

MODELANDO A DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES NO PASSADO: UMA ABORDAGEM PROMISSORA EM PALEOECOLOGIA

MATHEUS DE SOUZA LIMA-RIBEIRO

Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Campus Jataí, Cx.P. 03,
75804-020, Jataí, GO, Brasil. *paleo_ribeiro@yahoo.com.br*

JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ-FILHO

Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Cx.P. 131,
74001-970, Goiânia, GO, Brasil. *jafdinizfilho@gmail.com*

ABSTRACT – PAST SPECIES DISTRIBUTION MODELING: A PROMISING APPROACH IN PALEOECOLOGY. Paleoecological studies are based on fossil records, which often have spatial and temporal gaps, making the analysis of past biotas more difficult, or even impossible. Thus, Species Distribution Models (SDMs) may be useful tools to complement the available information on the geographical distribution of species over time, and have been applied to many different paleoecological questions involving fossil data and paleoclimatic simulations. This paper presents a review of SDMs applied to paleoecological questions, showing how to build and evaluate these models using fossil data, as well as discussing important issues about their assumptions, uncertainties, and challenges. Moreover, it is illustrate the applicability of SDMs to paleoecological studies by discussing the extinction dynamics of *Smilodon populator* Lund based on the modeling of their geographic distribution over the last 126 ky BP.

Key words: ecological niche modeling, bioclimatic envelope, paleobiogeography, paleodistribution, extinction dynamics, *Smilodon populator*.

RESUMO – Os estudos paleoecológicos são baseados em evidências fósseis, as quais normalmente apresentam lacunas em sua distribuição espacial e temporal, dificultando ou até mesmo impossibilitando as análises da biota no passado. Nesse sentido, os modelos de distribuição de espécies (SDMs, *Species Distribution Models*) são ferramentas úteis para complementar a informação sobre a distribuição geográfica das espécies ao longo do tempo, e têm sido aplicados a diferentes questões paleoecológicas. Aqui é apresentada uma revisão sobre como os SDMs são construídos e avaliados usando dados fósseis, discutindo-se os pontos mais relevantes quanto aos seus pressupostos, incertezas e desafios, e apresentando suas potenciais aplicações aos estudos paleoecológicos. Finalmente, o uso dos SDMs em paleoecologia é ilustrado com uma discussão sobre a dinâmica de extinção de *Smilodon populator* Lund a partir da modelagem de sua distribuição geográfica ao longo dos últimos 126 ka AP.

Palavras-chave: modelagem do nicho ecológico, envelopes bioclimáticos, paleobiogeografia, paleodistribuição, dinâmica de extinção, *Smilodon populator*.

INTRODUÇÃO

A paleoecologia é um ramo das ciências naturais que envolve, necessariamente, uma abordagem multidisciplinar abrangendo ecologia, biogeografia, evolução, tafonomia, dentre outros. 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, dessa forma, 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 de distribuição de espécies (SDMs), também chamados de modelos de nicho ecológico ou modelos de envelope

bioclimático (ver Peterson *et al.*, 2011), são ferramentas úteis para complementar a informação sobre a distribuição geográfica das espécies ao longo do tempo (Varela *et al.*, 2011).

Atualmente, os SDMs constituem um dos campos de pesquisa mais ativos na ecologia (Zimmermann *et al.*, 2010) e têm sido aplicados em estudos com diversos interesses, inclusive paleoecológicos (Nogués-Bravo, 2009; Svenning *et al.*, 2011; Varela *et al.*, 2011). Nesse contexto, os SDMs têm sido utilizados com sucesso para analisar a dinâmica de distribuição das espécies sob cenários de mudanças climáticas passadas (Banks *et al.*, 2008a,b), para entender a dinâmica de extinção da megafauna no final do Pleistoceno (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Nogués-Bravo *et al.*, 2008; Varela *et al.*, 2010; Lorenzen *et al.*, 2011), analisar os padrões de diversificação (especiação) e migração (Peterson, 2009; Maguire & Stigall, 2009), riqueza de espécies (Wisz & Rahbeck, 2007; Lima-Ribeiro *et al.*, 2012), conservação

de nicho (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Martínez-Meyer & Peterson, 2006; Peterson & Nyári, 2007), bem como a localização de refúgios pleistocênicos e “hotspots” de diversidade (Waltari *et al.*, 2007; Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval *et al.*, 2009).

O objetivo desse estudo é discutir as bases teóricas e metodológicas que sustentam os SDMs, descrever como eles podem ser obtidos e avaliados usando dados fósseis, discutir questões relevantes quanto aos seus pressupostos, suas incertezas e seus desafios, bem como suas potenciais aplicações aos estudos paleoecológicos. Para ilustrar tais procedimentos, o uso dos SDMs em paleoecologia foi demonstrado pela modelagem da distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnívora: Felidae; popularmente conhecido como “Tigre-dentes-de-sabre”), na América do Sul, ao longo dos últimos 126 ka AP. Além de permitir descrever a distribuição geográfica potencial da espécie ao longo do tempo, o uso dos SDMs neste caso também é importante para fornecer uma melhor compreensão da influência das mudanças climáticas sobre a dinâmica de extinção dessa espécie durante o Quaternário tardio.

MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES

Os primeiros SDMs surgiram na década de 1970 baseados na teoria do nicho ecológico (Austin, 2002; mas veja Soberón, 2007; Soberón & Nakamura, 2009; Colwell & Rangel, 2009; Peterson *et al.*, 2011 para uma ampla discussão teórica sobre o nicho ecológico das espécies e sua representação espacial) e mantêm o mesmo princípio geral desde então: os SDMs definem, para uma determinada espécie, as condições ambientais que melhor descrevem os limites espaciais de sua ocorrência e, em seguida, simulam sua distribuição geográfica potencial (veja Franklin, 2009 para uma completa revisão). Dessa forma, é possível modelar a distribuição passada das espécies, inclusive daquelas extintas, a partir das evidências fósseis e do paleoclima simulado pelos modelos climáticos globais (GCMs = *Global Circulation Models*; veja item “Banco de dados”).

Tecnicamente, os SDMs são sustentados por três pilares: (i) os dados de ocorrência das espécies, (ii) as variáveis ambientais e (iii) os métodos analíticos. Os métodos analíticos (ou algoritmos, ou simplesmente modelos) são funções que estabelecem a relação das variáveis ambientais com os pontos de ocorrência das espécies para determinar seus nichos ecológicos. Dessa forma, em termos operacionais, é interessante que os algoritmos sejam divididos em dois grupos (Tabela 1): (i) 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) para modelar sua distribuição no espaço, chamados modelos baseados em presenças e ausências (*presence-absence methods*), e (ii) aqueles modelos que utilizam apenas dados de presença, chamados modelos baseados em presenças (*presence-only methods*) (Franklin, 2009).

Os modelos baseados em presenças devem ser preferidos

em estudos paleoecológicos devido a algumas restrições, como: (i) a ausência de registro fóssil não necessariamente assegura que a espécie não existiu naquela região em um período qualquer (Simões & Holz, 2004); (ii) 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 a partir de dados atuais; (iii) análises paleoecológicas devem ser preferivelmente realizadas modelando-se a distribuição potencial das espécies, porém, 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); (iv) modelos mais simples, como aqueles baseados apenas em presenças, são mais apropriados para estudos paleoecológicos devido aos pressupostos assumidos para calibrar os SDMs (veja “Pressupostos dos modelos de distribuição de espécies”; Nogués-Bravo, 2009; Svenning *et al.*, 2011; Varela *et al.*, 2011).

Descrição dos modelos

Os SDMs baseados apenas em presenças são implementados em diferentes algoritmos (Tabela 1), como envelopes bioclimáticos (Bioclim), distâncias ambientais (Euclidiana, Gower), análises multivariadas (distância de Mahalanobis, ENFA) e algoritmos mais complexos de aprendizagem automática ou inteligência artificial (*machine-learning*; Maxent e GARP). Conforme já abordado, os SDMs baseados somente em presenças devem ser preferidos em estudos paleoecológicos e, por isso, serão discutidos em detalhes a seguir.

O Bioclim é um dos algoritmos mais antigos que representa a lógica do nicho ecológico por meio dos envelopes bioclimáticos (Busby, 1986; Busby, 1991). Os limites que definem o envelope são obtidos a partir da amplitude de cada variável ambiental relacionada aos pontos de ocorrência das espécies, formando, assim, um envelope retilíneo (Carpenter *et al.*, 1993) (Figura 1a). A distribuição potencial modelada das espécies é obtida, dessa maneira, pelo conjunto total de regiões da área geográfica de interesse cujas características ambientais estejam dentro do envelope bioclimático. O Bioclim, portanto, não produz um gradiente contínuo de adequabilidade de habitat como os demais métodos, 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) assumem a existência de um ótimo ecológico para a sobrevivência de cada espécie, como esperado pela teoria de nicho, e o determina a partir do centróide das condições ambientais relacionadas aos

Tabela 1. Algoritmos e programas computacionais utilizados na modelagem da distribuição geográfica de espécies, com ênfase nos modelos baseados apenas em presenças.**Table 1.** Presence-only algorithms and software for species distribution modeling.

