	499674.7
	RCP 4.5 (2050)	309803.4
	RCP 8.5 (2050)	201510.3
<i>Encholirium subsecundum</i>	Presente	513506.5
	RCP 4.5 (2050)	140215.9
	RCP 8.5 (2050)	97012.5

Previmos uma diminuição na área de sobreposição potencial entre a distribuição de ambas as espécies (planta+morcego), a qual diminui 67.76% no cenário de RCP 4.5 e 79.86% no RCP 8.5, em relação à sobreposição no presente (tabela 2). O *mismatch* espacial (desacoplamento geográfico) entre a planta e o morcego aumentou com relação à distribuição de *Lonchophylla bokermanni*, que apresentou 26.07% de sua distribuição potencial presente sem sobreposição com a da planta. No cenário de RCP 4.5, 61.56% da área do morcego não apresentou sobreposição e no RCP 8.5, 63.07% de sua área.

Em contrapartida, observamos diminuição no *mismatch* para *Encholirium subsecundum*, previmos que 28.06% de sua área presente não tenha sobreposição com a distribuição do morcego. No futuro RCP 4.5, apenas 15.07% da área não apresentou sobreposição e no RCP 8.5, 23.30% da área (tabela 9).

Tabela 2: Distribuição com sobreposição (planta+morcego) nos 3 cenário climáticos e alteração com respeito à sobreposição do presente.

Cenário climático	Área de sobreposição (km^2)	Sobreposição com relação à distribuição do morcego no cenário (%)	Sobreposição com relação à distribuição da planta no cenário (%)
Presente	369410.9	73.93	71.94
RCP 4.5 (2050)	119088.6	38.44	84.93
RCP 8.5 (2050)	74409.3	36.92	76.70

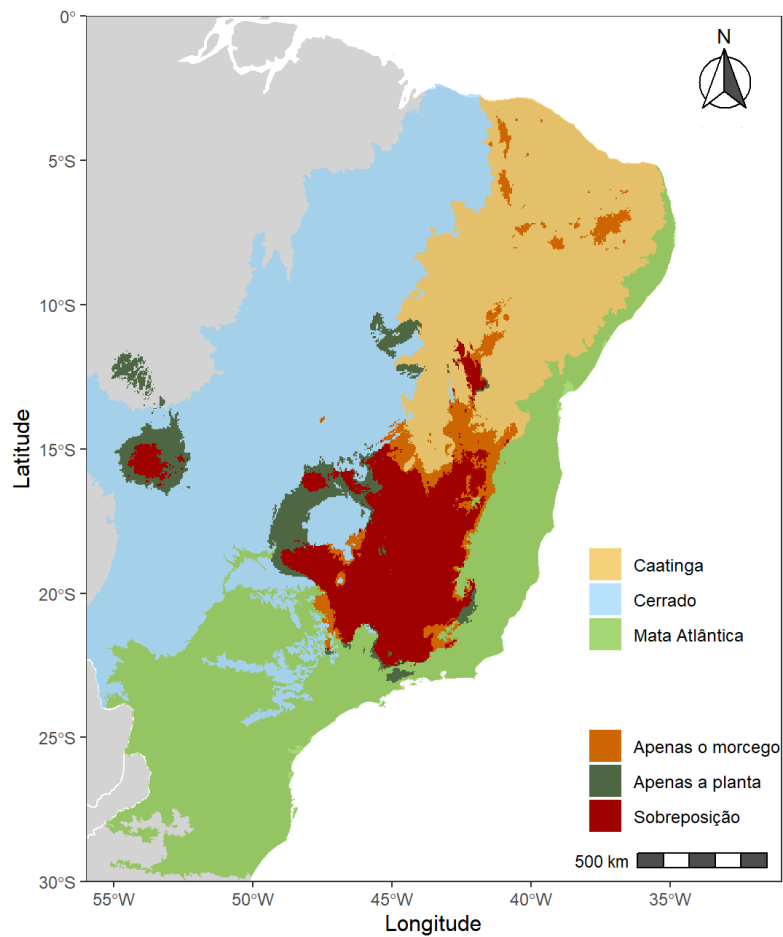


Figura 4: Mapa de sobreposição entre as distribuições da planta e do morcego no presente.

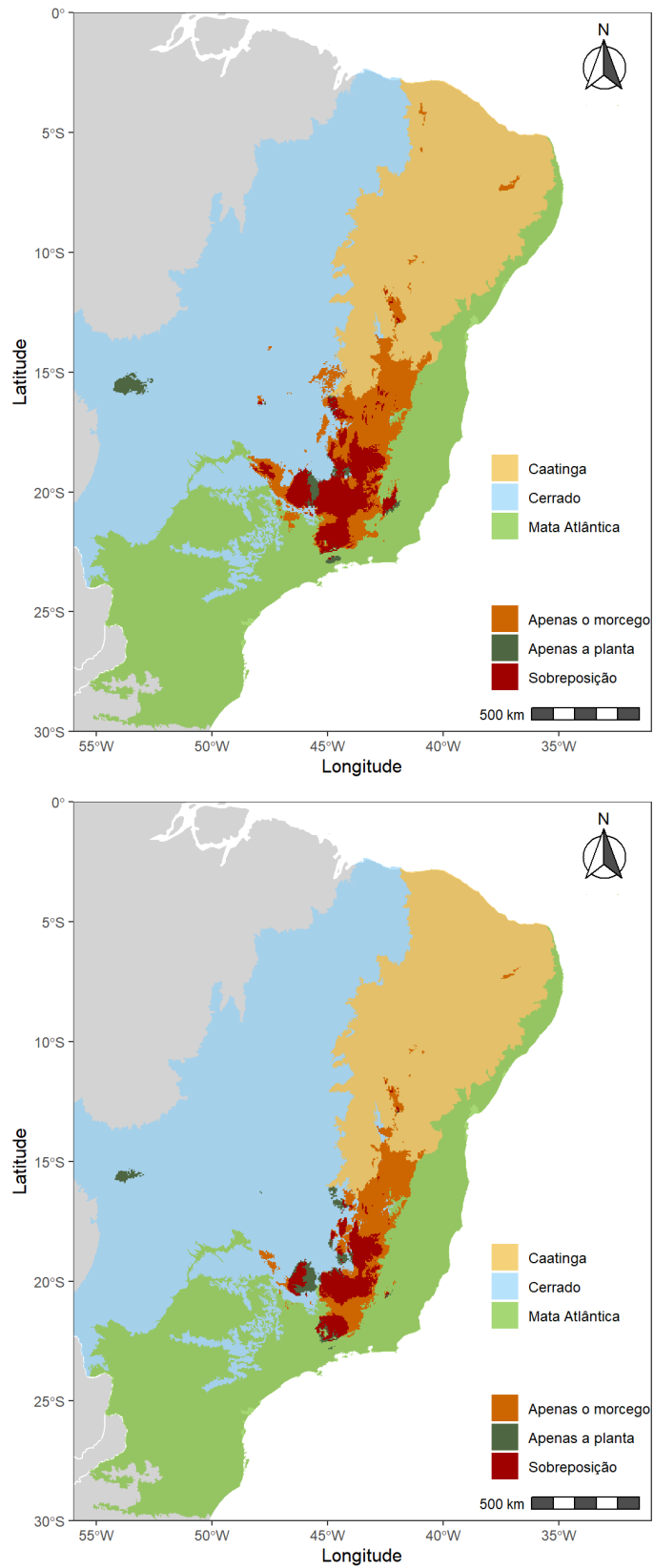


Figura 5: Mapas de sobreposição entre as distribuições da planta e do morcego no RCP 4.5 (acima) e no RCP 8.5 (abaixo).

5. Discussão

Desenvolvemos modelos correlativos com base unicamente em variáveis bioclimáticas, a fim de uma primeira tentativa de acesso aproximado aos impactos potenciais das mudanças climáticas na distribuição da espécie de quiróptero *Lonchophylla bokermanni* Sazima e colab., 1978, e seu parceiro mutualista, a bromélia *Encholirium subsecundum* (Baker) Mez.

Os modelos para ambas as espécies mostraram que sob os dois cenários climáticos futuros, é esperado redução de ambientes adequados, o que aumenta ainda mais sob o RCP (*Representative Concentration Pathway*) 8.5, o mais extremo. *E. subsecundum* apresentou as alterações mais severas em sua distribuição, chegando a perder até 81% de área potencial sob o cenário de RCP 8.5, em relação à área do presente (figura 14). *L. bokermanni* também teve sua distribuição potencial afetada, perdendo até 58% de sua área potencial original no RCP 8.5 (figura 19). A maior perda de habitat sob o cenário pessimista sugere menor tolerância das espécies às mudanças climáticas mais intensas, além de ambas demonstrarem a tendência de contrair suas distribuições em direção ao bioma da Mata Atlântica.

Nos RCPs futuros, as espécies apresentaram perda significativa de distribuição potencial nos biomas do Cerrado e da Caatinga (figuras 13, 14, 18 e 19). A aptidão à perda de habitat no Cerrado pelas espécies é plausível a medida em que o bioma é bastante ameaçado devido a processos antrópicos de uso exploratório do solo, desmatamento e queimadas, afetando diretamente o clima (FILHO e COSTA, 2016; INPE, 2021). O panorama negativo é previsto ainda a continuar, com previsões climáticas indicando intensificação dos períodos de seca e alterações no ciclo hidrológico do Cerrado no futuro (ARANTES e colab., 2016; PBMC, 2014; SIQUEIRA e PETERSON, 2003).

A sobreposição geográfica potencial entre ambas as espécies também apresentou propensão a contração nos cenários futuros, perdendo quase 80% da área de sobreposição com respeito ao presente, sob o cenário de RCP 8.5 (figura 5). Porém, a relação entre a sobreposição e a distribuição potencial é distinta entre ambas as espécies. *L. bokermanni* mostrou diminuição na sobreposição com relação à sua distribuição nos cenários futuros, obtendo apenas 36.9% de sobreposição espacial com a planta no cenário de RCP 8.5 (tabelas 8 e 9). Nos dois cenários climáticos futuros analisados, os modelos mostraram que mais de 60% da distribuição potencial do morcego não possuía correspondência com a planta, caracterizando o *mismatch* espacial (HEGLAND e colab., 2008; SCHWEIGER e colab., 2008) por parte do morcego.

Em contrapartida, *E. subsecundum* apresentou aumento na taxa de sobreposição em relação a sua distribuição nos cenários futuros (tabelas 8 e 9), chegando a uma porcentagem alta de 84.9% de sobreposição sob RCP 4.5, o que implica que apenas 15.1% de sua dis-

tribuição potencial nesse cenário está em desencontro geográfico com o morcego. No RCP 8.5, o desencontro espacial cresce para 23.3% da área potencial da planta.

