



Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

# Biogeografia das aves das savanas Sul Americanas

Vivian Ribeiro

Brasília – DF

2014

# Biogeografia das aves das savanas Sul Americanas

Vivian Ribeiro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado

Brasília – DF

2014



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

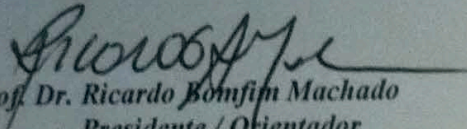
Dissertação de Mestrado

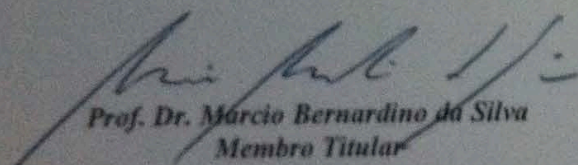
**VIVIAN RIBEIRO**

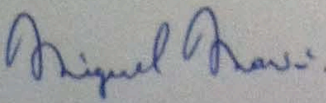
Título:

“Biogeografia das Aves das savanas Sul Americanas”

Banca Examinadora:

  
Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado  
Presidente / Orientador  
ZOO/UnB

  
Prof. Dr. Marcio Bernardino da Silva  
Membro Titular  
UFPB

  
Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini  
Membro Titular  
ZOO/UnB

Prof. Dr. José Roberto Pujol-Luz  
Membro Suplente  
ZOO/UnB

Brasília, 14 de fevereiro de 2014.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço este trabalho ao meu orientador “Pacheco”, pela orientação, confiança, liberdade e especialmente pela paciência durante todo esse tempo. Agradeço também à Fernanda Werneck que dedicou tanto do seu tempo contribuindo com este trabalho e se dispôs a me ensinar com discussões, recomendações e correções. Obrigada!

Aos amigos do Laboratório de Planejamento para a Conservação da Biodiversidade (LaBIO) que me suportaram em vários devaneios filosóficos enquanto tudo o que eles queriam era trabalhar em paz. Obrigada Tatá, Renatinha, Babi, Yuri, Bel, Diego, Giovanna e Danilo Gustavo.

Aos meus pais Marília e Gilmar e meu irmão Marcell, que merecem em todos os dias da minha vida meus maiores agradecimentos. Sem toda a paciência, esforço e fé de vocês nada disso seria possível. Ao meu esposo Dário, que me apoia psicologicamente em todos os dias, que com o simples “Bom dia” cotidiano me dá forças para seguir, Te amo.

Aos amigos do Programa de Pós Graduação em Ecologia que compartilharam desde os momentos mais engraçados do mestrado até os pânicos das pilhas de artigos para ler. Obrigada Ingrid, Ana, Gabriel, Danilo, Alan, Pedro, Neander, André, Luane, “Fila”, Pedrinho Denise, Guth, Pietro, “Druds”... Certamente me esqueci de vários amigos, peço desculpas por isso, mais sintam-se imensamente agradecidos por todos os momentos.

Um agradecimento especial às amigas Renatinha e LÍlian que se disponibilizaram a revisar o texto mesmo que em cima da hora.

Ao famoso “Povo da genética”, meus amigos para o resto da vida. Obrigada Rosana, Diogão, Renato, Gislaine e Samira. Também aos amigos de Goiânia que além de toda a amizade antiga dos tempos de graduação me ajudaram com as discussões do dia a dia.

Agradeço aos Professores Márcio Bernardino da Silva, Miguel Ângelo Marini e José Roberto Pujol por terem aceitado o convite para compor a banca.

Ao pessoal de Curitiba que me proporcionou ótimos momentos, aprendendo um pouco mais desse enorme mundo da Biogeografia, obrigada Prof. Cláudio Carvalho, Carla e Pollyana. Agradeço à comissão organizadora do I Simpósio de Biogeografia – USP em nome dos professores Silvio Nihei e Eduardo de Almeida por proporcionar um ambiente com tantas descobertas e discussões biogeográficas.

À todos os professores e funcionários do IB que foram essenciais para que hoje eu pudesse estar aqui, Obrigada à todos.

Por fim, agradeço à CAPES pela concessão da bolsa, indispensável para a concretização desse sonho.