Algoritmo	Software*	Referência
Bioclim	Diva-GIS e R (pacote 'dismo')	Busby, 1986, 1991
Distância Euclidiana	R (pacote 'vegan')	Carpenter <i>et al.</i> , 1993
Distância de Gower		
Distância de Mahalanobis	R (pacotes 'stats' e 'dismo')	Farber & Kadmon, 2003
ENFA	Biomapper	Hirzel <i>et al.</i> , 2002
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 os algoritmos estão implementados no software BioEnsembles (ver Diniz-Filho *et al.*, 2009), sob a abordagem de combinação de predições (*ensemble solutions*).

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

pontos de ocorrência. Em seguida, estabelecem um envelope com formato circular ou elipsoidal no espaço ambiental, e não retilinear (Figura 1b), refletindo melhor o princípio de tendência central da resposta das espécies ao gradiente ambiental (De Marco & Siqueira, 2009).

As distâncias Euclidiana e de Gower determinam os envelopes calculando sua respectiva distância, no espaço ambiental, entre cada local (ou parcela de uma grade) da área geográfica de interesse e o ótimo ecológico da espécie (Carpenter *et al.*, 1993). Por definição, adequabilidade do hábitat 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.

A distância Mahalanobis, por sua vez, é um algoritmo que também determina o envelope elíptico a partir de uma distância ambiental, mas considerando uma média multivariada e a estrutura de covariância entre as variáveis. Por isso é considerada um método multivariado e, portanto,

tem uma grande vantagem em relação às distâncias ambientais comuns, bem como ao Bioclim, por lidar com as correlações 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 (*Ecological Niche Factor Analysis*) é baseado nos princípios das análises multivariadas, de modo que utiliza uma ordenação (semelhante à Análise de Componentes Principais - PCA, por exemplo) das variáveis ambientais para descrever o nicho ecológico das espécies. O mapa de adequabilidade de habitat 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).

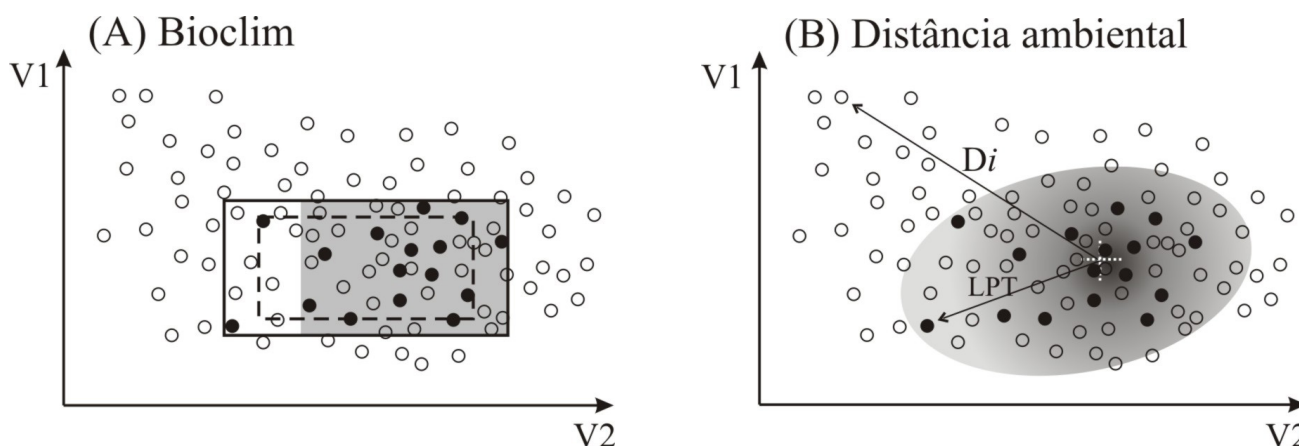


Figura 1. Representação do nicho ecológico modelado pelos algoritmos Bioclim (A) e distâncias ambientais (B). O espaço ambiental está representado por duas dimensões, **V1** e **V2**. Os círculos preenchidos indicam os pontos de ocorrência da espécie, enquanto os círculos vazios indicam os potenciais locais para colonização em toda a área geográfica de interesse. Em (A), o retângulo contínuo representa a amplitude total do envelope bioclimático retilíneo (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. Em (B), o envelope bioclimático tem formato elipsoidal (área hachurada em cinza) e é determinado pela distância ambiental (seta **Di**) de cada local da área geográfica de interesse ao ótimo ecológico da espécie (cruz branca junto ao ponto mais escuro da área sombreada). Nesse exemplo, a distribuição potencial da espécie é predita pelo conjunto de locais dentro de cada envelope bioclimático.

Figure 1. Ecological niche as estimated by Bioclim (A) and environmental distances (B) from two environmental dimensions, **V1** and **V2**.

Os métodos de aprendizagem automática ou inteligência artificial (GARP e Maxent), 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. Por definição, as pseudo-ausências nunca indicam que um determinado local é realmente inadequado à sobrevivência das espécies, como é assumido com os dados reais de ausência (Phillips *et al.*, 2006).

O método GARP (*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). Os algoritmos genéticos, como GARP, estabelecem os modelos imitando os mecanismos de evolução biológica por seleção natural. Uma regra inicial é criada, as regras vão mudando aleatoriamente (processo evolutivo) e somente as melhores regras são selecionadas como em um processo de seleção natural. Sendo assim, as predições 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 (100 ou mais ajustes, por exemplo) para o mesmo conjunto de dados, selecionar os melhores modelos (10% dos melhores modelos, por exemplo) e usar suas múltiplas predições para determinar o mapa de adequabilidade de habitat para as espécies analisadas (veja boas práticas de modelagem usando GARP em Anderson *et al.*, 2003).

O Maxent (*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 (Phillips *et al.*, 2006; Phillips & Dudik, 2008; mas veja Elith

et al., 2011 para mais detalhes sobre Maxent). Com isso é possível calcular a probabilidade de ocorrência da espécie no espaço geográfico sabendo o valor de cada variável ambiental em um determinado conjunto de locais, o que implica em um mapa preditivo da distribuição geográfica da espécie.

PRESSUPOSTOS DOS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES

Quando algum evento, como a distribuição geográfica das espécies, é modelado, alguns pressupostos são normalmente assumidos durante o processo de construção dos modelos. A utilização de um SDM, especialmente quando aplicado a estudos paleoecológicos, presume a aceitação de pressupostos relacionados tanto à dinâmica e evolução das espécies (Nogués-Bravo, 2009) quanto ao seu registro fóssil (Varela *et al.*, 2011). Nesse sentido, um pressuposto essencial para projeção da ocorrência das espécies sob modelos de nicho em diferentes cenários ambientais é que o nicho fundamental se comporte como um traço constante nas espécies ao longo do tempo e do espaço (Peterson *et al.*, 1999). Outro pressuposto assumido é que o clima exerça um papel dominante sobre os demais fatores ambientais, em especial sobre as interações bióticas - em particular a competição interespecífica -, sendo, portanto, o fator chave limitante da distribuição espacial das espécies em grandes escalas espaciais (Pearson & Dawson, 2003).

Alguns trabalhos indicam, entretanto, que a distribuição geográfica de uma espécie em escala macroecológica também reflete a influência das interações com outras espécies (Davis *et al.*, 1998; Araújo & Luoto M., 2007). Dessa forma, uma mudança nas interações bióticas provoca alterações na distribuição geográfica observada das espécies em grandes escalas espaciais, fazendo da conservação do nicho e do equilíbrio espécies-clima um ponto discutível (Davis *et al.*, 1998). Em outras palavras, SDMs são viáveis apenas para as espécies não competidoras (Araújo & Luoto, 2007) que apresentam distribuição geográfica em equilíbrio com o clima (Araújo & Pearson, 2005; mas veja algumas limitações em Varela *et al.*, 2009) e conservação do nicho ao longo de sua história evolutiva (Nogués-Bravo, 2009). Esses pressupostos, embora assumam aspectos distintos sobre a dinâmica das espécies, têm implicações semelhantes para a utilização dos SDMs, especialmente quando suas predições são projetadas para diferentes cenários climáticos.

Além disso, 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 predição para esta espécie será enviesada sob a teoria de nicho (Belyea, 2007). Já a falta de controle tafonômico influencia os SDMs exclusivamente no vínculo entre a evidência fóssil e as condições paleoclimáticas onde a espécie existiu (Varela *et al.*, 2011). Em ambos os casos, a inobservância a esses pressupostos levaria os modelos a gerar descrições enviesadas do nicho ecológico das espécies, o que certamente

afetaria suas predições. É importante, portanto, que sejam selecionadas apenas as evidências fósseis com controle tafonômico e identificação taxonômica confiáveis.

AVALIAÇÃO DOS MODELOS

Um passo importante após construir qualquer modelo é avaliar seu desempenho. No caso dos SDMs, deve-se avaliar se a distribuição geográfica modelada representa uma predição 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).

A maioria dos SDMs prediz, no entanto, um gradiente contínuo de adequabilidade de habitat, 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). Assim, a área predita como distribuição geográfica da espécie é totalmente dependente do critério utilizado para escolher o limiar de decisão (Nenzén & Araújo, 2011). A escolha do limiar de decisão deve ser baseada no objetivo do estudo, a fim de controlar a direção dos possíveis erros de predição. Convenientemente, vários índices podem ser calculados para essa finalidade e, em seguida, seleciona-se, então, o limiar 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).