Os resultados do projeto apontam, portanto a possibilidade de não ocorrer o *mismatch* espacial com respeito à distribuição da planta, a qual pode chegar a aumentar a sobreposição com o morcego, confirmando a nossa hipótese inicial de que o *mismatch* pode ocorrer apenas com relação à distribuição do morcego, e não com a da planta. Uma explicação plausível é a de que o crescimento relativo na sobreposição espacial pela planta seria devido à contração geográfica da mesma, de tal forma que uma distribuição menor de *E. subsecundum* seja mais provável de estar sobreposta com a de *L. bokermanni*, especialmente caso a distribuição do morcego sofra menor perda de área no futuro.

Nossos resultados também estão alinhados com a tendência apresentada em outros estudos de modelagens de predição, de que haverá contração na distribuição potencial de espécies de morcegos e plantas em cenários climáticos futuros (CHEN e colab., 2011; GOROSTIAGUE e colab., 2018; GÓMEZ-RUIZ e LACHER JR., 2019; ZAMORA-GUTIERREZ e colab., 2021), e com observações bem documentadas de alterações nas distribuições de diversas espécies (KELLY e GOULDEN, 2008; PARMESAN e colab., 1999; PARMESAN, 2006).

Consideramos no projeto que os habitats adequados para *E. subsecundum* nos quais não há a presença de *L. bokermanni* não representam habitats viáveis para a espécie, de maneira análoga o mesmo foi considerado para *L. bokermanni*, seguindo o método adotado por GOROSTIAGUE e colab. (2018). Desta forma, em habitats sem a presença da espécie parceira entendemos que há a falta da interação mutualista e em ambientes com ambas as espécies a interação ocorre, considerando que a interação é contínua ao longo do espaço e tempo e eficiente (ANDERSON, 2016; GOROSTIAGUE e colab., 2018).

Ainda não existem estudos de caso sobre as consequências do *mismatch* espacial nas interações planta-morcego polinizador, porém pode-se propor algumas possíveis consequências às espécies. Para *E. subsecundum*, podemos esperar que a deposição de pólen seja afetada negativamente por causa de alteração na visitação das flores por *E. bokermanni* (GÉRARD e colab., 2020; HEGLAND e colab., 2008). Não há conhecimento sobre se a planta possui sua abundância de flores alterada com as mudanças no clima ou se ela pode limitar sua reprodução em decorrência de polinização insuficiente (efeito Allee), o que poderia afetar negativamente *L. bokermanni*. Uma quebra nas interações com o morcego também pode gerar um efeito cascata para a planta, afetando o período de floração em estações posteriores e podendo causar *mismatch* temporal (desacoplamento fenológico entre as espécies) (HEGLAND e colab., 2008).

Além do mais, considerando a estrutura aninhada de redes de polinização (BASCOMPTE

e colab., 2003) e a tendência a generalização entre as interações planta-polinizador (WASER e colab., 1996), é razoável questionar se na falta da interação com o morcego por conta de *mismatch* espacial, *E. subsecundum* possui ou possuirá espécies que também a polinizam de maneira efetiva.

Quanto aos efeitos do *mismatch* para *L. bokermanni*, ZAMORA-GUTIERREZ e colab. (2021) propõem que as respostas de morcegos às mudanças climáticas dependem dos traços funcionais das espécies (características fisiológicas, fenológicas e morfológicas). A principal consequência que podemos esperar é a redução na quantidade de néctar e o acesso a ele, afetando diretamente a sobrevivência do morcego e forrageio (HEGLAND e colab., 2008). Por ser uma espécie especialista, possuir uma dieta e distribuição restritas, esperamos que *L. bokermanni* tenha menor flexibilidade nas suas respostas às alterações no clima, o que aumenta ainda mais seus riscos de extinção (PARMESAN, 2006). STAUDE e colab. (2020) estudaram a relação entre o tamanho da distribuição e o risco de extinção local de espécies, indicando que espécies com distribuições pequenas tendem a perder habitat preferencialmente em detrimento àquelas com larga distribuição.

TSCHAPKA (2004) mostrou que algumas comunidades de morcegos Glossophaginae possuem sua abundância controlada principalmente pela quantidade e qualidade de fontes de alimento, o que também poderia acontecer com *L. bokermanni*. HEGLAND e colab. (2008) propõem que os efeitos dos *mismatches* podem ser mais graves para polinizadores do que para plantas, já que geralmente polinizadores dependem mais da nutrição do que as plantas da polinização, o que também pode ser possível para *L. bokermanni*, isto é, que a espécie seja mais prejudicada devido à sua dieta limitada. Aqui cabe o mesmo questionamento feito sobre *E. subsecundum*, caso diante de uma lacuna entre a interação mutualista com a bromélia, haveriam espécies de plantas compensatórias da qual o morcego pudesse se alimentar.

Quando aos MDEs, ANDERSON (2013) recomendou o uso de outros dados além das variáveis climáticas para a modelagem de predições futuras, como habilidade de dispersão e demografia das espécies. Pela falta de dados sobre a ecologia das espécies, optamos por utilizar apenas variáveis bioclimáticas e os parâmetros padrão para o Maxent, na tentativa de evitar inacurácia elevada pelos modelos. Por causa disso, os nossos modelos não possuem a pretensão de prever exatamente a distribuição das duas espécies, mas tentar apresentar a direção com que as mudanças climáticas podem alterar as distribuições e a sobreposição espacial entre a planta e o morcego.

Diversos autores apresentaram a relação positiva entre a quantidade de dados de ocorrências das espécies e a capacidade de predição dos algoritmos de modelagem (HERNANDEZ e colab., 2006; WISZ e colab., 2008), isto é, conforme a quantidade de ocorrências diminui, é esperado menor acurácia do modelo, o que desafia a modelagem de espécies raras.

Essa perda de performance dos modelos com poucos dados foi um fator importante e desafiador para o projeto na medida em que a quantidade de ocorrências disponíveis para *Lonchophylla bokermanni* na literatura e bancos de dados online é pequena. Dessa forma, isso foi levado em conta para a tomada de decisão de aspectos fundamentais do processo de modelagem, como a escolha do algoritmo. A utilização do Maxent mostrou-se positiva ao avaliar que os modelos gerados por ele obtiveram bons valores de AUC (figuras 8 e 9), inclusive para a espécie de morcego.

6. Conclusão

Desenvolvemos no projeto a primeira modelagem de distribuição potencial para as espécies *Lonchophylla bokermanni* Sazima e colab. e *Encholirium subsecundum* (Baker) Mez, tanto para o presente quanto para cenários futuros. Os resultados mostraram que pode acontecer o *mismatch* espacial no futuro com relação à distribuição do morcego, enquanto que a planta não apresentou *mismatch* com o morcego nos modelos futuros. Ambas as espécies tiveram alterações agudas no tamanho da área de distribuição potencial nos dois cenários futuros.

O nosso projeto ressalta a necessidade de estudos que investiguem a interação mutualista entre as duas espécies, como o grau de dependência da interação para ambas. Características como a capacidade de dispersão e dados demográficos são difíceis de serem obtidos, porém são informações valiosas que podem ser utilizadas para a implementação de modelos mais robustos para as duas espécies e que tenham uma capacidade de predição melhor. Compreender como as espécies endêmicas *L. bokermanni* e *E. subsecundum* possuem suas distribuições e interação alteradas pelas mudanças climáticas pode ser questão chave não apenas para a tomada de decisão quanto à conservação, mas também para entender como sistemas planta-polinizador com espécies raras e de distribuição restrita podem ser afetados em cenários climáticos futuros.

Referências

- ALMEIDA, Brunna e colab. **Karyotype of three Lonchophylla species (Chiroptera, Phyllostomidae) from Southeastern Brazil.** Comparative Cytogenetics, v. 10, n. 1, p. 109–115, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i1.6646>>.
- ANDERSON, Robert. **A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions.** Annals of the New York Academy of Sciences, v. 1297, p. 8–28, Set 2013.
- ANDERSON, Robert. **When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions?** Journal of Biogeography, v. 44, Ago 2016.
- ARANTES, Arielle Elias e FERREIRA, Laerte G. e COE, Michael T. **The seasonal carbon and water balances of the Cerrado environment of Brazil: Past, present, and future influences of land cover and land use.** ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, v. 117, p. 66–78, 2016.
- BASCOMPTE, Jordi e colab. **The nested assembly of plant-animal mutualistic networks.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, v. 100, p. 9383–7, Set 2003.
- BEGON, Michael e HARPER, John L. e TOWNSEND, Colin R. **Ecologia: De Indivíduos a Ecossistemas.** 4. ed. [S.l.]: Artmed, 2007.
- BRAUNISCH, Veronika e colab. **Selecting from correlated climate variables: A major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change.** Ecography, v. 36, Set 2013.
- CAVALLARI, Marcelo Mattos. **Estrutura genética de populações de Encholirium (Bromeliaceae) e implicações para sua conservação.** 2004. mathesis – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (USP), 2004.
- CHEN, I-Ching e colab. **Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming.** Science (New York, N.Y.), v. 333, p. 1024–6, Ago 2011.
- CLÁUDIO, Vinícius e colab. **First record of Lonchophylla bokermanni (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Caatinga biome.** Mastozoologia Neotropical, v. 25, Jul 2018.
- CRUZ-CÁRDENAS, Gustavo e colab. **Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables.** Revista Mexicana de Biodiversidad, v. 85, n. 1, p. 189–199, 2014. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1870345314707444>>.
- DIAS, Daniela e ESBÉRARD, Cel e MORATELLI, Ricardo. **A new species of Lonchophylla (Chiroptera, Phyllostomidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil, with comments on L. bokermanni.** Zootaxa, v. 3722, p. 347–360, Out 2013.
- DOAK, Daniel e MORRIS, William. **Demographic compensation and tipping points**

in climate-induced range shifts. *Nature*, v. 467, p. 959–62, Out 2010.

ELITH, Jane e LEATHWICK, John R. **Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, n. 1, p. 677–697, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>>.

FICK, Stephen E. e HIJMANS, Robert J. **WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas.** *International Journal of Climatology*, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017. Disponível em: <<https://rmets.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/joc.5086>>.

FILHO, Arnaldo Carneiro e COSTA, Karine. São Paulo: Agroicone, 2016. p. 1–30

FLEMING, Theodore e GEISELMAN, Cullen e KRESS, W. **The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective.** *Annals of botany*, v. 104, p. 1017–43, Set 2009.

FORZZA, Rafaela Campostrini. **REVISÃO TAXONÔMICA DE ENCHOLIRIUM MART. EX SCHULT. & SCHULT. F. (PITCAIRNIOIDEAE - BROMELIACEAE).** *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, v. 23, n. 1, p. 1–49, 2005. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/42871669>>.