*“Eu me rejubilo nesta partilha, em nosso amor comum pelo conhecimento da história da nossa vida maravilhosa”.*

(Vida Maravilhosa – Stephen Jay Gould)

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>9</b>
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>9</b>
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>9</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	<b>11</b>
<b>LISTA DE APÊNDICES</b> .....	<b>12</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>13</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>15</b>
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>17</b>
<b>IDENTIFICAÇÃO DAS ÁREAS DE ENDEMISMO COM BASE NA DISTRIBUIÇÃO DAS AVES ENDÊMICAS DO CERRADO</b> .....	<b>17</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>18</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>19</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>20</b>
<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	<b>23</b>
ÁREA DE ESTUDO .....	23
BANCO DE DADOS .....	23
ANÁLISES .....	24
MODELAGEM DA DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES (SDM) .....	26
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>27</b>
PONTOS DE OCORRÊNCIA .....	27
ANÁLISE PARCIMONIOSA DE ENDEMICIDADE (PAE) BASEADA EM PONTOS .....	28
ANÁLISE PARCIMONIOSA DE ENDEMICIDADE (PAE) BASEADA EM MODELOS .....	29
ANÁLISE DE ENDEMICIDADE (EA) BASEADA EM PONTOS .....	30
ANÁLISE DE ENDEMICIDADE (EA) BASEADA EM MODELOS .....	31
ÁREAS DE ENDEMISMO NO CERRADO .....	36
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>37</b>
ÁREAS DE ENDEMISMO NO CERRADO .....	37
TEMPO DE DIVERGÊNCIA.....	39
ESPÉCIES AMEAÇADAS.....	40
COMPARAÇÃO DOS MÉTODOS .....	40

UTILIZAÇÃO DE PONTOS DE OCORRÊNCIA E MODELAGEM DA DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES .....	41
<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>42</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>44</b>
<b>CAPÍTULO 2 .....</b>	<b>50</b>
<b>CONEXÕES BIOGEOGRÁFICAS DO QUATERNÁRIO ENTRE AS SAVANAS SUL AMERICANAS.</b> .....	<b>50</b>
<b>RESUMO EXPANDIDO.....</b>	<b>51</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>51</b>
<b>MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>52</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>53</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>54</b>
<b>REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>56</b>
<b>ANEXO 1 .....</b>	<b>59</b>
BIOGEOGRAPHIC QUATERNARY CONNECTIONS BETWEEN SOUTH AMERICAN SAVANAS ....	59



## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

- Figura 1** – Área de endemismo apontada pela análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE).....29
- Figura 2** – Área de endemismo apontada pela análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) baseada em modelos de distribuição das espécies. ....30
- Figura 3** - Áreas consenso obtidas a partir da análise de endemicidade baseada em pontos de ocorrência. O resultado foi visualizado com ajuda do programa VNDM. a) 2° x 2°; b-f) 3° x 3°; g-i) 4° x 4°; j-m) 5° x 5° .....32
- Figura 4** - Áreas consenso obtidas a partir da análise de endemicidade baseada em modelos. O resultado foi visualizado com ajuda do programa VNDM. a) 2° x 2°; b-d) 3° x 3°; e-f) 4° x 4°; g-h) 5° x 5. ....35
- Figura 5** – Mapa mostrando a delimitação das áreas de endemismo baseada na distribuição das aves associadas ao Cerrado. a) Cadeia do Espinhaço; b) Porção oeste; c) Centro Norte – Araguaia; d) Centro Norte Paranã e e) Centro do Brasil. ....36

### Capítulo 2

#### Apêndice

- Figure 1** – Pairwise analysis showing significant difference between temporal regions of the projections (Pres - 0ka; LGM - 21ka, LIG - 120ka) within species. Areas in green indicate significant increase in environmental suitability; white areas indicate significant loss of environmental suitability, areas in orange showed no significant changes in environmental suitability.....68
- Figure 2** – Distribution models for *Machetornis rixosa* and *Sporiphila plumbea* during LIG, LGM and PRES. The letter ‘a’ shows a potential corridor along the Madeira River. The letter ‘b’ indicates the location of the Andean corridor. The letter ‘c’ indicates the location of the Atlantica coastal corridor.....69
- Figure 3** – Distribution models for *Ammodramus humeralis* during LIG, LGM and PRES. The letter ‘a’ indicates the region suggested for the location of the Amazon central corridor.....69