Em estudos paleoecológicos, que devem, preferencialmente, analisar a distribuição potencial das espécies, um bom critério conceitual para estabelecer o limiar de decisão é truncar o gradiente pelo menor valor de adequabilidade associado a um ponto de ocorrência dentre aqueles utilizados para calibrar o modelo (chamado LPT, *lowest presence threshold*, veja Figura 1b; Nogués-Bravo, 2009; Svenning *et al.*, 2011; Varela *et al.*, 2011). Esse critério assegura ausência total de erros de omissão (veja discussão em Pearson *et al.*, 2007; 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.

Com a distribuição potencial delimitada, o próximo passo é confrontá-la com os “dados de teste”. Os dados de teste são pontos de ocorrência da espécie considerados como o exemplo real de sua distribuição geográfica, contra a qual a distribuição modelada é avaliada (Fielding & Bell, 1997). Para assegurar uma avaliação sem vieses, os dados de teste deveriam ser independentes daqueles dados utilizados para calibrar o modelo (chamados “dados de treinamento”; Araújo *et al.*, 2005).

Em paleoecologia, pode-se calibrar os SDMs 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 predições a partir das ocorrências fósseis datadas para t2 (veja exemplos em

“Estudo de caso” e em Martínez-Meyer *et al.*, 2004). Nesse caso, avalia 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 e representam os dados de teste independentes. Se o modelo não é capaz de predizer a presença da espécie nos locais onde ela realmente ocorre, obviamente suas predições 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 (Nogués-Bravo, 2009; Svenning *et al.*, 2011), conforme discutido anteriormente (veja “Pressupostos dos modelos de distribuição de espécies”).

Em muitos casos, entretanto, os dados de teste independentes estão indisponíveis ou são de difícil amostragem. Dessa forma, é aceitável dividir o conjunto total de pontos de ocorrências em dois subconjuntos, dados de treinamento e dados de teste, assumindo independência entre eles (Fielding & Bell, 1997). Para os estudos paleoecológicos, todavia, a maioria das espécies tem um registro fóssil reduzido e a divisão dos dados de ocorrência 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 determinar nichos discrepantes para a espécie focal e, ainda, ser erroneamente avaliados como confiáveis (veja discussão em Hanberry *et al.*, 2012).

Seguindo essa lógica, Pearson *et al.* (2007) descrevem um método, chamado *leave-one-out* (LOO), para avaliar o desempenho estatístico dos modelos calibrados com poucos pontos de ocorrência (Figura 2). 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 o modelo foi apto para predizer corretamente a ocorrência omitida (Figura 2). 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 (veja o programa computacional disponibilizado por Pearson *et al.*, 2007 para calcular essa probabilidade) (Figura 2). Resumindo, probabilidades estatisticamente significativas (p-valor < 0,05) indicam que as predições do modelo são confiáveis, ou seja, melhores que uma predição aleatória.

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 -valor $< 0,05$), 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, conseqüentemente, 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 -valor $> 0,05$). 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).

Existem, ainda, alguns métodos de avaliação independentes de limiares específicos de decisão, como a análise da curva ROC (*Receiver Operating Characteristic*; mas veja outros métodos em Liu *et al.*, 2009). A curva ROC é obtida a partir de diversos limiares de decisão e então se calcula a área sob a curva, denominada AUC (*Area Under Curve*), como uma métrica do desempenho do modelo. AUCs iguais a 1 indicam previsões perfeitas, enquanto AUCs iguais a 0,5 indicam previsões aleatórias. Segundo Swets (1988), um bom desempenho preditivo seria alcançado apenas com AUCs acima de 0,9, mas SDMs com AUCs acima de 0,75 são potencialmente úteis nas análises ecológicas (segundo recomendações de Elith, 2002).

INCERTEZAS PREDITIVAS

Embora existam técnicas confiáveis para avaliar a qualidade das previsões dos SDMs 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 várias previsões alternativas e muita 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 dos GCMs 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 (Thuiller, 2004; Pearson *et al.*, 2006). 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).

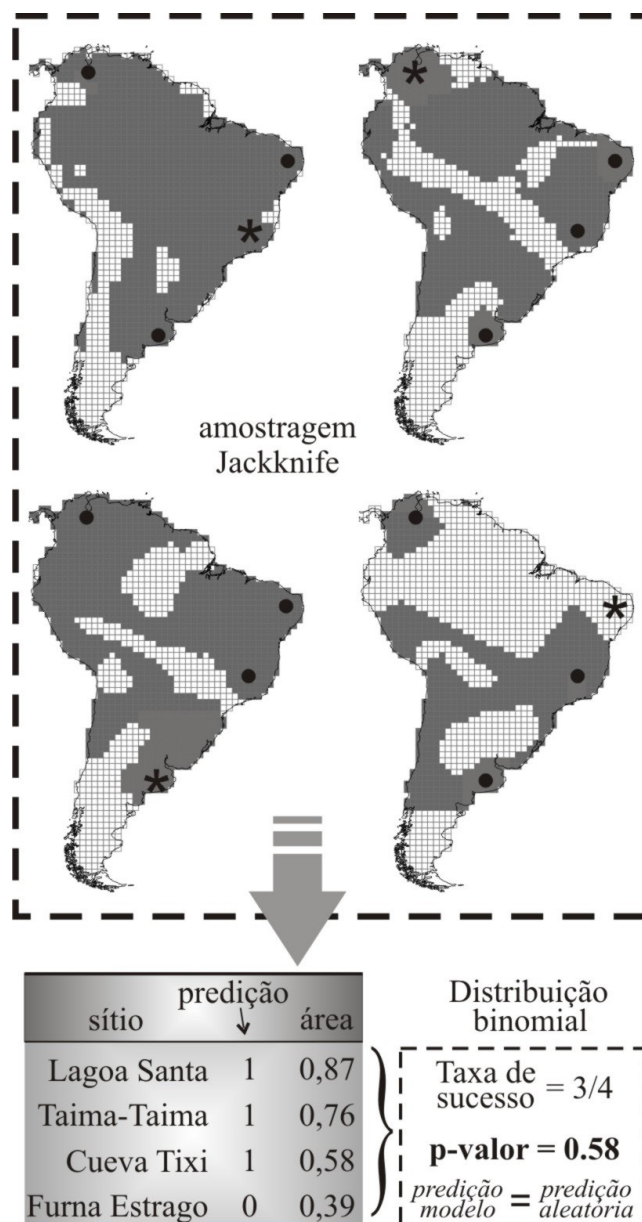


Figura 2. Panorama geral do teste *leave-one-out* baseado na técnica de reamostragem Jackknife, como descrito por Pearson *et al.* (2007) no contexto dos SDMs. Cada mapa mostra a distribuição modelada de uma espécie fictícia quando é excluído um dos seus quatro pontos de ocorrência durante a construção 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 previsto 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 -valor $> 0,05$).

Figure 2. Overview of leave-one-out test applied to the SDMs context on the Jackknife resampling procedure (see Pearson *et al.*, 2007).

Dessa forma, uma solução para lidar com as predições alternativas é combinar todos os resultados oriundos dessas fontes de incerteza para gerar predições 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 (Diniz-Filho *et al.*, 2009). O “consenso” entre as diferentes predições (veja outras alternativas em Araújo & New, 2007) ilustra a forma mais simples de lidar com as incertezas preditivas no contexto dos SDMs, portanto, deve ser preferivelmente utilizada nos estudos paleoecológicos com poucos registros fósseis (Varela *et al.*, 2011) (veja os mapas de consenso para *Smilodon populator* no item “Estudo de caso”). Na verdade, o aspecto mais importante da abordagem de consenso (*ensemble*) não é de fato utilizar o mapa de consenso apenas, mas sim avaliar os diferentes mapas e aplicar a eles as estatísticas ou análises de interesse, como por exemplo padrões temporais e associações de redução da distribuição, riqueza de espécies ou *turnover* de espécies (veja detalhes em Diniz-Filho *et al.*, 2010). Com isso, obtém-se uma incerteza nos resultados dessas análises e não apenas na distribuição da espécie, o que pode levar a conclusões mais conservativas e robustas sobre os processos paleoecológicos de interesse.

BANCO DE DADOS

Na América do Sul, muitas informações sobre o registro fóssil das espécies estão espalhadas em veículos de circulação regional (anais de congressos, revistas locais, relatórios técnicos), o que dificulta sua obtenção e, conseqüentemente, sua disponibilização em bancos de dados *on-line*. Dessa forma, é importante que os pesquisadores 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), para que futuros pesquisadores 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 a 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/>).

Ao contrário do registro fóssil, as simulações paleoclimáticas têm sido aprimoradas constantemente e, recentemente, disponibilizadas em um banco de dados global (veja *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project – PMIP* –: fase 1 <<http://pmip.lsce.ipsl.fr/>>, fase 2 <<http://pmip2.lsce.ipsl.fr/>> e fase 3 <<http://pmip3.lsce.ipsl.fr/>>).

Os dados climáticos atuais também estão disponíveis em um banco de dados *on-line*, chamado *Global Climate Data – WorldClim* (<http://www.worldclim.org/>), o qual apresenta diversas variáveis bioclimáticas para serem utilizadas em SDMs.