FRANKLIN, Janet e MILLER, Jennifer A. **Mapping species distributions: Spatial inference and prediction.** [S.l: s.n.], 2010. p. 320

GÉRARD, Maxence e colab. **Global warming and plant-pollinator mismatches.** *Emerging Topics in Life Sciences*, v. 4, Abr 2020.

GOROSTIAGUE, Pablo e SAJAMA, Jesús e ORTEGA-BAES, Pablo. **Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species.** *Biological Conservation*, v. 226, p. 247–255, 2018. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320717318426>>.

GÓMEZ-RUIZ, Emma P. e LACHER JR., Thomas E. **Climate change, range shifts, and the disruption of a pollinator-plant complex.** *Scientific Reports*, v. 9, n. 1, p. 14048, 1 Out 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1038/s41598-019-50059-6>>.

HEGLAND, Stein e colab. **How does climate warming affect plant-pollinator interactions?** *Ecology letters*, v. 12, p. 184–95, Dez 2008.

HERNANDEZ, Pilar A. e colab. **The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods.** *Ecography*, v. 29, n. 5, p. 773–785, 2006. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>>.

HIJMANS, Robert e SPOONER, David. **Geographic Distribution of Wild Potato Species.** *American journal of botany*, v. 88, p. 2101–12, Nov 2001.

INPE, COORDENAÇÃO GERAL DE OBSERVAÇÃO DA TERRA. **PRODES – Incremento anual de área desmatada no Cerrado Brasileiro**. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/cerrado>>.

IPCC. Summary for Policymakers. STOCKER, T. F. e colab. (Org.). **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom; New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013. p. 1–30.

KEARNEY, Michael e WINTLE, Brendan e PORTER, Warren. **Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change**. *Conservation Letters*, v. 3, p. 203–213, Jun 2010.

KEARNS, Carol A. e INOUE, David W. e WASER, Nickolas M. **ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions**. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 29, n. 1, p. 83–112, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>>.

KELLY, Anne e GOULDEN, Michael. **Rapid shifts in plant distribution with recent climate change**. *PNAS*, v. 105, p. 11823–11826, Jan 2008.

LIU, Canran e WHITE, Matt e NEWELL, Graeme. **Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data**. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 778–789, Abr 2013.

Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. [S.l.]: ICMBio/MMA, 2018. v. 1.

LÓPEZ-ARÉVALO, H. e colab. **Local knowledge and species distribution models' contribution towards mammalian conservation**. *Biological Conservation*, v. 144, p. 1451–1463, 2011.

MARTINELLI, Gustavo e MORAES, Miguel Avila. **Livro vermelho da flora do Brasil**. [S.l.]: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013. v. 1. p. 1100

MEMMOTT, Jane e colab. **Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions**. *Ecology letters*, v. 10, p. 710–7, Set 2007.

MEROW, Cory e SMITH, Matthew J. e SILANDER JR., John A. **A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter**. *Ecography*, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MILLER, Jennifer. **Species Distribution Modeling**. *Geography Compass*, v. 4, p. 490–509, Jun 2010.

MORATELLI, Ricardo. **Nova espécie de morcego da Mata Atlântica homenageia o Dr. Adriano Peracchi e revela outra espécie do Cerrado que pode estar criticamente ameaçada**. Disponível em: <<https://sbeq.wordpress.com/2013/10/22/nova->

especie-de-morcego-da-mata-atlantica-homenageia-o-dr-adriano-peracchi-e-revela-outra-especie-do-cerrado-que-pode-estar-criticamente-ameacada/>.

MOURA, Mariana Neves. **Hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres moleculares e estudos do tamanho do genoma em *Dyckia* Schult. & Schult.f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult.f. (Bromeliaceae).** 2014. mathesis – Universidade Federal de Viçosa, 2014.

NAIMI, Babak e ARAÚJO, Miguel B. **sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling.** *Ecography*, v. 39, n. 4, p. 368–375, 2016.

NASCIMENTO, Maria Clara e colab. **Rediscovery of *Lonchophylla bokermanni* Szima, Vizotto and Taddei, 1978 (Chiroptera: Phyllostomidae: Lonchophyllinae) in Minas Gerais, and new records for Espírito Santo, southeastern Brazil.** *Check List*, v. 9, p. 1046–1049, Out 2013.

PARMESAN, Camille. **Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 37, p. 637–669, Dez 2006.

PARMESAN, Camille e colab. **Poleward shifts of species' ranges associated with regional warming.** *Nature*, v. 399, p. 579–583, Jun 1999.

PARMESAN, Camille e YOHE, Gary. **A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems.** *Nature*, v. 421, p. 37–42, Fev 2003.

PBMC. **Base científica das mudanças climáticas. Volume 1 - Primeiro relatório de avaliação nacional.** Rio de Janeiro, Brasil: Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas, 2014. p. 1–356

PECL, Gretta T. e colab. **Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being.** *Science*, v. 355, n. 6332, p. eaai9214, 2017. Disponível em: <<https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.aai9214>>.

PHILLIPS, Steven J. e ANDERSON, Robert P. e SCHAPIRE, Robert E. **Maximum entropy modeling of species geographic distributions.** *Ecological Modelling*, v. 190, n. 3, p. 231–259, 2006. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030438000500267X>>.

PINAYA, Jorge Luiz Diaz. **Processo de pré-análise para a modelagem de distribuição de espécies.** 2013. mathesis – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing.** Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.

RAFFERTY, Nicole e CARADONNA, Paul e BRONSTEIN, Judith. **Phenological shifts and the fate of mutualisms.** *Oikos*, v. 124, Set 2014.

- SAZIMA, Ivan e VOGEL, Stefan e SAZIMA, Marlies. **Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad.** *Plant Systematics and Evolution*, v. 168, p. 167–179, Ago 1989.
- SCHWEIGER, Oliver e colab. **CLIMATE CHANGE CAN CAUSE SPATIAL MISMATCH OF TROPHICALLY INTERACTING SPECIES.** *Ecology*, v. 89, n. 12, p. 3472–3479, 2008. Disponível em: <<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/07-1748.1>>.
- SIQUEIRA, Marinez Ferreira de e PETERSON, Andrew Townsend. **Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species.** *Biota Neotropica*, 2003. Disponível em: <<https://www.biodiversitylibrary.org/part/108087>>.
- STAUDE, Ingmar R. e NAVARRO, Laetitia M. e PEREIRA, Henrique M. **Range size predicts the risk of local extinction from habitat loss.** *Global Ecology and Biogeography*, v. 29, n. 1, p. 16–25, 2020. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.13003>>.
- The IUCN Red List of Threatened Species.** Disponível em: <<https://www.iucnredlist.org>>.
- TSCHAPKA, Marco. **Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats.** *Journal of Zoology*, v. 263, n. 1, p. 7–21, 2004.
- VAN DER PUTTEN, Wim H. **Climate Change, Aboveground-Belowground Interactions, and Species' Range Shifts.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 43, n. 1, p. 365–383, 2012.
- VUUREN, Detlef P. Van e colab. **The representative concentration pathways: an overview.** *Climatic Change*, v. 109, 2011.
- WALTHER, Gian-Reto e colab. **Ecological Responses to Recent Climate Change.** *Nature*, v. 416, p. 389–95, Abr 2002.
- WASER, Nikolas e colab. **Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters.** *Ecology*, v. 77, p. 1043–1060, Jun 1996.
- WILLIAMS, Stephen e colab. **Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change.** *PLoS biology*, v. 6, p. 2621–6, Jan 2009.
- WISZ, M. S. e colab. **Effects of sample size on the performance of species distribution models.** *Diversity and Distributions*, v. 14, n. 5, p. 763–773, 2008. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x>>.
- ZAMORA-GUTIERREZ, Veronica e colab. **Vulnerability of bat–plant pollination interactions due to environmental change.** *Global Change Biology*, v. 27, n. 14, p. 3367–3382, 2021. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15611>>.

Anexos

Tabelas

Tabela 3: Pontos de ocorrências de *Encholirium subsecundum* (Barker Mez).

Estado	Município	Longitude	Latitude	Referência
Minas Gerais	Belo Horizonte	-43.93780	-19.92080	Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte
Minas Gerais	Santana do Riacho	-43.71440	-19.16890	Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte
Minas Gerais	Conceição do Mato Dentro	-43.42500	-19.03720	Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte
Minas Gerais	Serro	-43.37940	-18.60470	Coleção da Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz - USP
Minas Gerais	Serro	-43.44500	-18.47250	Herbário do Museu Nacional
Minas Gerais	Jequitaiá	-44.44560	-17.23560	Coleção da Universidade Federal de Viçosa
Minas Gerais	Buenópolis	-44.18000	-17.87330	Coleção da Universidade Federal de Viçosa

Estado	Município	Longitude	Latitude	Referência
Minas Gerais	Buenópolis	-44.23389	-17.92389	Coleção da Universidade Federal do Maranhão
Minas Gerais	Buenópolis	-44.24944	-17.90917	Coleção da Universidade Federal do Maranhão
Minas Gerais	Santana do Riacho	-43.71440	-19.16890	Coleção da Universidade Federal de Viçosa
Minas Gerais	Mariana	-43.41610	-20.37780	Coleção da Universidade Federal de Viçosa
Minas Gerais	Datas	-43.65580	-18.44560	Herbário do Museu Botânico Municipal
Minas Gerais	Joaquim Felício	-44.17220	-17.75750	Coleção da Universidade Estadual de Feira de Santana
Minas Gerais	Joaquim Felício	-44.29190	-17.69890	The New York Botanical Garden
Minas Gerais	Joaquim Felício	-44.17220	-17.75750	Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana

Estado	Município	Longitude	Latitude	Referência
Minas Gerais	Santana do Riacho	-43.71440	-19.16890	Instituto de Botânica
Minas Gerais	Penha da França	-43.83333	-18.83333	Coleção da Universidade de Brasília
Minas Gerais	Montes Claros	-43.86170	-16.73500	Coleção da UNICAMP
Minas Gerais	Santo Antônio do Itambé	-43.33944	-18.45694	Herbário da UFMG
Minas Gerais	Pedro Leopoldo	-44.04310	-19.61810	Herbário da UFMG
Minas Gerais	Itacambira	-43.30890	-17.06470	Herbário da UFMG
Minas Gerais	Dom Joaquim	-43.23333	-18.86667	Herbário do Museu do Jardim Botânico do Rio de Janeiro
Minas Gerais	Mato Verde	-42.77889	-15.38667	Herbário do Museu do Jardim Botânico do Rio de Janeiro
Minas Gerais	Santana de Pirapama	-43.75556	-19.00611	Herbário do Museu do Jardim Botânico do Rio de Janeiro
Minas Gerais	Diamantina	-43.55278	-18.35500	Herbário do Museu do Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Estado	Município	Longitude	Latitude	Referência
Minas Gerais	Diamantina	-43.62806	-18.19194	Herbário do Museu do Jardim Botânico do Rio de Janeiro
Minas Gerais	Presidente Kubitschek	-43.55722	-18.65389	MOURA (2014)
Minas Gerais	Santana do Riacho	-43.51667	19.25000	Herbário da UFMG
Bahia	Itatim	-39.69810	-12.71190	Instituto de Botânica
Minas Gerais	Jaboticatubas	-43.74500	-19.51360	The New York Botanical Garden
Minas Gerais	Jaboticatubas	-43.58333	-19.16667	Herbário do Museu Nacional

Tabela 4: Pontos de ocorrências de *Lonchophylla bokermanni* (Sazima, Vizotto & Taddei).