<b>Figure 4</b> – Richness map of restricted-range species in the Cerrado for Pres (0ka) LGM (21ka) and LIG (120ka).....	70
<b>Figure 5</b> - Pairwise analysis of significant difference in species richness between the temporal projections (LGM-21ka/Pres-0ka; LGM–21ka/ LIG-120ka). Areas in green indicate significant increase in the restricted-range species richness. White areas indicate significant loss in restricted-range species richness and areas in orange showed no significant changes in number of species.....	70
<b>Appendix S1 Figure S1:</b> Modeling of species restricted-range distributed.....	81
<b>Appendix S1 Figure S2:</b> Modeling of species broadly distributed.....	87
<b>Appendix S1 Figure S2.</b> Pairwise analysis showing significant difference between temporal regions of the projections (Pres - 0ka; LGM - 21ka, LIG - 120ka) within species. Areas in green indicate significant increase in environmental suitability; white areas indicate significant loss of environmental suitability, areas in orange showed no significant changes in environmental suitability or area with no species occurrence.....	92

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

<b>Tabela 1</b> – Variáveis bioclimáticas usadas nos modelos de distribuição das espécies.....	26
<b>Tabela 2</b> – Número de pontos de ocorrência coletados por espécie.....	27
<b>Tabela 3</b> – Resultados da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) utilizando somente as informações de ocorrência das espécies.....	28
<b>Tabela 3</b> – Resultados da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) com modelos de distribuição das espécies.....	29
<b>Tabela 4</b> – Resultados da Análise de Endemicidade (AE) baseada em pontos.....	31
<b>Tabela 5</b> – Resultados da Análise de Endemicidade (AE) baseada em modelos.....	31

### CAPÍTULO 2

#### Apêndice

<b>Appendix S1 Table S1</b> - Environmental variables used in the species distribution modelling.....	80
<b>Appendix S2 Table S2</b> Average relative contributions of each environmental variable for the period analyzed species of broadly and restricted-range distributed.....	80

**LISTA DE APÊNDICES**

**CAPÍTULO 2**

ARTIGO - BIOGEOGRAPHIC QUATERNARY CONNECTIONS BETWEEN SOUTH AMERICAN SAVANA.....59

## INTRODUÇÃO GERAL

Com o objetivo de entender a distribuição das espécies no planeta e considerando a clara observação de que a biodiversidade não está distribuída de forma uniforme, a Biogeografia constitui uma das mais abrangentes e multidisciplinares áreas da Biologia (Nelson & Platnick, 1981). A disciplina integra três diferentes eixos essenciais para a compreensão da dinâmica das espécies: o tempo, o espaço e a forma, aspectos que tornam possível a investigação dos padrões de distribuição dos organismos (Humphries, 2000).

A Biogeografia se estabeleceu como ciência com o intuito de se testar hipóteses de padrões e processos, sendo os mesmos capazes de explicar como as espécies estão distribuídas no globo (Silva & Garda, 2010). No entanto, principalmente no que diz respeito à busca por processos, estabeleceu-se uma dicotomia, proposta inicialmente em 1820 pelo biogeógrafo Augustin P. De Candolle, onde os processos formadores de padrões biogeográficos seriam históricos ou ecológicos. Candolle, então, nomeou a Biogeografia Histórica e a Ecológica (Nelson, 1978). No entanto, é importante considerar que essa dicotomia tem proporcionado pequenos avanços na elucidação de processos, sendo então cada vez mais interessante considerar uma abordagem que integre processos de menores e maiores escalas temporais e espaciais (Crisci *et al.*, 2006).

A importância dos estudos biogeográficos vai desde a compreensão de padrões de distribuição, acusados geralmente a partir da simpatria entre espécies de distribuição restrita, até a identificação de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade (Silva *et al.*, 2004). A ocorrência de áreas simpátricas entre duas ou mais espécies de distribuição restrita foi nomeada como área de endemismo (Morrone, 1994; Hausdorf, 2002). Assim, a identificação de áreas de endemismo representa um passo essencial tanto para estabelecer a relação entre as áreas quanto para gerar cenários propícios para estudos filogeográficos. Tais áreas são frequentemente referidas como as unidades operacionais básicas das pesquisas biogeográficas (Escalante *et al.*, 2009; DaSilva, 2011).