UM ESTUDO DE CASO

Neste estudo de caso apresenta-se uma análise da distribuição geográfica de *Smilodon populator* ao longo dos últimos 126 ka AP, utilizando SDMs, com o objetivo de analisar a influência das mudanças climáticas durante o Quaternário tardio sobre a dinâmica de extinção dessa espécie. *Smilodon populator* foi o maior predador sul-americano (~400 kg) de sua época, extinguindo-se no final do Pleistoceno (~10 ka AP), durante o pico de extinções da megafauna em geral. Embora existam várias hipóteses para explicar esse evento de extinção, as mudanças climáticas e os impactos antrópicos são considerados as principais causas do desaparecimento dos grandes mamíferos ao longo dos últimos 50 ka AP.

Simulações paleoclimáticas, registro fóssil e modelagem

As condições climáticas do último ciclo interglacial/glacial, utilizadas para modelagem, foram obtidas a partir de seis GCMs. Cinco deles (ccsm, ipsl, hadcm3m2, fgoals e miroc) contêm simulações paleoclimáticas para dois períodos-chave, UMG (21 ka AP) e Holoceno Médio (6 ka AP), e estão disponíveis no banco de dados PMIP2 (<http://pmip2.lsce.ipsl.fr/>). O sexto GCM possui simulação paleoclimática para o último interglacial (~126 ka AP; Otto-Bliesner *et al.*, 2006) e está disponível no banco de dados WorldClim (<http://www.worldclim.org/>). Um sétimo GCM (ccm1; disponível no banco de dados PMIP1 – <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/gcmoutput/pmip/>), que possui simulações paleoclimáticas para 21 ka AP e 11 ka AP, foi utilizado apenas para avaliar os modelos calibrados com registros fósseis dos períodos glaciais e validar suas projeções a partir dos dados de teste independentes (registros fósseis de cerca de 11 ka AP). Foram selecionadas três variáveis climáticas (precipitação total anual e temperatura anual máxima e mínima) como preditores ambientais.

Os dados de ocorrência de *Smilodon populator* foram determinados a partir de seus registros fósseis datados para o Quaternário tardio na América do Sul (Tabela 2). A amostragem foi realizada 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*). Os registros com datas relativas (*i.e.*, Pleistoceno ou idade Lujaniense, Tabela 2) foram vinculados às simulações paleoclimáticas do UMG (21 ka AP) e, posteriormente, todos esses registros foram utilizados como dados de treinamento para calibrar os SDMs, abordando o conceito de calibragem multitemporal (veja Nogués-Bravo, 2009). Os registros fósseis de 11 ka AP foram utilizados como dados de teste independentes para validar as projeções dos modelos nos períodos interglaciais. Como discutido

anteriormente, esse teste de validação também indica se o nicho da espécie é estável ao longo do tempo, permitindo, assim, a calibragem multitemporal (Nogués-Bravo, 2009).

Dessa forma, foi assumido um importante pressuposto de que os registros fósseis datados indiretamente com idades “Pleistocênica” ou “Lujaniense” representam indivíduos que sobreviveram durante o UMG. Este pressuposto foi assumido devido à limitação (quantitativa e qualitativa) dos dados fósseis de *Smilodon populator* disponíveis na literatura. Deve-se enfatizar, portanto, que a distribuição potencial modelada a partir desses registros fósseis pode estar sub- ou sobre-estimada. Entretanto, os modelos não serão utilizados para prever a localização exata de *S. populator* durante o último ciclo glacial na América do Sul (*i.e.*, a distribuição realizada; para isso seriam necessários dados fósseis mais confiáveis), mas apenas para analisar como sua distribuição espacial se comportou nesse período (contração/expansão), e se as mudanças climáticas podem ter influenciado sua dinâmica de extinção no final do Pleistoceno. Assim, embora as condições iniciais possam influenciar os modelos, sub- ou sobre-estimando a distribuição potencial (Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 2009), pode-se considerar que as mudanças na distribuição geográfica de *S. populator* ao longo do tempo estão corretamente previstas a partir dos dados fósseis atualmente disponíveis (Tabela 2); as projeções dos modelos para os períodos interglaciais foram validadas com dados de teste independentes, indicando que o nicho da espécie foi estável ao longo do tempo. Como consequência, se os modelos apresentarem-se enviesados (sub- ou sobre-estimados), a calibragem multitemporal utilizada aqui assegurará que a

distribuição geográfica de *S. populator* apresente o mesmo viés em todos os cenários climáticos utilizados. Logo, a dinâmica da distribuição geográfica potencial de *S. populator* ao longo do tempo (*i.e.*, aumento ou decréscimo das áreas climaticamente adequadas à sua sobrevivência) não é uma consequência das condições iniciais relacionadas às limitações dos dados fósseis, mas devido às mudanças climáticas entre os períodos analisados. Além disso, a habilidade preditiva dos modelos e sua transferibilidade temporal foram avaliadas com dados de teste independentes e apenas os modelos analiticamente confiáveis foram utilizados nas análises, aumentando a confiabilidade dos resultados.

A distribuição geográfica de *Smilodon populator* foi então prevista para três períodos-chave durante o último ciclo interglacial/glacial (126 ka AP, 21 ka AP e 6 ka AP) usando sete algoritmos baseados apenas em dados de presença: Bioclim, distância Euclidiana, distância de Gower, distância Mahalanobis, ENFA, GARP e Maxent (os dois últimos usam pseudo-ausências). Os modelos foram calibrados relacionando-se os registros fósseis dos períodos glaciais ao paleoclima de 21 ka AP (GCMs cesm, ipsl, hadcm3m2, fgoals e miroc) e projetados para os cenários paleoclimáticos de 126 ka AP e 6 ka AP, usando o programa computacional BioEnsembles, escrito por T. F. Rangel (veja Diniz-Filho *et al.*, 2009). O desempenho dos modelos, calibrado com as simulações paleoclimáticas do GCM “ccm1”, foi avaliado pelo *Jackknife* (LOO) e suas projeções foram validadas com os dados de teste independentes (registro fóssil de 11 ka AP), ambos usando o limiar de decisão LPT (*lowest presence threshold*), discutidos anteriormente.

Finalmente, as 35 predições alternativas (combinação de 7

Tabela 2. Registro fóssil de *Smilodon populator* Lund, 1842 na América do Sul.

Table 2. Fossil record of *Smilodon populator* Lund, 1842 in the South America.

Sítio	Long*	Lat*	Idade do registro	Referência
Dep. Canelones, Uruguai	-55.5	-34.5	Pleistoceno final ¹	Ubilla <i>et al.</i> , 2007
St. Vit. do Palmar - RS, Brasil	-52.5	-32.5	Lujaniense ¹	Rodrigues <i>et al.</i> , 2004
Provincia do Chaco, Argentina	-59.5	-27.5	Lujaniense ¹	Zurita <i>et al.</i> , 2004
Abismo Iguatemi - SP, Brasil	-48.5	-25.5	14.580 ¹	Castro & Langer, 2008
Lagoa Santa - MG, Brasil	-43.5	-19.5	Pleistoceno ¹	Paula Couto, 1979, 1980, Guérin <i>et al.</i> , 1996
Toca da Raposa - SE, Brasil	-37.5	-10.5	Pleistoceno final ¹	Dantas, 2009
Curimatas - PB, Brasil	-36.5	-7.5	Pleistoceno ¹	Paula Couto, 1979, 1980, Guérin <i>et al.</i> , 1996
Laj. de Soledade - RN, Brasil	-37.5	-5.5	Pleistoceno final ¹	Porpino <i>et al.</i> , 2004
Itapipoca - CE, Brasil	-39.5	-3.5	Pleistoceno ¹	Paula Couto, 1979, 1980, Guérin <i>et al.</i> , 1996
Inciarte, Venezuela	-72.5	10.5	25.000 – 27.000 ¹	Rincon, 2006
Fm. Sopas-Dolores, Uruguai	-57.5	-30.5	45.000 - 9.000 ^{1,2}	Suarez & Lopez, 2003
Arroio Touro Passo - RS, Brasil	-57.5	-29.5	45.000 - 9.000 ^{1,2}	Suarez & Lopez, 2003
Vale de Tarija, Bolívia	-64.5	-21.5	21.000 - 6.000 ^{1,2}	Borrero, 2009; Tonni <i>et al.</i> , 2009
Gruta das Onças - BA, Brasil	-40.5	-11.5	15.000 - 8.000 ^{2,3}	Cartelle & Mahecha, 1984
Toca da Boa Vista - BA, Brasil	-40.5	-10.5	Pleistoceno final – Holoceno ^{1,2}	Cartelle & Hartwig, 1996; Lessa <i>et al.</i> , 1998
Serra da Capivara - PI, Brasil	-42.5	-8.5	48.000-10.000 ^{1,2}	Guérin, 1991; Guérin <i>et al.</i> , 1996
La Brea - Talara, Perú	-80.5	-5.5	14.418+-535; 13.616+-600 ^{1,2}	Pujos & Salas, 2004
Lagoa Santa - MG, Brasil	-43.5	-19.5	9.260+/-150 (ZMUC-sn); 9.130+-150 (Beta-174722) ²	Neves & Piló, 2003; Piló & Neves, 2003; Auler <i>et al.</i> , 2006
Pampa de los fósiles, Perú	-78.5	-8.5	12.000 - 9.000 ²	Borrero, 2009
Cueva del Mylodon e Cueva Sofia, Chile	-72.5	-51.5	11.265+-45 (Oxa-13717); 11.420+-50 (Oxa-14457) ²	Martin, 2008; Borrero, 2009

*As coordenadas geográficas indicam o centróide das parcelas de 1° x 1° onde cada registro foi encontrado.