Estado	Município	Longitude	Latitude	Referência
Minas gerais	Jaboticatubas	-43.74472	-19.51361	Coleção de Mamíferos do Museu de Zoologia da UNICAMP
Minas gerais	Jaboticatubas	-43.60000	-19.270000	NASCIMENTO e colab. (2013)
Minas gerais	Serra do Cipó	-43.60000	-19.26667	Coleção de Mamíferos do Museu de Zoologia da UNICAMP
Minas gerais	Itambé do Mato Dentro	-43.349444	-19.410278	NASCIMENTO e colab. (2013)
Minas gerais	Diamantina	-43.516667	-18.383333	DIAS e colab. (2013)
Minas gerais	Diamantina	-43.383333	-18.383333	ALMEIDA e colab. (2016)
Bahia	Caetité	-42.500000	-14.266667	CLÁUDIO e colab. (2018)
Bahia	Ourolândia	-41.083333	-11.083333	CLÁUDIO e colab. (2018)

Tabela 5: Descrição das variáveis bioclimáticas derivadas de valores de temperatura e pluviosidade (FICK e HIJMANS, 2017).

Variáveis bioclimáticas	Descrição
Bio 1	Temperatura média anual
Bio 2	Intervalo médio diurno (Média mensal (máx. temp. - mín temp.))
Bio 3	Isotermalidade
Bio 4	Sazonalidade de Temperatura (desvio padrão *100)
Bio 5	Temperatura máxima do mês mais quente
Bio 6	Temperatura mínima do mês mais frio
Bio 7	Intervalo da temperatura anual
Bio 8	Média da temperatura do quarto de ano mais úmido
Bio 9	Média da temperatura do quarto de ano mais seco
Bio 10	Média da temperatura do quarto de ano mais quente
Bio 11	Média da temperatura do quarto de ano mais frio
Bio 12	Precipitação anual
Bio 13	Precipitação do mês mais frio
Bio 14	Precipitação do mês mais seco
Bio 15	Sazonalidade de precipitação (Coeficiente de variação)
Bio 16	Precipitação do quadrimestre mais úmido
Bio 17	Precipitação do quadrimestre mais seco
Bio 18	Precipitação do quadrimestre mais quente
Bio 19	Precipitação do quadrimestre mais frio

Tabela 6: Valores VIF das variáveis sem problema de colinearidade ($VIF < 10$) da espécie *E. subsecundum*.

Variável	VIF
Bio 3	4.266921
Bio 4	6.135108
Bio 7	7.469114
Bio 9	2.401162
Bio 13	6.836922
Bio 14	6.308869
Bio 19	4.786559

Tabela 7: Valores VIF das variáveis sem problema de colinearidade ($VIF < 10$) da espécie *L. bokermanni*.

Variável	VIF
Bio 15	1.200694
Bio 18	1.200694

Tabela 8: Contração, expansão ou não alteração relativa (em porcentagem) para a espécie de planta e morcego sob os dois cenários climáticos futuro, com relação à distribuição presente.

Espécie	Cenário	Ganho (%)	Perda (%)	Sem alteração (%)
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	RCP 4.5 (2050)	0.67	37.65	61.68
	RCP 8.5 (2050)	0.06	58.12	41.81
<i>Encholirium subsecundum</i>	RCP 4.5 (2050)	0.08	72.78	27.14
	RCP 8.5 (2050)	0.00	81.11	18.89

Tabela 9: Distribuição sem sobreposição (desencontro geográfico) entre planta e morcego nos três cenários climáticos.

Espécie	Cenário	Área de desencontro geográfico	Porcentagem com relação à distribuição da espécie no cenário
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	Presente	130263.7	26.07
	RCP 4.5 (2050)	190714.7	61.56
	RCP 8.5 (2050)	127101.0	63.07
<i>Encholirium subsecundum</i>	Presente	144095.6	28.06
	RCP 4.5 (2050)	21127.3	15.07
	RCP 8.5 (2050)	22603.2	23.30

Figuras

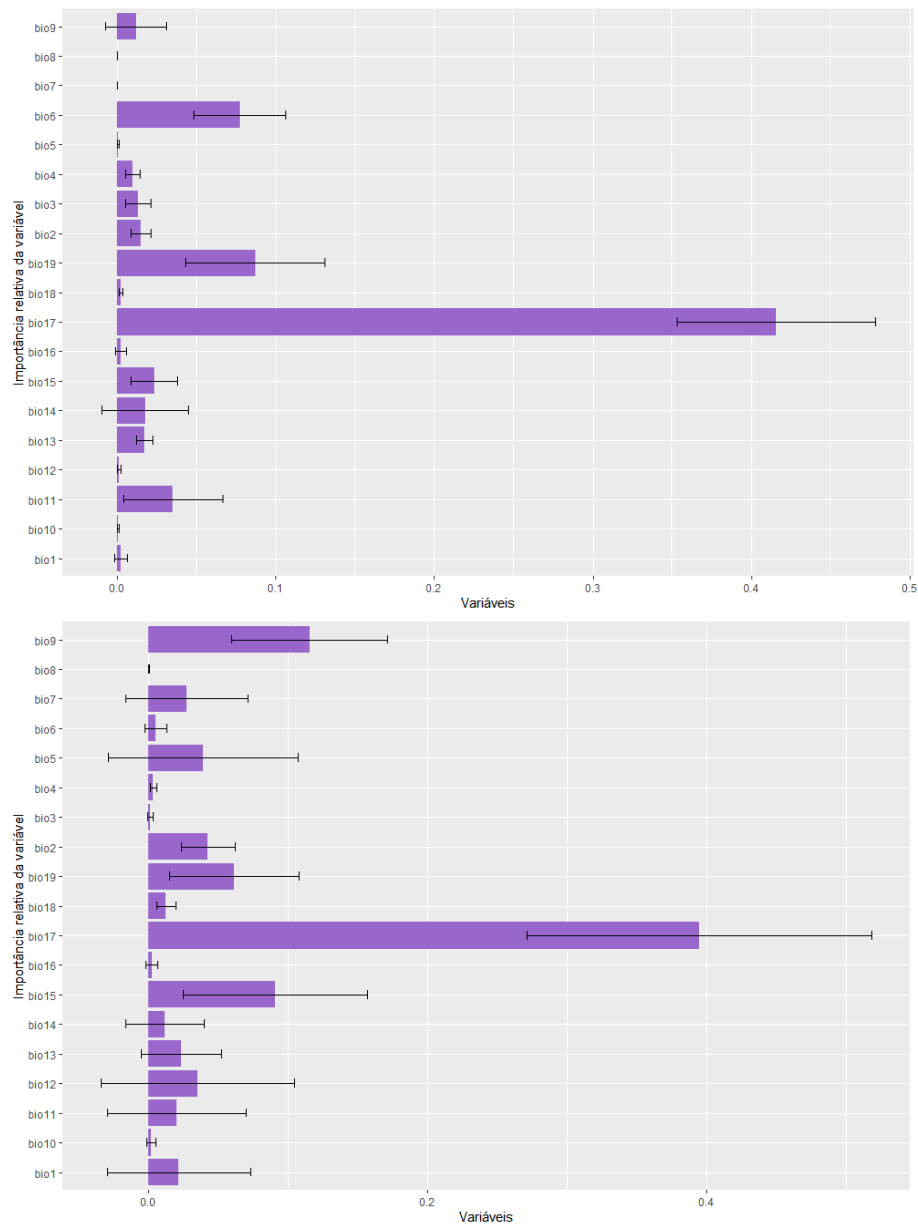


Figura 6: Importância relativa das variáveis para o modelo cheio da espécie de planta (acima) e para o morcego (abaixo).

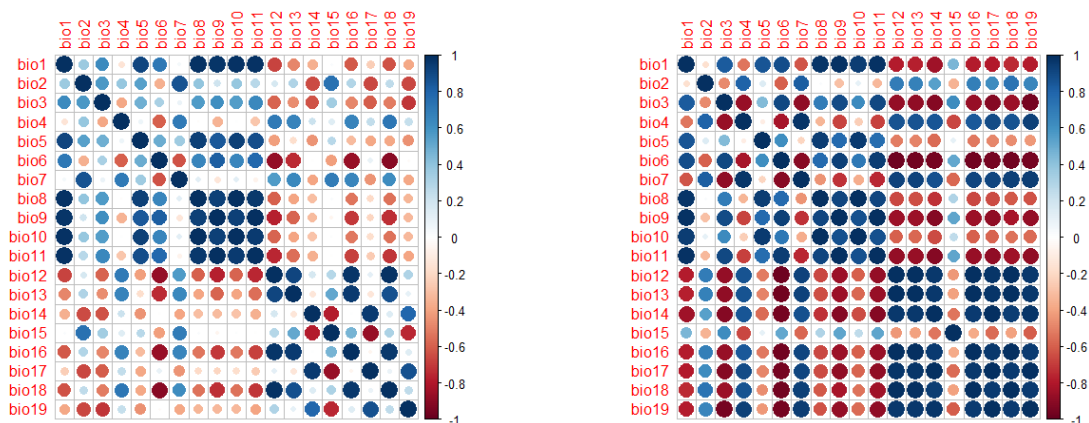


Figura 7: Matriz de correlação entre as variáveis bioclimáticas para a espécie *E. subsecundum* (à esquerda) e *L. bokermanni* (à direita)

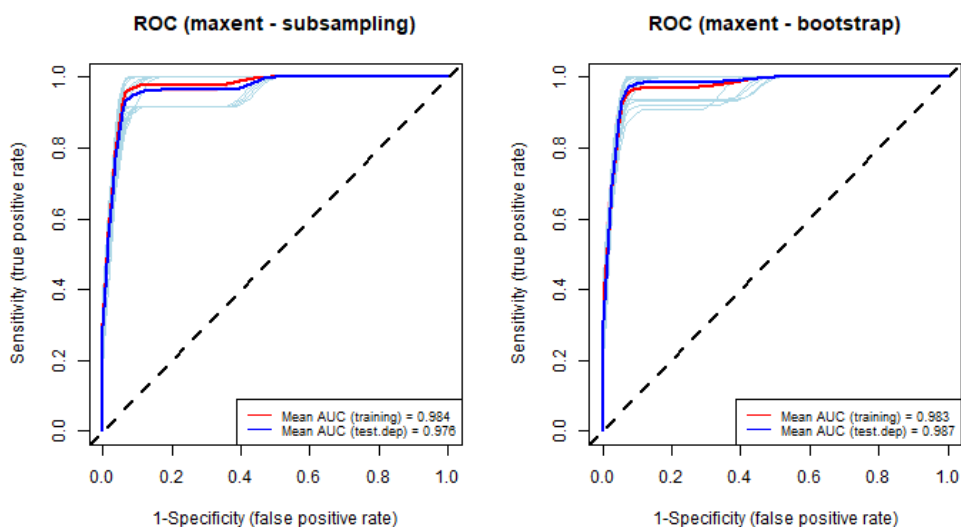


Figura 8: Valores médios de AUC para os 25 modelos gerados da espécie *Encholirium subsecundum* com replicação por *subsampling* (à esquerda) e 25 por *bootstrap* (à direita).