Dentre as principais aplicações da identificação das áreas de endemismo, destaca-se a indicação de áreas prioritárias para a conservação, pois estas incluem um número considerável de espécies endêmicas e apresentam informações sobre a história e dinâmica ecológica das regiões onde se localizam (Silva *et al.*, 2004; Echternacht *et al.*, 2011). No entanto, permanecem escassos os trabalhos que buscam a identificação de tais áreas no Neotrópico, principalmente no que diz respeito às formações de vegetação aberta, como o Cerrado (Nogueira *et al.*, 2011).

Recentemente, técnicas auxiliares permitiram que a Biogeografia avançasse na busca do entendimento dos padrões de distribuição das espécies. Entre essas técnicas está a modelagem da distribuição de espécies (*sensu* Stockwell & Noble [1992], Peterson [2001]) e a análise em múltiplas escalas espaciais e temporais. A utilização desses procedimentos na Biogeografia permitiu um avanço na identificação das áreas de endemismo (Escalante *et al.*, 2007) e possibilitou a projeção passada e futura da distribuição dos organismos (Peterson *et al.*, 2002; Araújo 2006; Marini *et al.*, 2009). Alguns estudos sugerem a existência de corredores que conectaram, em algum período, as biotas de diferentes regiões da América do Sul, bem como áreas que serviram e poderão continuar a servir como refúgios da biodiversidade (Werneck *et al.*, 2012). Tais estudos são exemplos de abordagens capazes de integrar biogeografia ecológica e histórica, segundo a proposta de Crisci *et al.* (2006).

Os estudos que investigam os padrões de distribuição das aves endêmicas do Cerrado bem como as conexões entre as savanas sul americanas pouco avançaram desde o proposto por Silva (1995; 1997), mesmo com a melhoria nos métodos, a disponibilidade de programas analíticos e o grande volume de dados de distribuição das espécies. Dessa maneira, há uma oportunidade para novas buscas de padrões comparáveis por meio de um maior aprofundamento metodológico (DaSilva, 2011). Nesse sentido, esta dissertação teve como objetivo investigar a biogeografia das aves do Cerrado, estudando a estruturação dos padrões de distribuição do grupo e identificando as áreas de endemismo; bem como investigando as conexões entre as savanas sul americanas a fim de subsidiar cenários de conservação para o grupo no Cerrado.

Essa dissertação foi então dividida em dois capítulos, sendo que o capítulo 1 (Identificação das áreas de endemismo com base na distribuição das aves endêmicas do Cerrado) trata da investigação da estruturação das áreas de endemismo por meio da análise da distribuição das espécies de aves endêmicas do Cerrado. Para tal, foram utilizadas diferentes metodologias, escalas e técnicas, com o objetivo de apontar com base nos padrões encontrados, áreas prioritárias para a conservação na região; O capítulo 2 (Conexões biogeográficas do quaternário entre as savanas sul americanas) investigou possíveis paleocorredores climáticos que eventualmente conectaram as savanas sul americanas durante as flutuações climáticas do quaternário.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712-1728.
- Crisci, J.V., Osvaldo, E.S., Katinas, L. & Posadas, P. (2006). Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, **19**, 1-10.
- DaSilva, M.B. (2011). Áreas de endemismos: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Revista de Biologia*, **Volume Especial Biogeografia**, 12-17.
- Echternacht, L., Trovó, M., Oliveira, C.T. & Pirani, J.R. (2011). Areas of endemism in Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora – Morphology, Distribution, Functional, Ecology of Plants*, **206**, 782-791.
- Escalante, T., Sánchez-Cordero, V., Morrone, J.J & Linaje, M. (2007). Areas of endemism of mexican terrestrial mammals: a case study using species ecological niche modeling, parsimony analysis of endemism and Goloboff fit. *Interciencia*, **32**, 151-159.
- Escalante, T., Szumik, C. & Morrone, J.J. (2009). Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of Linnean Society*, **98**, 468-478.
- Hausdorf, B. (2002). Units in biogeography. *Systematic Zoology*, **51**, 648-652.
- Humphries, C.J. (2000). Form, space and time; which comes first? *Journal of biogeography*, **27**, 11-15.
- Marini, M. Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L.E. & Jiguet, F. (2009). Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a Neotropical savanna. *Conservation Biology*, **23**, 1558-1567.
- Morrone, J.J. (1994). On the indentification of areas of endemismo. *Systematic Biology*, **43**, 438-441.
- Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: comments on the history of Biogeography. *Journal of the History Biology*, **11**, 269-305.
- Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography: Cladistics and vicariance. New York: Comlumbia University Press.
- Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2011). Vicariance and endemismo in a Neotropical savanna hotspots: distribution patterns of Cerrado squammate reptiles. *Journal of Biogeography*, **38**, 1907-1922.