¹período glacial (dados de treinamento); ²início do Holoceno (dados de teste independentes).

SDMs * 5 GCMs) para 21 ka AP e 6 ka AP foram combinadas usando o critério de consenso (Araújo & New, 2007) e as incertezas preditivas foram analisadas conforme sugerido por Diniz-Filho *et al.* (2010). No entanto, como as projeções para 126 ka AP foram obtidas utilizando somente um GCM (Otto-Bliesner *et al.*, 2006; disponível no WorldClim), a distribuição geográfica combinada para esse período é o consenso entre os sete algoritmos apenas. Um mapa de incerteza foi gerado a partir da variância entre os valores de adequabilidade preditos pelos modelos calibrados para 21 ka AP. Os valores de adequabilidade de hábitat foram padronizados para cada modelo (*i.e.*, 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 calibrados para 21 ka AP (35 modelos, sendo 7 SDMs x 5 GCMs) foram também avaliadas usando a Análise de Variância Fatorial (ANOVA) sem repetições (Zar, 1999), em que a área predita foi utilizada como variável dependente e os SDMs e GCMs como fatores.

Distribuição geográfica de *Smilodon populator* e suas incertezas

Em geral, os modelos de distribuição de espécies foram bem avaliados pelo Jackknife e todos predisseram, com exceção do GARP, no mínimo, 50% dos dados de teste independentes quando projetados para 11 ka AP (Tabela 3). A distribuição geográfica modelada para *Smilodon populator* variou tanto entre os algoritmos quanto entre as simulações paleoclimáticas (Figura 3), mas os algoritmos adicionaram mais incertezas às predições (Tabela 4). Ainda, as incertezas preditivas são maiores no litoral brasileiro (junto à Mata Atlântica), na porção sul do México e no norte do Canadá (Figura 4). Em oposição, os Pampas Argentinos, a Patagônia e os Estados Unidos em geral são as regiões com menores quantidades de incerteza quanto às predições dos modelos (Figura 4). Esses resultados exemplificam toda a discussão teórica sobre a necessidade de combinar as

Tabela 3. Desempenho preditivo dos modelos de distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 avaliada pelo teste *leave-one-out*. A taxa de sucesso indica o número de pontos de ocorrência (de um total de 17) preditos pelos modelos calibrados em 21 ka AP, enquanto os valores entre parênteses indicam a proporção de dados de teste independentes preditos pelas projeções interglaciais (11 ka AP). Note que apenas a performance do modelo GARP não difere de uma performance aleatória ($P > 0,05$) e que menos da metade (40%) do registro fóssil foi corretamente predita quando projetado para 11 ka AP.

Table 3. Predictive ability of the distribution models of *Smilodon populator* Lund, 1842 as evaluated by leave-one-out test.

Algoritmo	Tx. sucesso	p-valor
Bioclim	11 (0.5)	0.004
ENFA	15 (0.6)	<0.001
Euclidiana	15 (0.6)	<0.001
Gower	15 (0.7)	<0.001
Mahalanobis	16 (0.8)	<0.001
GARP	5 (0.4)	0.33
Maxent	15 (0.6)	<0.001

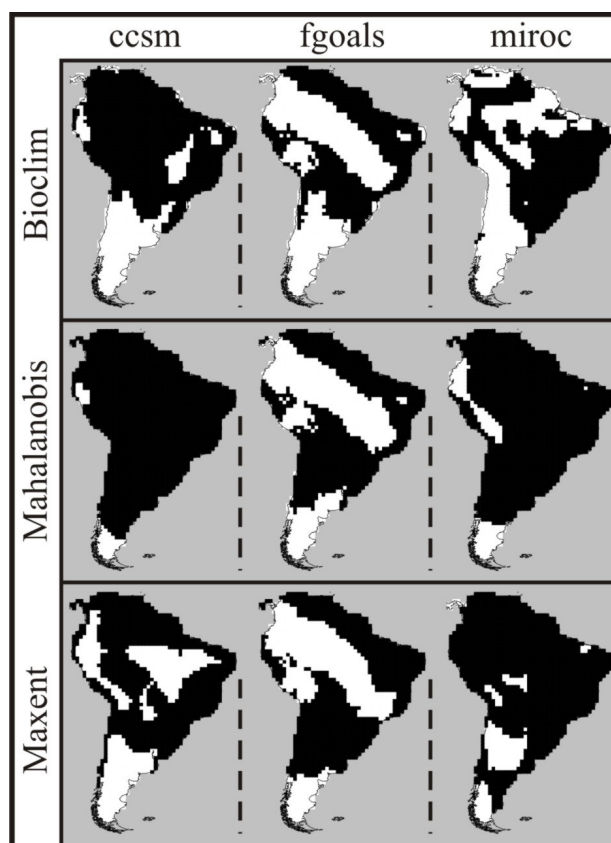


Figura 3. Distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 predita por três algoritmos (SDMs, seqüência horizontal) usando três simulações paleoclimáticas diferentes (GCMs, seqüência vertical) para o Último Máximo Glacial – 21 ka AP. Diferentes combinações entre SDMs e GCMs geraram diferentes predições, ou seja, um mesmo algoritmo 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 predições usando o GCM 'fgoals' são mais semelhantes entre si (independente do algoritmo, seqüência central vertical) do que aquelas usando os GCMs 'ccsm' e 'miroc'.

Figure 3. Alternative geographical ranges of *Smilodon populator* Lund, 1842 at 21 ky BP from three algorithms and three paleoclimatic simulations.

predições provenientes de diferentes modelos (*i.e.*, *ensemble solution*), inclusive quando aplicados aos estudos de interesse paleoecológicos.

Dinâmica de extinção de *Smilodon populator* durante o Quaternário tardio

A distribuição geográfica de *Smilodon populator* ao longo do último ciclo interglacial/glacial, combinada entre os 35 modelos possíveis (7 SDMs * 5 GCMs), é mostrada em mapas de consenso na Figura 5. Os mapas de consenso mostram que as condições climáticas adequadas à sobrevivência de *S. populator* mudaram, tanto em área quanto na sua localização geográfica, ao longo desse período. Em 126 ka AP, a maioria dos modelos (consenso >0,8; Figuras 5, 6) indicam que a espécie estava amplamente distribuída por toda a América do Sul, mas durante o UMG (21 ka AP) as condições climaticamente favoráveis ocorreram mais ao norte

Tabela 4. ANOVA bi-fatorial mostrando a variância da área de distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 predita por diferentes modelos (7 SDMs vs. 5 GCMs). **Abreviaturas:** GI = graus de liberdade; SQ = soma de quadrados.

Table 4. Two-way ANOVA. **Abbreviations:** GI = degree of freedom; SQ = sum of squares.

	GI	SQ	F	p-valor
SDM	6	134x10 ⁵	7,14	<0,001
GCM	4	380x10 ⁴	3,04	0,23
Resíduo	24	749x10 ⁴	-	-

do continente, porém em uma área ainda relativamente ampla (Figuras 5, 6). No Holoceno Médio (6 ka AP), entretanto, a espécie estaria distribuída em uma área relativamente restrita ao longo do litoral brasileiro, onde hoje existe a Mata Atlântica (Figura 5), caso não tivesse sido extinta durante a transição Pleistoceno/Holoceno (~10 ka AP). A maioria dos modelos predisseram uma redução de cerca de 75% na área climaticamente adequada à sobrevivência da espécie entre o último interglacial (126 ka AP) e o Holoceno médio (6 ka AP; Figura 6).

A redução da área climaticamente favorável à sobrevivência de *Smilodon populator*, por si só, mostra claros efeitos das mudanças climáticas sobre sua dinâmica de distribuição geográfica e, sem dúvida, deve ser considerada um importante fator estressante levando a espécie à extinção no final do Pleistoceno e início do Holoceno. No entanto, paradoxalmente, ainda existiam habitats climaticamente favoráveis à sua sobrevivência durante o Holoceno médio (6 ka AP; Figuras 5, 6), pelo menos como predito por alguns modelos, sugerindo que outros fatores além das mudanças climáticas relacionadas à última glaciação também contribuíram para a extinção de *S. populator* na América do Sul. É importante lembrar sempre que os SDMs geram uma distribuição potencial (sobretudo

aqueles baseados apenas em presenças utilizados aqui) e que a distribuição realizada pode ser consideravelmente menor, por efeitos de dispersão e interações bióticas. No caso de um predador de grande porte como *S. populator*, que deveria ocorrer localmente em baixas densidades populacionais devido ao elevado requerimento energético (regra de equivalência energética; veja Damuth, 1981), pode-se prever 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 levado rapidamente a espécie à extinção, ou pelo menos aumentado consideravelmente seu risco de extinção.