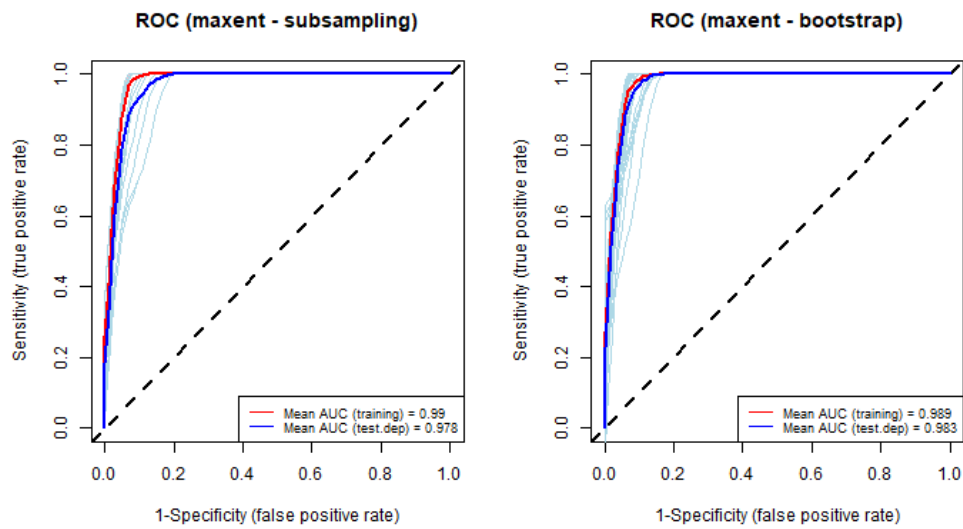


Figura 9: Valores médios de AUC para os 25 modelos gerados da espécie *Lonchophylla bokermanni* com replicação por *subsampling* (à esquerda) e 25 por *bootstrap* (à direita).

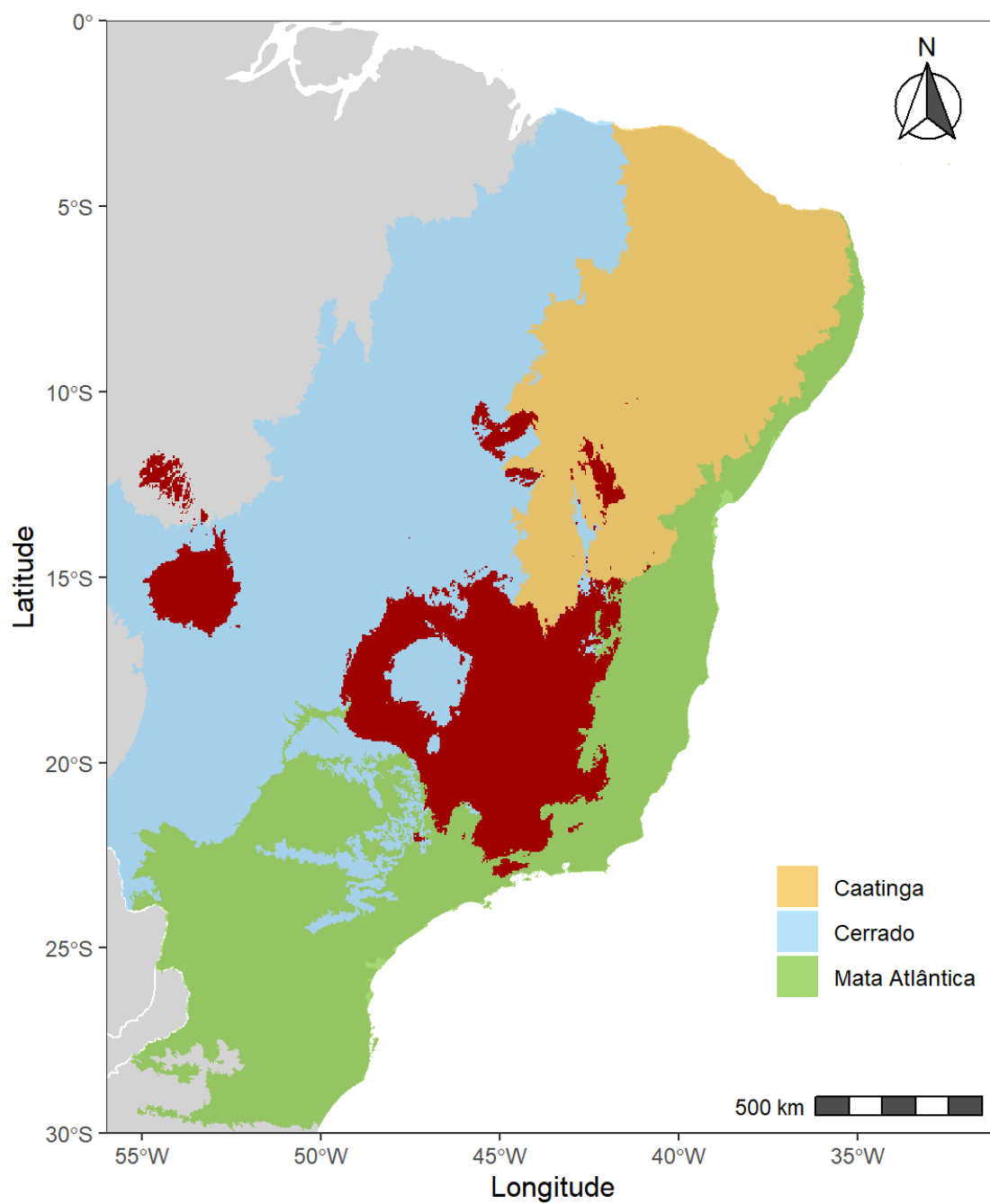


Figura 10: Distribuição potencial de *Encholirium subsecundum* (em vermelho) para o presente.

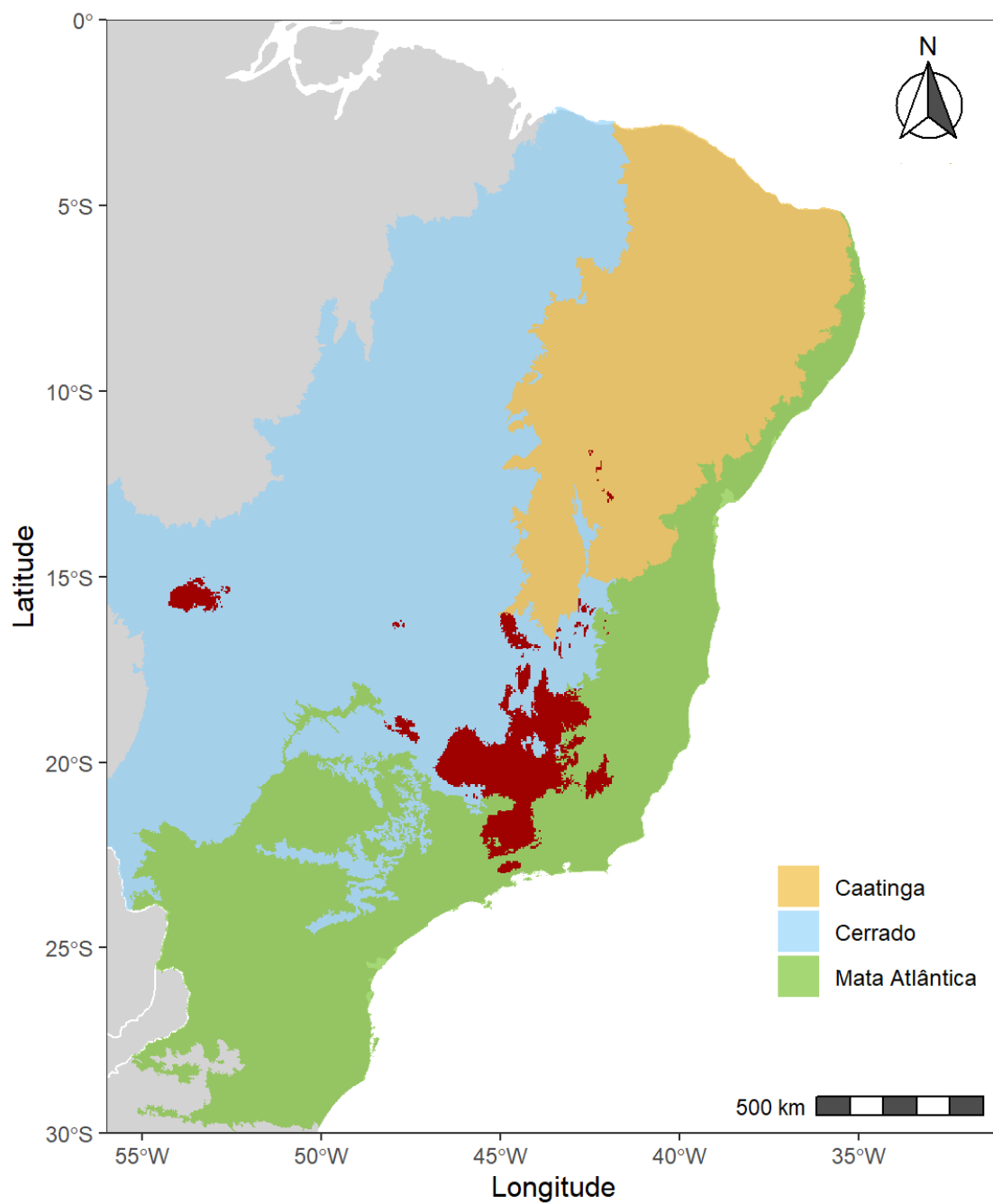


Figura 11: Distribuição potencial de *Encholirium subsecundum* (em vermelho) para o cenário futuro de RCP 4.5 (2050).