- Peterson, A. T. (2001). Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, **103**, 599-605.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H. & Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.
- Silva, J.M.C. (1995). Biogeographic analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia*, **21**, 49-67.
- Silva, J.M.C. (1997). Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South American Cerrado: a tropical savanna hotspots. *BioScience*, **52**, 225-233.
- Silva, J.M.C. & Garda, A.A. (2010). Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. Pp. 189–197, In Carvalho, C.J.B. & Almeida, E.A.B. (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. Ed. São Paulo, Brazil.
- Silva, J.M.C., Souza, M.C. & Castelletti, C.H.M. (2004). Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 85-92.
- 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 Computers in Simulation*, **33**, 385-390.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites Jr. J.W. & Costa, G.C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspots. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695-1706.

## **CAPÍTULO 1**

### **IDENTIFICAÇÃO DAS ÁREAS DE ENDEMISMO COM BASE NA DISTRIBUIÇÃO DAS AVES ENDÊMICAS DO CERRADO**

# Identificação das áreas de endemismo com base na distribuição das aves endêmicas do Cerrado

## RESUMO

A identificação das áreas de endemismo pode fornecer subsídios tanto no esclarecimento dos processos responsáveis pela diversificação das espécies, quanto no direcionamento dos esforços para a conservação. Tendo em vista a importância da delimitação dessas áreas, este trabalho propôs investigar a existência das áreas de endemismo baseando-se na distribuição da avifauna endêmica do Cerrado. Para esse fim, foram utilizadas múltiplas abordagens, sendo elas: utilização de pontos de ocorrência, modelagem da distribuição das espécies, análise em múltiplas escalas espaciais bem como a aplicação de dois métodos de identificação das áreas de endemismo, a Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) e a Análise de Endemicidade (EA). Foram detectadas quatro áreas de endemismo para o grupo de aves: 1) a Cadeia do Espinhaço, 2) a região Centro Norte, compreendendo a região do Araguaia e Paranã, 3) a porção oeste localizada no oeste do estado de Goiás e leste do Mato Grosso e 4) uma área amplamente distribuída no centro do Brasil. Os resultados obtidos mostram que a utilização da Análise de Endemicidade por meio do algoritmo NDM revela um maior número padrões do que os padrões obtidos por meio da Análise Parcimoniosa de Endemismo, além de apresentar uma quantificação da endemicidade, adicionalmente, a utilização dos modelos de distribuição das espécies parece não contribuir positivamente em alguns casos, devido principalmente ao erro de comissão.

**Palavras-chave: PAE; Análise de Endemicidade; NDM-VNDM; Áreas de endemismo; SDM.**

## **ABSTRACT**

The identification of endemism areas can subsidize the understanding of the processes responsible for species diversification and show the targets for conservation efforts. Given this areas importance, this study proposes to investigate the existence of endemism areas based on the distribution of birds associated with the Cerrado Region. For this purpose, we used multiple approaches, such as the use of points of species occurrence, species distribution modeling, analysis at multiple spatial scales and the application of two methods for identification of endemism areas: the Parsimonious Analysis of Endemicity (PAE) and Endemicity Analysis (EA). We detected four general endemism areas: the Espinhaço Range, North Central comprising the region of Araguaia and Paranã, Western portion located in the western state of Goiás and eastern state of Mato Grosso, and an area widely distributed in central Brazil. We show that the use of the algorithm NDM presented best patterns better sustained than that obtained by the PAE. In addition, the use of species distribution models do not seem to contribute positively in some cases, mainly because of the error commission associated to it.