Além disso, é bastante conhecido que mudanças na base de uma cadeia trófica interferem no equilíbrio de todo o sistema ecológico e podem determinar, inclusive, a composição das comunidades biológicas (efeito *bottom-up*). Assim, as populações de um predador de topo, como *Smilodon populator*, seriam negativamente afetadas se a disponibilidade de presas oscilasse ao longo do tempo. Considerando que as espécies vegetais são intrinsecamente ligadas às condições climáticas (Hopley *et al.*, 2007), que vários herbívoros extintos eram especializados quanto à estratégia de alimentação (*grazers* e *browsers* ou C3- e C4-especialistas; Janis, 2008) e que os herbívoros de grande porte são afetados pelas mudanças climáticas a partir do estresse nutricional induzido pelas mudanças relativamente rápidas nas comunidades vegetais (MacFadden, 2000a), é possível que esse cenário tenha ocorrido durante o último ciclo glacial. Ou seja, o risco de extinção de *S. populator* pode ter sido consideravelmente elevado devido às influências das mudanças no padrão vegetacional, ocorridas em virtude das mudanças climáticas no Quaternário tardio, sobre as populações de suas presas, como equídeos, proboscídeos e preguiças-gigantes (veja algumas evidências de mudanças no hábito alimentar de grandes herbívoros devido às mudanças climáticas do Quaternário tardio em Poinar *et al.*, 1998; MacFadden, 2000b; Sánchez *et al.*, 2003, 2004, 2006).

Se as predições estabelecidas acima estiverem corretas, essas evidências também deveriam ser suportadas pela cronologia das extinções. Não totalmente surpreendente, várias datas radiocarbônicas confiáveis (datas com *rank* acima de 11; veja escala numérica em Barnosky & Lindsey, 2010) indicam que *Smilodon populator* extinguiu pelos menos 1.000 anos depois dos grandes herbívoros em geral no sítio arqueológico e paleontológico de Lagoa Santa (Tabela 2), centro-leste de Minas Gerais/Brasil, seu último refúgio conhecido dentro dos locais climaticamente adequados durante o Holoceno (*S. populator*: 9.130±150 - Beta-174722; *Eqqus*: 16.180±70 - Beta-174713; *Catonix*: 9.960±40 - Beta-165398).

Outro aspecto importante é que a chegada do homem, concomitantemente à extinção de várias espécies em praticamente todos os continentes, inclusive nas Américas, levou à suspeita de que os impactos antrópicos tivessem alguma relação causal com as extinções no final do Pleistoceno (veja Koch & Barnosky, 2006 para uma ampla revisão sobre

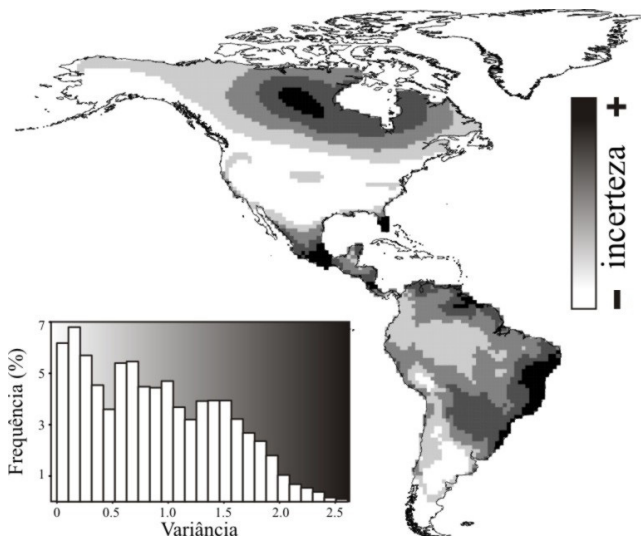


Figura 4. Mapa de incerteza preditiva quanto à distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 durante o Último Máximo Glacial - 21 ka AP (incerteza entre os modelos calibrados). O gráfico, em detalhe, mostra a frequência relativa de observações ao longo do gradiente de incerteza.

Figure 4. Uncertainty map of *Smilodon populator* Lund, 1842 geographical ranges at 21 ky BP.

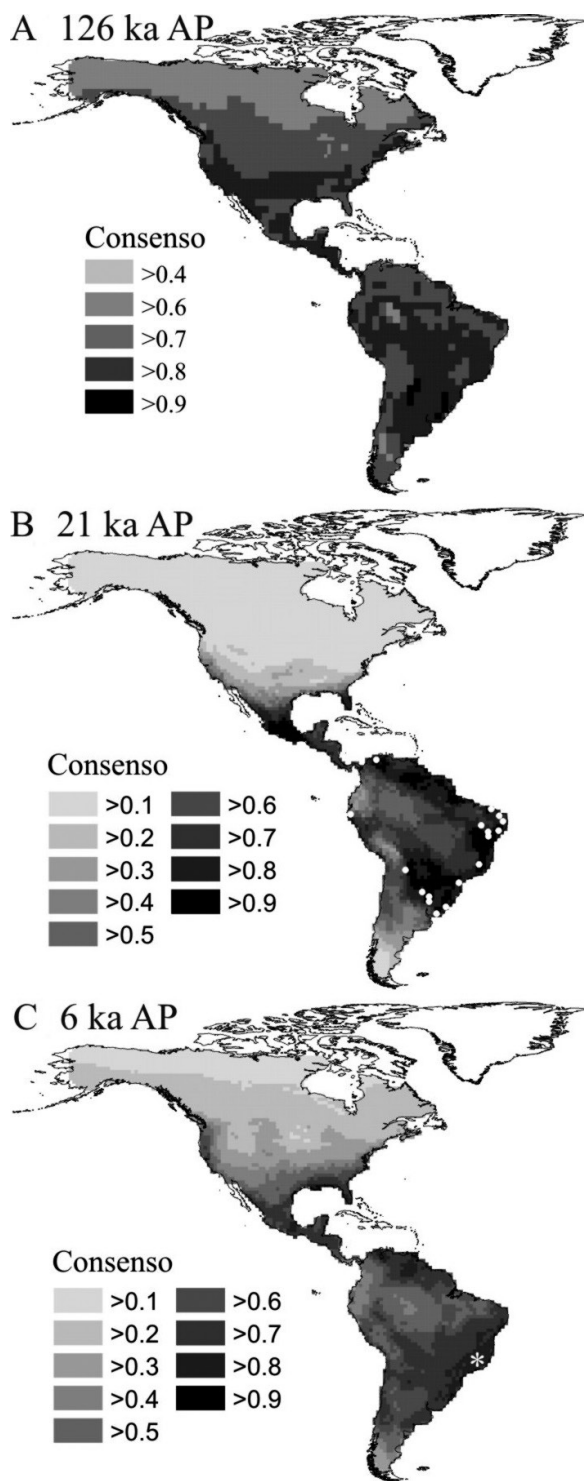


Figura 5. Mapas de consenso (*ensemble solution*) da distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 modelada em três períodos-chave do último ciclo interglacial/glacial: (A) Último Interglacial – 126 ka AP; (B) UMG – 21 ka AP; (C) Holoceno médio (interglacial atual) – 6 ka AP. Os mapas de consenso mostram a proporção de modelos que predizem cada local (parcela da grade) como adequado à presença da espécie. A localização dos pontos de ocorrência (registro fóssil do período glacial) está indicada pelos círculos claros no mapa B. Em C, o asterisco indica a localização do sítio arqueológico/paleontológico de Lagoa Santa/MG, último refúgio conhecido de *S. populator*.

Figure 5. Ensembled geographical range (consensus maps) of *Smilodon populator* Lund, 1842 at 126 ky BP (A), 21 ky BP (B), and 6 ky BP (C).

as causas das extinções do Quaternário tardio). No caso de *Smilodon populator*, o homem deve ter impactado suas populações principalmente de forma indireta, competindo pelas mesmas presas ou alterando o ambiente em geral (Ripple & Valkenburgh, 2010). Embora o abate direto de grandes predadores para alimentação do grupo não seja uma prática comum entre os grupos de caçadores-coletores, uma simples interferência na base da cadeia trófica por meio da caça mais intensa de grandes herbívoros (esses sim, utilizados para alimentação humana e também dos grandes predadores), geraria, por si só, grandes impactos sobre as populações de *S. populator*, aumentando seu risco de extinção. De qualquer modo, algumas evidências arqueológicas mostram ainda que a caça e abate de grandes predadores pode ter ocorrido, embora esporadicamente, não para serem servidos em banquetes, mas durante rituais de defesa da soberania, como um benefício social e/ou reprodutivo (Surovell & Waguespack, 2009). De qualquer maneira, independente do mecanismo de interferência humana sobre as populações de *S. populator*, é óbvio que a sinergia entre vários fatores estressantes, como os impactos climáticos e antrópicos, aumentou drasticamente o risco de extinção dessa espécie durante o final do Pleistoceno e início do Holoceno, como mostrado acima. Atualmente, vários estudos têm indicado múltiplas causas para as extinções do Quaternário tardio e, ainda, tanto as mudanças climáticas quanto os impactos antrópicos são elencados como as principais (Koch & Barnosky, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008; Barnosky & Lindsey, 2010; Varela *et al.*, 2010; Lorenzen *et al.*, 2011; Prescott *et al.*, 2012).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A aplicação dos SDMs aos estudos de interesse paleoecológico diferencia-se daqueles neoecológicos apenas por uma questão conceitual e pelo tipo de dado utilizado.