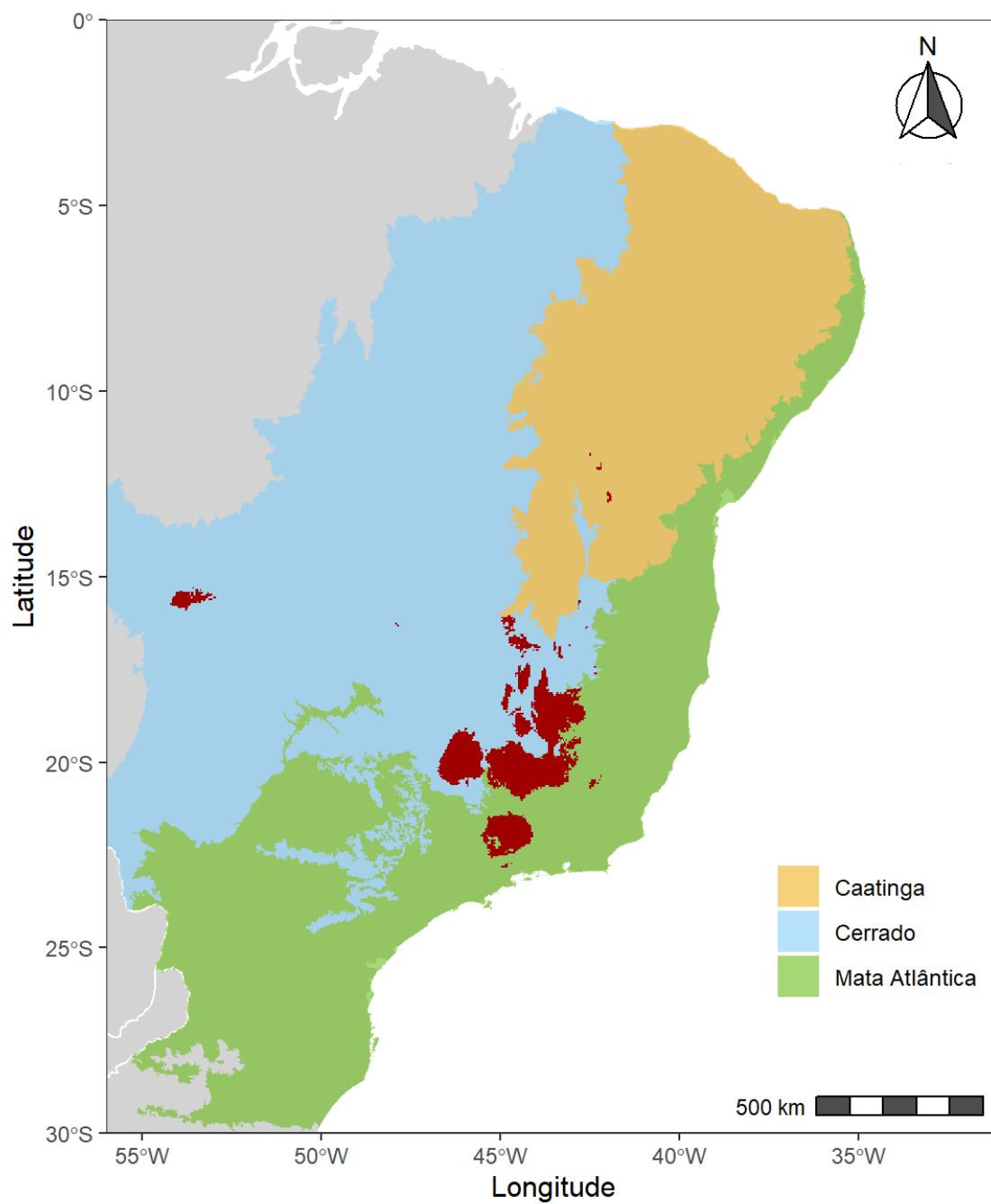


Figura 12: Distribuição potencial de *Encholirium subsecundum* (em vermelho) para o cenário futuro de RCP 8.5 (2050).

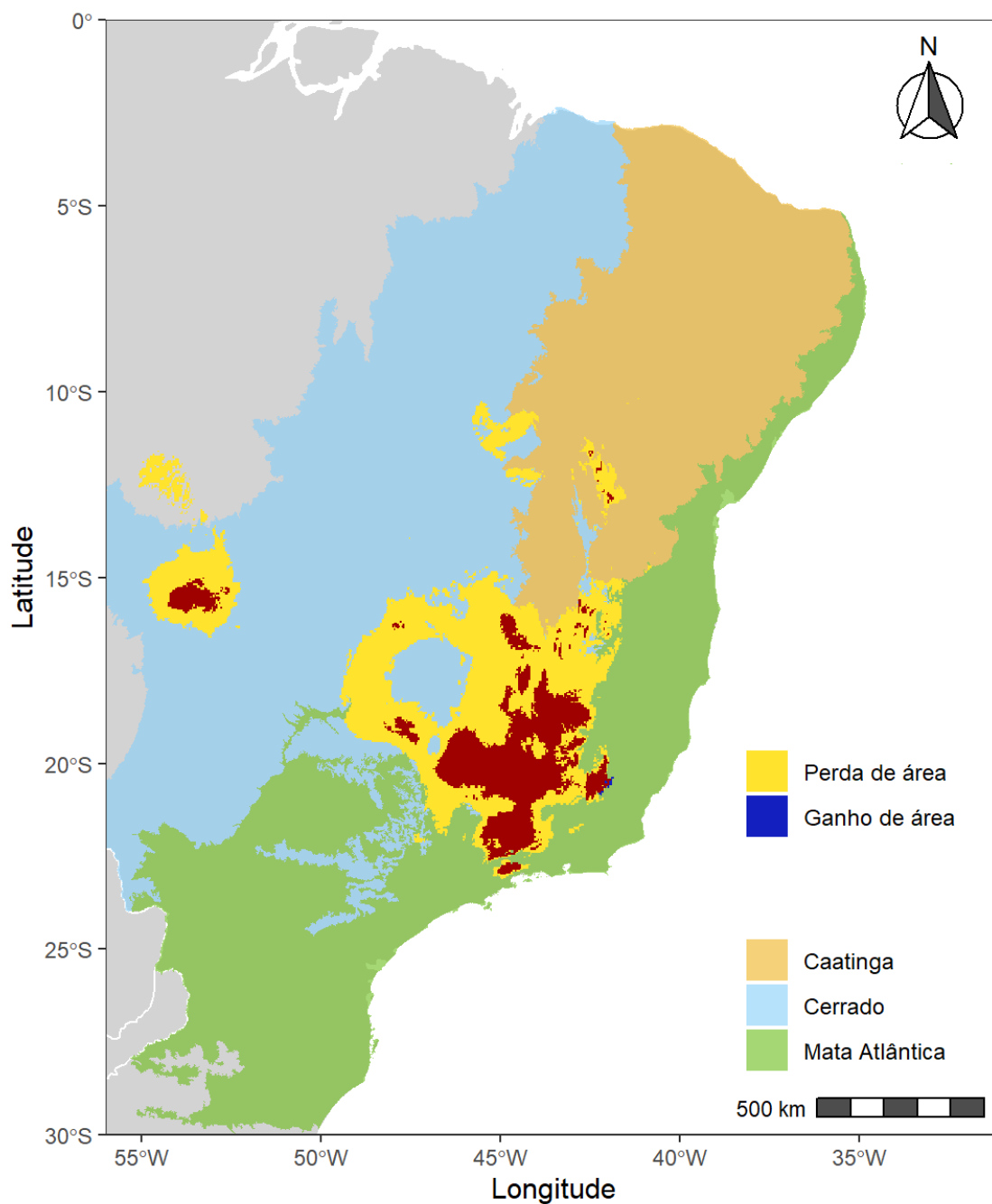


Figura 13: Mapa de alteração da distribuição potencial de *Encholirium subsecundum* no cenário RCP 4.5 (2050) em relação à distribuição do presente. A área em vermelho, amarelo e azul representam a distribuição sem alteração, perda e ganha, respectivamente.

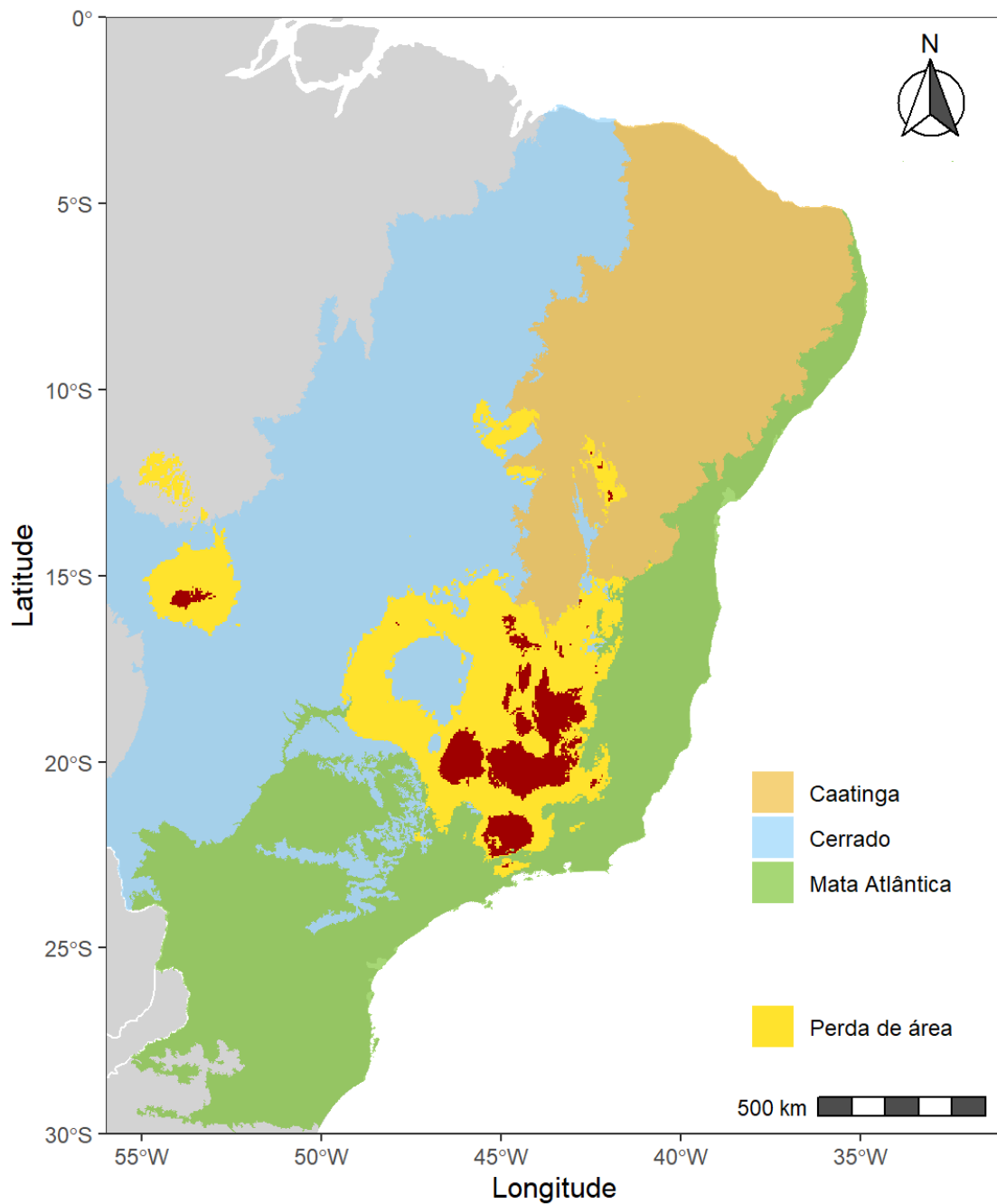


Figura 14: Mapa de alteração da distribuição potencial de *Encholirium subsecundum* no cenário RCP 8.5 (2050) em relação à distribuição do presente. A área em vermelho e amarelo representam a distribuição sem alteração e perda. Não houve distribuição ganha da planta no RCP 8.5.