**Key-words: PAE; Endemicity Analysis; NDM-VNDM; Areas of endemism; SDM.**

## INTRODUÇÃO

As áreas de endemismo ou AOE (*areas of endemism*) são áreas que apresentam simpatria entre duas ou mais espécies, atuando como bons indicadores de padrões evolutivos aliados a processos biogeográficos (Morrone, 1994; Hausdorf, 2002; Nogueira *et al.*, 2010). Elas representam a unidade padrão da investigação da relação histórica e ecológica entre as unidades biogeográficas (Crisp *et al.*, 2001), além de ajudarem na identificação de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade (Silva *et al.*, 2004). No entanto, existem alguns desafios na identificação dessas áreas, que vão desde problemas semânticos e insuficiência de dados de ocorrência, acarretando em subestimações da distribuição real das espécies, até ausência de um conceito claro e de métodos que sejam objetivos e replicáveis (Anderson, 1994; Harold & Mooi, 1994).

Durante muito tempo, a inexistência de uma metodologia padronizada nas análises de busca das áreas de endemismo fez com que muitos dos primeiros trabalhos analisassem somente a distribuição real das espécies, ou seja, a simples sobreposição da distribuição dos pontos de ocorrência. Tais estudos não consideraram que os efeitos de dispersão dos organismos, que ocorrem a todo o momento, pudessem gerar confusão na análise dos dados (Hausdorf, 2002).

Atualmente encontramos um grande número de recursos para as análises de busca das áreas de endemismo, entre os mais utilizados está a Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE), sendo essa análise o primeiro método exato proposto para a identificação das áreas de endemismo (Casagrande *et al.*, 2012). A PAE é capaz de analisar matrizes baseadas na ocorrência das espécies distribuídas em quadrículas e agrupá-las, conforme a composição e padrões de distribuição dos táxons considerados (Morrone, 1994). No entanto, o método não recebeu muito apoio quando utilizado para delimitar a relação entre as áreas (Sigrist & Carvalho, 2008). Mesmo que atualmente sejam conhecidas as limitações do método (Aagesen *et al.*, 2009; Arias *et al.*, 2010), a PAE permanece como o método mais utilizado na busca de padrões biogeográficos (Casagrande *et al.*, 2012).

Outro método, proposto recentemente, foi o NDM (eNDeMismo), um algoritmo heurístico desenvolvido por Szumik *et al.* (2002) com o objetivo de estimar um parâmetro (nível de endemidade) para classificar as unidades de análise (quadrículas em uma grade espacialmente regular). O método, posteriormente reformulado por Szumik e Goloboff (2004), basicamente avalia de maneira otimizada a concordância entre as distribuições das espécies estudadas, sendo capaz de avaliar quantas e o quão restritas estão as distribuições

dos táxons analisados. Para isso são atribuídos valores de endemidade para as espécies em uma escala de 0 a 1 (onde o valor máximo 1 seria atribuído à um táxon completamente ajustado à área) e os valores de cada táxon são somados para que seja determinado o valor de endemidade da área como um todo (Szumik & Goloboff, 2004; Aagesen *et al.*, 2012; Szumik *et al.*, 2012).

A utilização de múltiplos métodos em associação a novas técnicas com a finalidade de detectar as áreas de endemismo a partir de dados reais de distribuição tem sido frequentemente requisitada. Tal utilização busca tanto explorar diferentes configurações dos padrões de distribuição quanto apontar áreas prioritárias para a conservação, resultando em padrões biogeográficos mais robustos (Escalante *et al.*, 2007; Casagrande *et al.*, 2012). Dentre as técnicas que vêm sendo utilizadas com a finalidade de minimizar as limitações dos métodos de busca por AOE está a modelagem da distribuição de espécies ou SDM (Escalante *et al.*, 2007; 2009). Os SDM (*Species Distribution Models*) podem, em alguns casos onde a amostragem do grupo é insuficiente, minimizar a deficiência de dados de ocorrência das espécies, cujo número e distribuição de registros não representam toda a amplitude de ocupação da espécie (Stockwell & Peters, 1999). O uso desse tipo de técnica representa uma abordagem interessante e eficaz na identificação das áreas de endemismo (Escalante *et al.*, 2007; 2009), auxiliando especialmente em áreas que possuem deficiência de dados de distribuição, como por exemplo as áreas abertas do Neotrópico (Nogueira *et al.*, 2011).