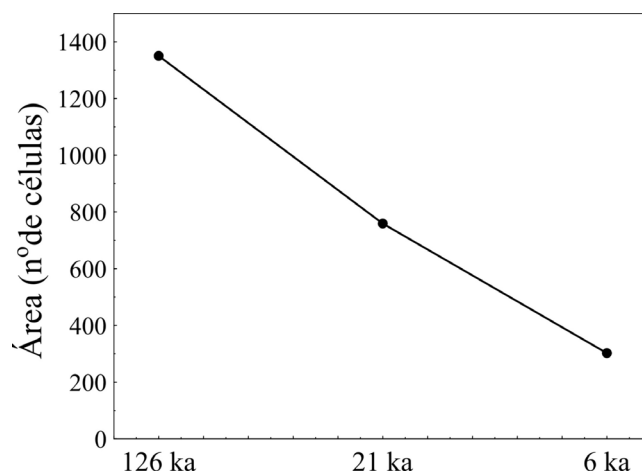


Figura 6. Variação na área de distribuição geográfica de *Smilodon populator* Lund, 1842 predita por mais de 80% dos modelos (consenso >0,8, veja Figura 5) ao longo do último ciclo interglacial/glacial. A área está representada em número de parcelas com resolução de 1° latitude/longitude.

Figure 6. Range shift of *Smilodon populator* Lund, 1842 (consensus >0,8, see Figure 5) through last interglacial/glacial cycle.

Os modelos baseados apenas em presenças possibilitam conceitualmente e de maneira confiável a modelagem da distribuição das espécies em períodos geológicos passados utilizando o registro fóssil e as simulações paleoclimáticas como suporte operacional. Além disso, o teste LOO possibilita avaliar o desempenho dos modelos, assim como as projeções intertemporais possibilitam validar as previsões em diferentes períodos a partir de dados de teste independentes. No entanto, é importante que as escolhas feitas durante o processo de modelagem sejam pautadas no objetivo do estudo e no tipo e qualidade dos dados obtidos. Os modelos de distribuição geográfica de *Smilodon populator*, por exemplo, mostram que embora houvesse uma drástica redução na disponibilidade das condições climaticamente adequadas à sua sobrevivência, elas nunca deixaram de existir durante o Quaternário tardio, indicando que o clima foi um importante fator estressante, mas não o único responsável por sua extinção na América do Sul.

AGRADECIMENTOS

Os autores são gratos a T.F. Rangel (UFG) pelo acesso à plataforma BioEnsembles usada aqui para as análises de distribuição de espécies, e a D. Nogués-Bravo (University of Copenhagen) e S. Varela (Museo Nacional de Ciencias Naturales - CSIC) pelas várias discussões sobre SDMs em paleoecologia. Agradecemos também ao grupo internacional de modelagem do clima por providenciar os GCMs, bem como ao Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE) por disponibilizá-los *on-line* (banco de dados PMIP). Agradecemos à FAPEG e CNPq pelo apoio financeiro à MSLR e JAFDF, respectivamente, na forma de bolsas de doutorado e produtividade, e à rede Clima do MCT/CNPq, pelo apoio no desenvolvimento da plataforma BioEnsembles.

REFERÊNCIAS

- Anderson, R.P.; Lew, D. & Peterson, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, **162**:211-232. doi:10.1016/S0304-3800(02)00349-6
- Araújo, M.B. & Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modeling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**:743-753. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x
- Araújo, M.B. & New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**:42-47. doi:10.1016/j.tree.2006.09.010
- Araújo, M.B. & Pearson, R.G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**:693-695. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x
- Araújo, M.B.; Whittaker, R.J.; Ladle, R.J. & Erhard, M. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology & Biogeography*, **14**:529-538. doi:10.1111/j.1466-822x.2005.00182.x
- Auler, A.S.; Piló, L.B.; Smart, P.L.; Wang, X.; Hoffmann, D.; Richards, D.A.; Edwards, R.L.; Neves, W.A. & Cheng, H. 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **240**:508-522. doi:10.1016/j.palaeo.2006.03.002
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157**:101-118. doi:10.1016/S0304-3800(02)00205-3
- Banks, W.E.; d'Errico, F.; Peterson, A.T.; Kageyama, M. & Colombeau, G. 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. doi:10.1016/j.quascirev.2008.09.013
- Banks, W.E.; d'Errico, F.; Peterson, A.T.; Vanhaeren, M.; Kageyama, M.; Sepulchre, P.; Ramstein, G.; Jost, A. & Lunt, D. 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. doi:10.1016/j.jas.2007.05.011
- Barnosky, A.D. & Lindsey, E.L. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International*, **217**:10-29. doi:10.1016/j.quaint.2009.11.017
- Belyea, L.R. 2007. Revealing the Emperor's new clothes: niche-based palaeoenvironmental reconstruction in the light of recent ecological theory. *The Holocene*, **17**:683-688. doi:10.1177/0959683607079002
- Borrero, L.A. 2009. The elusive evidence: the archeological record of the South American extinct megafauna. In: G. Haynes (ed.) *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, Springer Science, p. 145-168.
- Busby, J.R. 1986. *Bioclimatic Prediction System (BIOCLIM) User's Manual Version 2.0.*, Australian Biological Resources Study Leaflet.
- Busby, J.R. 1991. BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. In: C.R. Margules & M.P. Austin (eds.) *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*, CSIRO, p. 64-68.
- Carnaval, A.C.; Hickerson, M.J.; Haddad, C.F.B.; Rodrigues, M.T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**:785-789. doi:10.1126/science.1166955
- Carnaval, A. & Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**: 1187-1201. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x
- Carpenter, G.; Gillison, A.N. & Winter, J. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, **2**:667-680. doi:10.1007/BF00051966
- Cartelle, C. & Hartwig, W.C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **93**:6405-6409.
- Cartelle, C. & Mahecha, G.A.B. 1984. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Ledentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **2**:229-254.
- Castro, M.C. & Langer, M.C. 2008. New postcranial remains of *Smilodon populator* Lund, 1842 from south-central Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**:199-206. doi:10.4072/rbp.2008.3.06
- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**:19651-58. doi:10.1073/pnas.0901650106
- Damuth, J. 1981. Population-density and body size in mammals. *Nature*, **290**: 699-700. doi:10.1038/290699a0
- Dantas, M.A.T. 2009. Primeiro registro de fósseis de mamíferos

- pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**:161-164. doi:10.4072/rbp.2009.2.06
- Davis, A.J.; Jenkinson, L.S.; Lawton, J.H.; Shorrocks, B. & Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**:783-786. doi:10.1038/35842
- De Marco, P.Jr. & Siqueira, M.F. 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade*, **5**:65-76.
- Delcourt, H.R. & Delcourt, P.A. 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. London, Chapman & Hall, 242 p.
- Diniz-Filho, J.A.F.; Ferro, V.G.; Santos, T.; Nabout, J.C.; Dobrovolski, R. & De Marco, P. 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatix* (Lepidoptera, Arctiidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **54**:339-349.
- Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M.; Rangel, T.F.; Loyola, R.D.; Hof, C.; Nogués-Bravo, D. & Araújo, M.B. 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, **32**:897-906. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x
- Dormann, C.F.; Purschke, O.; Márquez, J.R.G.; Lautenbach, S. & Schröder, B. 2008. Components of uncertainty on species distribution analysis: a case study of the great grey shrike. *Ecology*, **89**:3371-3386. doi:10.1890/07-1772.1
- Elith, J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. In: S. Ferson & M. Burgman (eds.) *Quantitative Methods for Conservation Biology*, Springer-Verlag, p. 39-58.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**:677-697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elith, J.; Phillips, S.J.; Hastie, T.; Dudik, M.; Cheen, Y.E. & Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**:43-57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Farber, O. & Kadmon, R. 2003. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modelling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling*, **160**:115-130. doi:10.1016/S0304-3800(02)00327-7
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**:38-49.
- Franklin, J. 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and predictions*. Cambridge, Cambridge University Press, 329 p.
- Guerín, 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.
- Guerín, C.; Curvello, M.A.; Faure, M.; Huguene, M. & Mourer-Chauvire, C. 1996. The Pleistocene fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and biochronological implications/A fauna pleistocênica do Piauí (Nordeste do Brasil). *Relações paleoecológicas e biocronológicas. Fumdhamentos (Revista da Fundação do Homem Americano)*, **1**:55-103.
- Hanberry, B.B.; He, H.S. & Dey, D.C. 2012. Sample sizes and model comparison metrics for species distribution models. *Ecological Modelling*, **227**:29-33. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.12.001
- Hirzel, A.H.; Hausser, J.; Chessel, D. & Perrin, N. 2002. Ecological-niche factors analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**:2027-2036. doi:10.1890/0012-9658(2002)083
- Hopley, P.J.; Marshall, J.D.; Weedon, G.P.; Latham, A.G.; Herries, A.I.R. & Kuykendall, K.L. 2007. Orbital forcing and the spread of C4 grasses in the late Neogene: stable isotope evidence from South African speleothems. *Journal of Human Evolution*, **53**:620-634. doi:10.1016/j.jhevol.2007.03.007
- Hortal, J.; Jiménez-Valverde, A.; Gómez, J.F.; Lobo, J.M. & Baselga, A. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed realized niche of the species. *Oikos*, **117**:847-858. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16434.x
- Janis, C. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing Ungulates. In: I.J. Gordon & H.H.T. Prins (eds.) *The ecology of browsing and grazing*, Springer, p. 21-45.
- Jiménez-Valverde, A.; Lobo, J.M. & Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. *Diversity and Distributions*, **14**:885-890. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00496.x
- Koch, P.L. & Barnosky, A.D. 2006. Late Quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**:215-50. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132415
- Lessa, G.; Cartelle, C.; Faria, H.D. & Gonçalves, P.R. 1998. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno final - Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. *Acta Geológica Leopoldensia*, **21**:157-169.
- Lima-Ribeiro, M.S.; Faleiro, F.A.V. & Silva, D.P. 2012. Current and historical climate signatures to deconstructed tree species richness pattern in South America. *Acta Scientiarum - Biological Science*, no prelo.
- Liu, C.R.; Berry, P.M.; Dawson, T.P. & Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**:385-393. doi:10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- Liu, C.R.; White, M. & Ewell, G. 2009. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. In: WORLD IMACS / MODSIM CONGRESS, 18, 2005. *Proceedings*, Cairns, Australia, p. 4241-4247.
- Lobo, J.M.; Baselga, A.; Hortal, J.; Jiménez-Valverde, A. & Gómez, J.F. 2007. How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity and Distributions*, **13**:772-780. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00383.x
- Lorenzen, E.D. et al. 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, **479**:359-365. doi:10.1038/nature10574
- MacFadden, B.J. 2000a. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**:33-59. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.33
- MacFadden, B.J. 2000b. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan land-mammal age. *Quaternary Research*, **54**:121-131. doi:10.1006/qres.2000.2146
- Maguire, K.C. & Stigall, A.L. 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. doi:10.1666/0094-8373-35.4.587
- Martin, F.M. 2008. Bone Crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *Journal of Taphonomy*, **6**:337-372.
- Martínez-Meyer, E. & Peterson, A.T. 2006. Conservatism