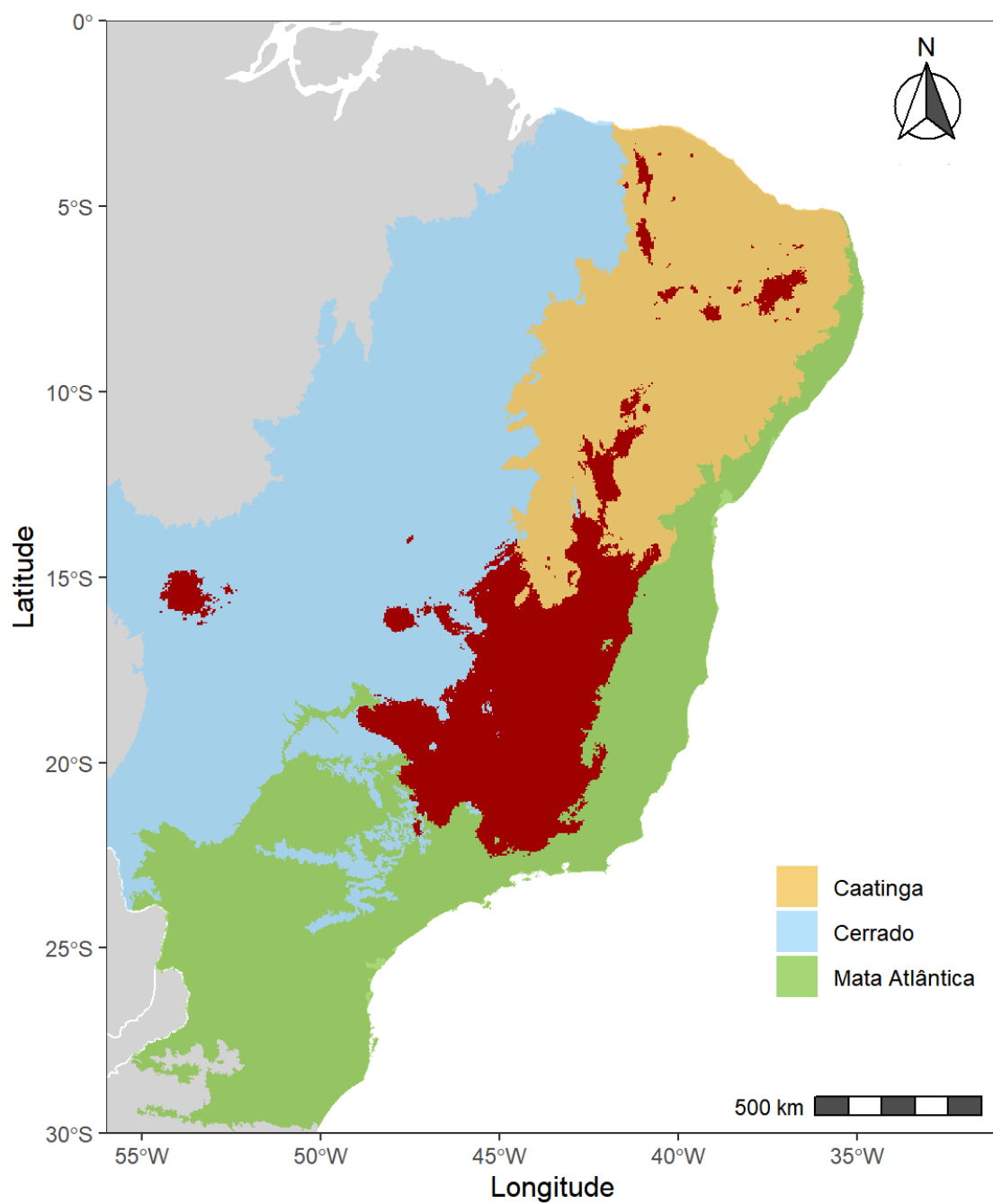


Figura 15: Distribuição potencial de *Lonchophylla bokermanni* (em vermelho) para o presente.

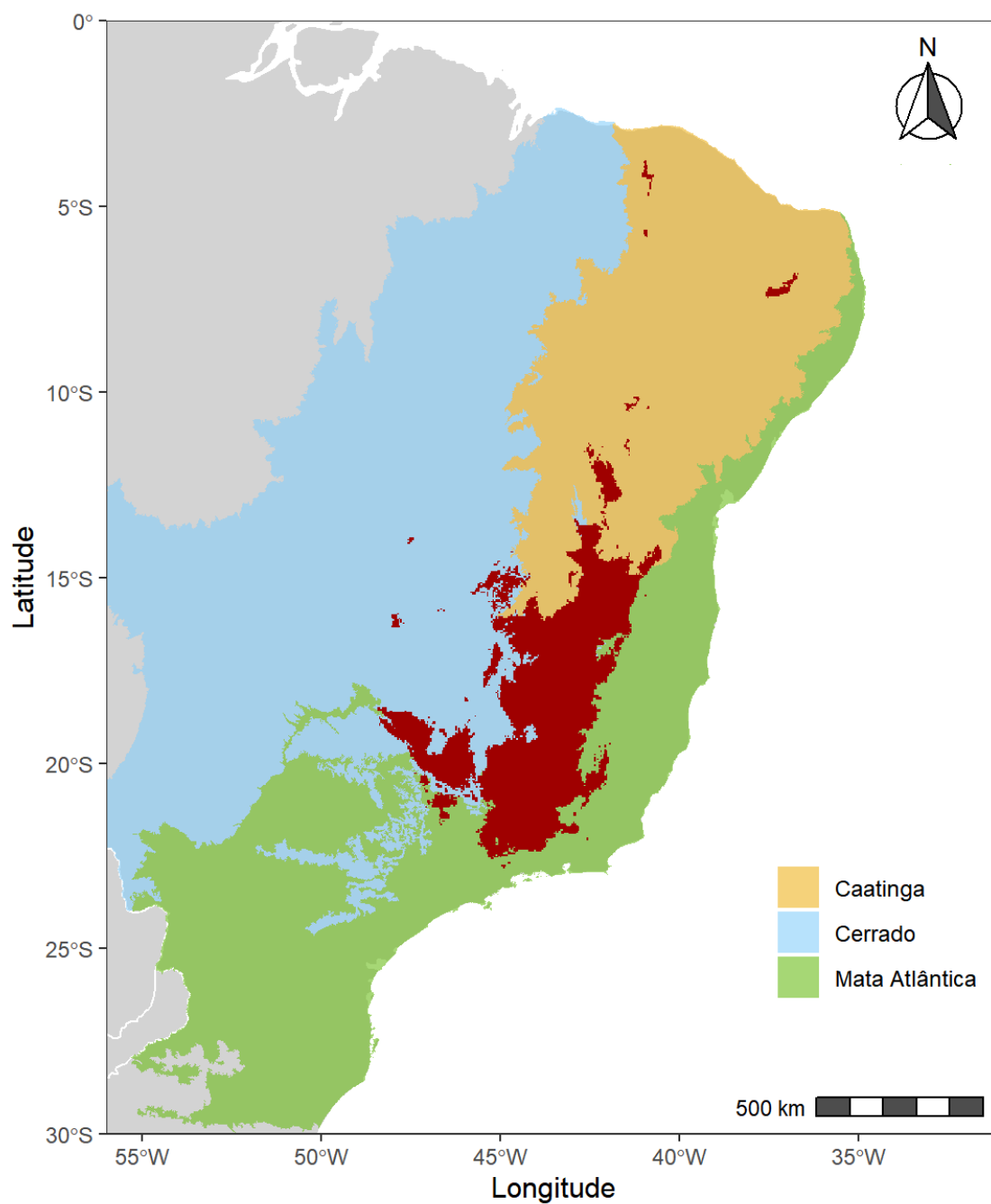


Figura 16: Distribuição potencial de *Lonchophylla bokermanni* (em vermelho) para o cenário futuro de RCP 4.5.