- of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, **33**:1779-1789. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01482_33_10.x
- Martínez-Meyer, E.; Peterson, A.T. & Hargrove, W.W. 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. doi:10.1111/j.1466-822X.2004.00107.x
- Nenzén, H.K. & Araújo, M.B. 2011. Choice of threshold alters projections of species range shifts under climate change. *Ecological Modelling*, **222**:3346-3354. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.07.011
- Neves, W.A. & Pilo, L.B. 2003. Solving Lund's dilemma: new AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. *Research in the Pleistocene*, **20**: 57-60.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, **18**:521-531. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x
- Nogués-Bravo, D.; Rodrigues, J.; Hortal, J.; Batra, P. & Araújo, M. 2008. Climate change, humans, and the extinction of the Woolly Mammoth. *PLoS Biology*, **6**:685-692.
- Otto-Bliessner, B.L.; Marshall, S.J.; Overpeck, J.T.; Miller, G.H. & Hu, A. 2006. Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, **311**:1751-1753. doi:10.1126/science.1120808
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, **12**:361-371. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x
- Pearson, R.G.; Raxworthy, C.J.; Nakamura, M. & Peterson, A.T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**:102-117. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Pearson, R.G.; Thuiller, W.; Araújo, M.B.; Martínez-Meyer, E.; Brotons, L.; McClean, C.; Miles, L.; Segurado, P.; Dawson, T.P. & Lees, D.C. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, **33**:1704-1711. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01460.x
- Pereira, R.S. & Siqueira, M.F. 2007. Algoritmo genético para produção de conjuntos de regras (GARP). *Megadiversidade*, **3**:46-55.
- Peterson, A.T. 2009. Phylogeography is not enough: the need for multiple lines of evidence. *Frontiers in Biogeography*, **1**:19-25.
- Peterson, A.T. & Nyári, Á. 2007. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution*, **62**:173-183. doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00258.x
- Peterson, A.T.; Soberón, J.; Pearson, R.G.; Anderson, R.P.; Martínez-Meyer, E.; Nakamura, M. & Araújo, M.B. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Oxford, Princeton University Press, 336 p.
- Peterson, A.T.; Soberón, J. & Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**:1265-1267. doi:10.1126/science.285.5431.1265
- Phillips, S.J.; Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**:231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S.J. & Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**:161-175. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x
- Phillips, S.J.; Dudík, M.; Elith, J.; Graham, C.H.; Lehmann, A.; Leathwick, J.R. & Ferrier, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, **19**:181-197. doi:10.1890/07-2153.1
- Piló, L.B. & Neves, W.A. 2003. Novas datações ¹⁴C (AMS) confirmam a tese da coexistência do homem com a megamastofauna pleistocênica na região cárstica de Lagoa Santa, MG. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 17, 2003. *Anais*, Januária, SBE, p. 100-104.
- Poinar, H.N.; Hofreiter, M.; Spaulding, W.G.; Martin, P.S.; Stankiewicz, B.A.; Bland, H.; Evershed, R.P.; Possnert, G. & Pääbo, S. 1998. Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. *Science*, **281**:402-406. doi:10.1126/science.281.5375.402
- Porpino, K.O.; Santos, M.D.F.C.F. & Bergqvist, L.P. 2004. Registros de mamíferos fósseis no lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**:349-358.
- Prescott, G.W.; Williams, D.R.; Balmford, A.; Green, R.E. & Manica, A. 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. doi:10.1073/pnas.1113875109
- Pujos, F. & Salas, R. 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fóssil *Xenarthra* from Peru. *Boletín del Instituto Francés de Estudios Andinos*, **33**:331-377.
- Rincón, A.D. 2006. A first record of the Pleistocene saber-toothed cat *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnivora: Felidae: Machairodontinae) from Venezuela. *Ameghiniana*, **43**:499-501.
- Ripple, W.J. & Valkenburgh, B.V. 2010. Linking top-down forces to the Pleistocene megafaunal extinctions. *BioScience*, **60**:516-526. doi:10.1525/bio.2010.60.7.7
- Rodrigues, P.H.; Prevosti, F.J.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2004. Novos materiais de Carnívora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**:77-86.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1994. *História Ecológica da Terra*. São Paulo, Edgard Blucher, 307 p.
- Salgado-Labouriau, M.L. 2001. Reconstruindo as comunidades vegetais e o clima no passado. *Humanidades*, **48**:24-40.
- Sánchez, B.; Prado, J.L. & Alberdi, M.T. 2003. Paleodiet, ecology, and extinction of *Gomphotheres* (Proboscidea) from the Pampean Region (Argentina). *Coloquios de Paleontologia*, **1**:617-625.
- Sánchez, B.; Prado, J.L. & Alberdi, M.T. 2004. Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene *Gomphotheres* (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*, **30**:146-161. doi:10.1666/0094-8373
- Sánchez, B.; Prado, J.L. & Alberdi, M.T. 2006. Ancient feeding, ecology and extinction of Pleistocene horses from the Pampean Region, Argentina. *Ameghiniana*, **43**:427-436.
- Simões, M.G. & Holz, M. 2004. Tafonomia: processos e ambientes de sedimentação. In: I.S. Carvalho (ed.) *Paleontologia*, Interciência, p. 19-45.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, **10**:1115-23. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
- Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the Notional Academy of Sciences USA*, **106**:19644-19650. doi:10.1073/pnas.0901637106
- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. 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. doi:10.1016/0378-4754(92)90126-2
- Stockwell, D.R.B. & Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, **13**:143-158. doi:10.1080/136588199241391
- Suárez, R. & López, J.M. 2003. Archaeology of the Pleistocene-Holocene transition in Uruguay: an overview. *Quaternary International*, **109**:65-76. doi:S1040-6182(02)00203-3
- Surovell, T.A. & Waguespack, N. 2009. Human prey choice in the Late Pleistocene and its relation to megafaunal extinctions. In: G. Haynes (ed.) *American megafaunal extinction at the end of the Pleistocene*, Springer Science, p. 77-105. doi:10.1007/978-1-4020-8793-6_5
- Svenning, J.-C.; Flojgaard, C.; Marske, K.A.; Nogués-Bravo, D. & Normand, S. 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, **30**:2930-2947. doi:10.1016/j.quascirev.2011.06.012
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240**:1285-1293. doi:10.1126/science.3287615
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**:1-8. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00859.x
- Tonni, E.P.; Soibelzon, E.; Cione, A.L.; Carlini, A.A.; Scillato-Yané, G.J.; Zurita, A.E. & Ríos, F.P. 2009. Preliminary correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, **210**: 57-65. doi:10.1016/j.quaint.2009.06.015
- Ubilla, M.; Perea, D.; Rinderknecht, A. & Corona, A. 2007. Mamíferos del Cuaternario de Uruguay: bioestratigrafía y paleoambientes. In: QUATERNÁRIO DO RS: INTEGRANDO CONHECIMENTOS, 2007. *Resumos*, Canoas, ULBRA, p. 45-47.
- Varela, S.; Lobo, J.M. & Hortal, J. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**:451-463. doi:10.1016/j.palaeo.2011.07.021
- Varela, S.; Lobo, J.M.; Rodríguez, J. & Batra, P. 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. doi:10.1016/j.quascirev.2010.04.017
- Varela, S.; Rodríguez, J. & Lobo, J.M. 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. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02125.x
- Waltari, E.; Hijmans, R.J.; Peterson, A.T.; Nyári, Á.; Perkins, S.L. & Guralnick, R.P. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE*, **2**:e563. doi:10.1371/journal.pone.0000563
- Wisz, M.S. & Rahbeck, C. 2007. Using potential distributions to explore determinants of Western Palearctic migratory songbird species richness in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography*, **34**:828-841. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01661.x
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. New Jersey, Prentice Hall, 663 p.
- Zimmermann, N.E.; Edwards Jr., T.C.; Graham, C.H.; Pearman, P.B. & Svenning, J.-C. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, **33**:985-989. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06953.x
- Zurita, A.E.; Carlini, A.A.; Scillato-Yané, G.J. & Tonni, E.P. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la Provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile*, **31**:65-87.

Received in March, 2012; accepted in August, 2012.