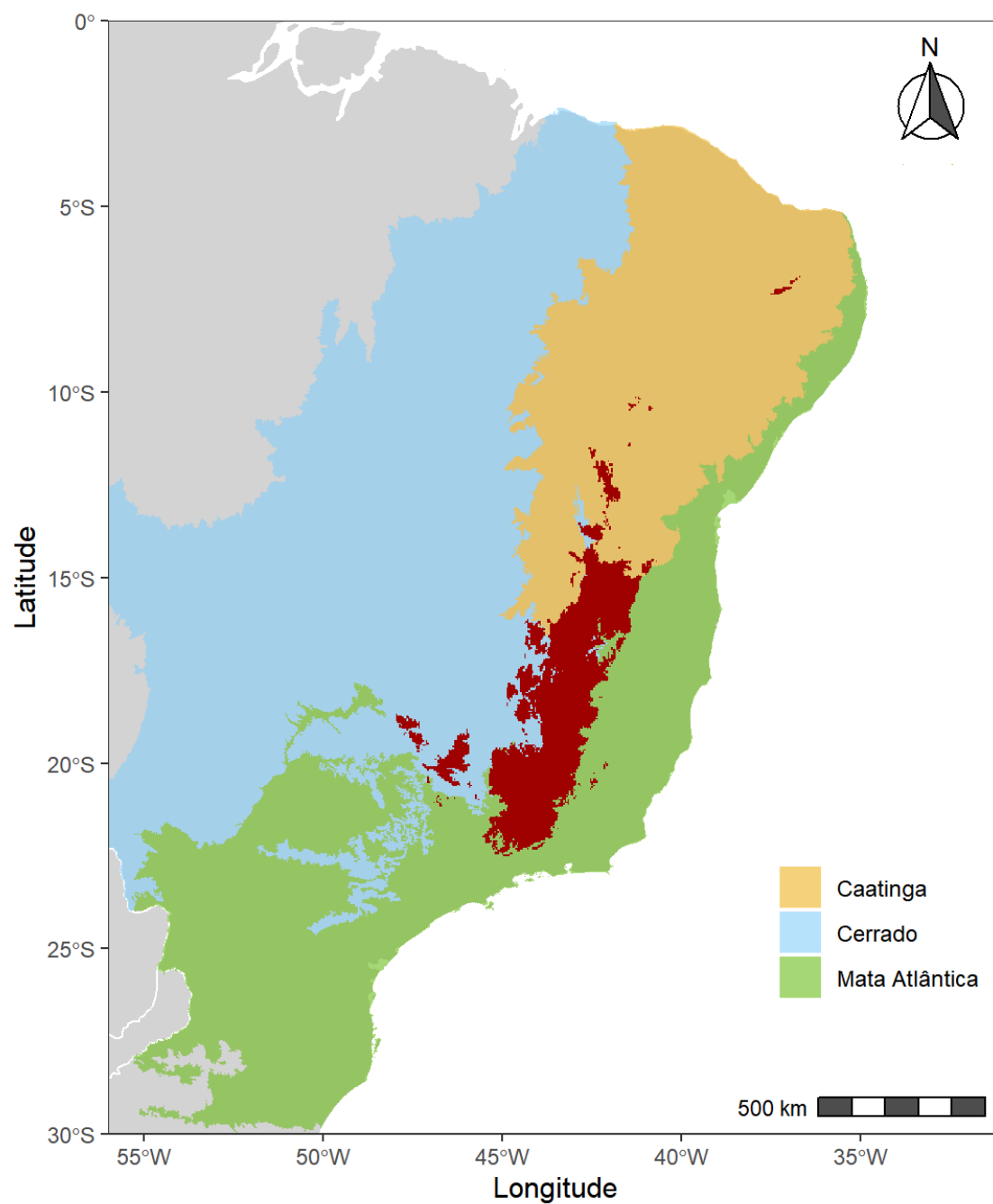


Figura 17: Distribuição potencial de *Lonchophylla bokermanni* (em vermelho) para o cenário futuro de RCP 8.5.

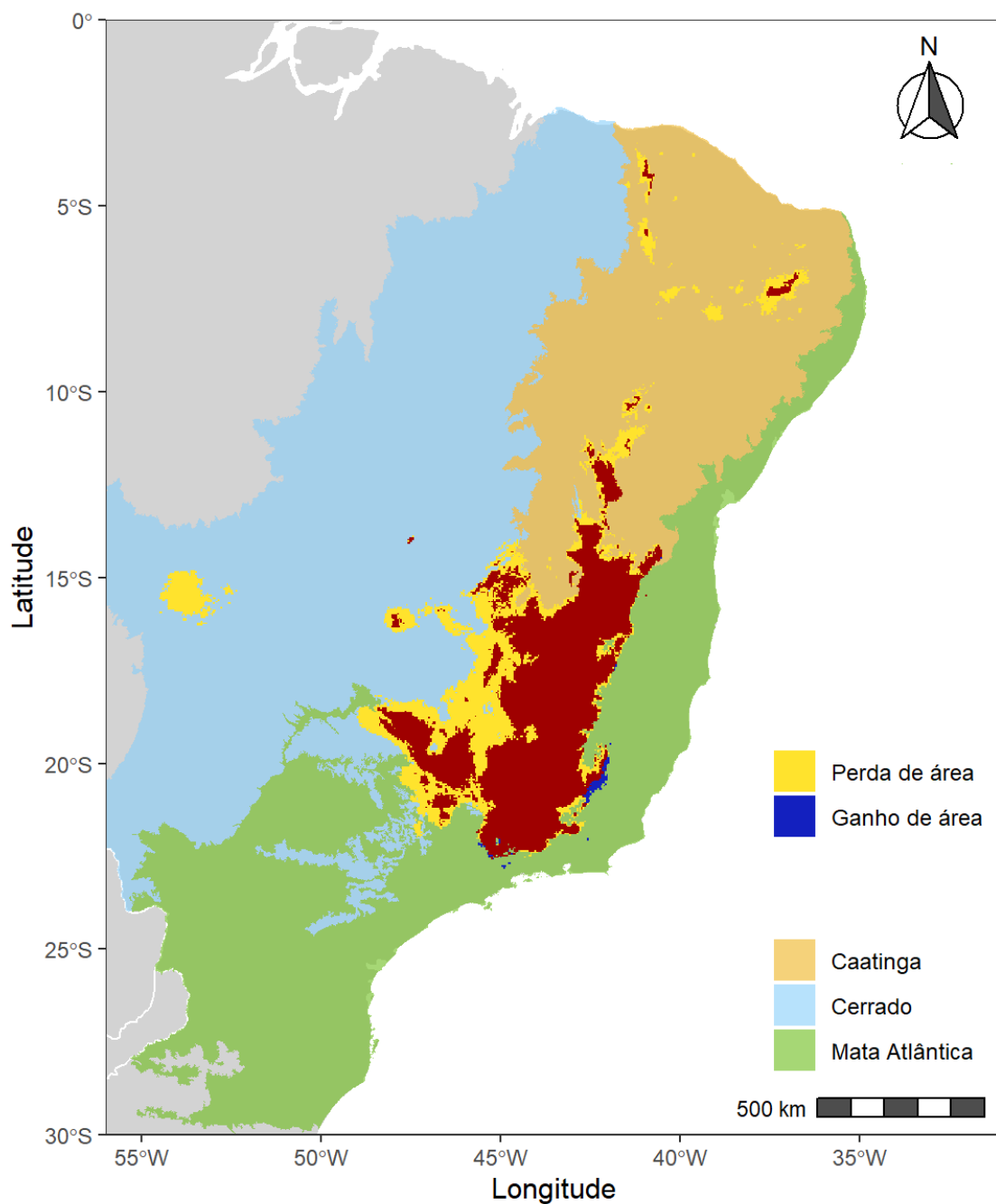


Figura 18: Mapa de alteração da distribuição potencial de *Lonchophylla bokermanni* no cenário RCP 4.5 (2050) em relação à distribuição do presente. A área em vermelho, amarelo e azul representam a distribuição sem alteração, perda e ganha, respectivamente.

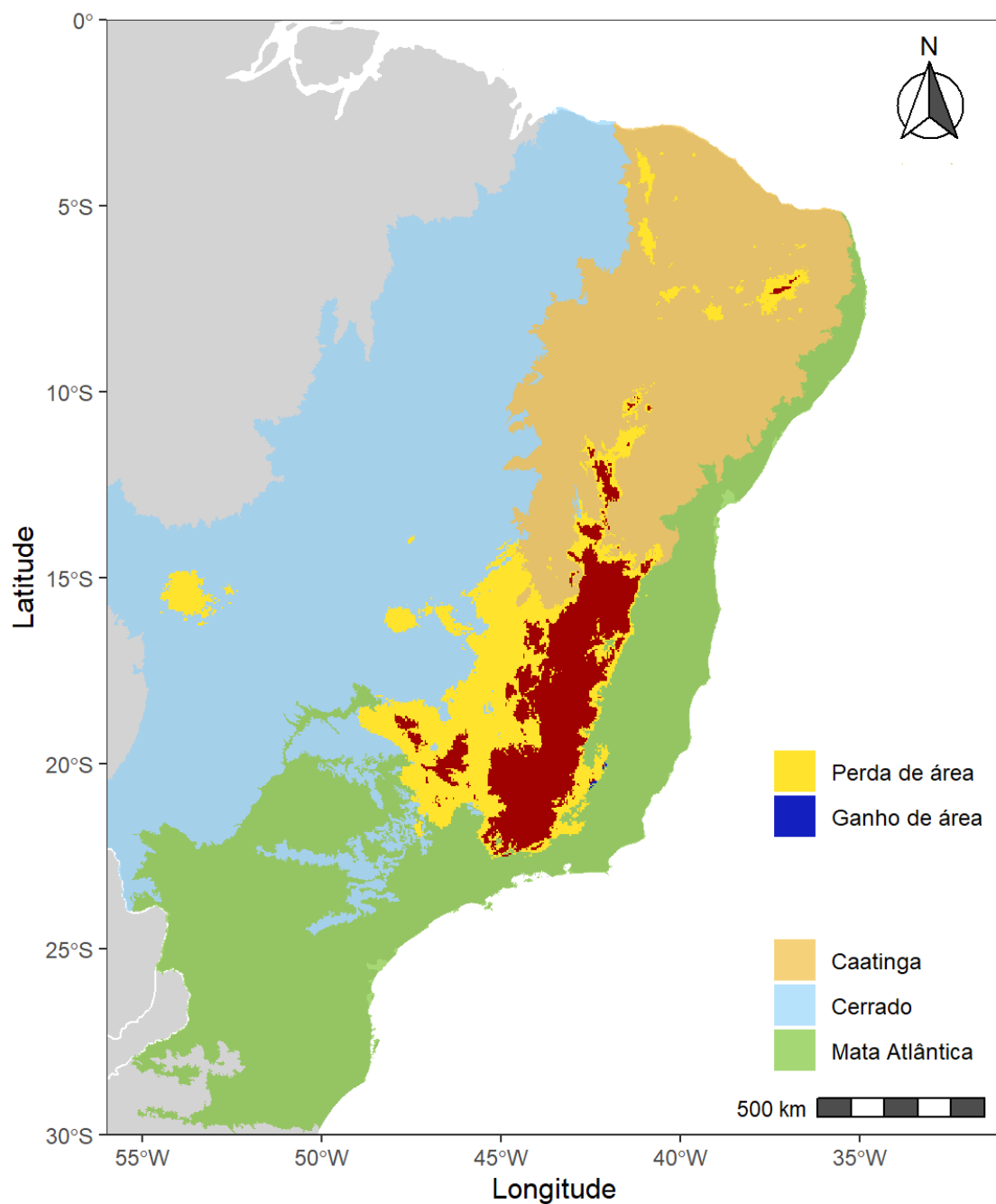


Figura 19: Mapa de alteração da distribuição potencial de *Lonchophylla bokermanni* no cenário RCP 8.5 (2050) em relação à distribuição do presente. A área em vermelho, amarelo e azul representam a distribuição sem alteração, perda e ganha, respectivamente.