O domínio morfoclimático do Cerrado apresenta uma vegetação heterogênea com basicamente cinco tipos estruturais (Silva & Bates, 2002) sendo eles: cerradão, que apresenta formação savânica com maior cobertura de dossel e porte florestal; cerrado *sensu stricto*, que apresenta baixa cobertura de gramíneas e mediana cobertura de dossel; campo cerrado, com a presença de poucas árvores e dossel aberto; campo sujo e campo limpo, que apresentam domínio de gramíneas, se diferenciando basicamente pela presença ou ausência de árvores, respectivamente. O clima é sazonal com temperaturas variando entre 22 e 27 °C e precipitação anual em torno de 1500 mm (Eiten, 1972; Coutinho, 1978).

Trabalhos anteriores buscaram compreender a distribuição das áreas de endemismo por todo o Cerrado, tanto para a avifauna, por meio da Análise da Ocorrência das Espécies de aves restritas ao Cerrado (Silva, 1997; Silva & Bates 2002), quanto para a herpetofauna, por meio da análise da ocorrência do grupo Squamata utilizando a abordagem dos Elementos Bióticos (Nogueira *et al.*, 2011). Esses exemplos mostram que a estruturação e quantidade de AOE podem variar em função do grupo escolhido, e dos processos históricos e climáticos que guiaram essas estruturações.

É esperado que a intensa dinâmica climática experimentada pelo Cerrado, principalmente no Quaternário, tenha exercido fundamental importância na composição da flora e da fauna deste bioma (Silva & Bates, 2002; Werneck *et al.*, 2012). Deste modo, expansões e retrações da vegetação nesse período mantiveram populações viáveis mesmo após a retração atual das florestas (Silva & Bates, 2002). Silva (1997) propôs a existência de três áreas de endemismo para aves do Cerrado, sendo duas áreas de menor altitude (Vão do Paranã; Vale do Araguaia) e uma montanhosa (Cadeia do Espinhaço). No entanto, em um trabalho posterior (Silva & Bates 2002) foi indicada a existência de neoendemismos e paleoendemismos entre as espécies endêmicas do Cerrado, sendo o primeiro grupo formado por táxons “jovens” com origem no Quaternário (Plio-Pleistoceno) e o segundo grupo formado por espécies mais antigas surgidas antes do Pleistoceno (há mais de 2 milhões antes do presente). Assim, processos mais antigos do que as flutuações climáticas podem ter exercido influência nos padrões de distribuição das espécies do Cerrado. Tal observação mostra a complexidade espacial e temporal dos padrões de distribuição no Cerrado.

Tendo em vista o contexto apresentado acima, o objetivo deste trabalho foi investigar a existência de áreas de endemismo com base na distribuição da avifauna associada ao Cerrado. Para isso foram utilizadas diversas escalas espaciais com a intenção de assegurar que nenhum padrão de distribuição fosse perdido em função da escala utilizada. Adicionalmente às múltiplas escalas, foi utilizada a técnica de modelagem da distribuição das espécies, tornando possível minimizar a subestimação da distribuição das espécies (caso houvesse) e avaliar a utilização dessa técnica na busca das áreas de endemismo.

As múltiplas escalas de análise e as diferentes formas de entrada de dados, sendo elas a utilização de pontos de ocorrência e de modelos de distribuição das espécies, foram submetidas a dois diferentes métodos de busca por AOE, sendo um a Análise Parcimoniosa de Endemicidade e o outro a aplicação do algoritmo NDM. Assim, foram avaliadas as performances desses métodos no sentido de minimizar a probabilidade de não identificação das áreas por limitação do método. Desta forma, as análises realizadas representam uma abordagem mais completa do que aquela apontada anteriormente para o mesmo grupo (Silva *et al.*, 1997; Silva & Bates, 2002).



## MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

O Cerrado está localizado na porção central da América do Sul e é reconhecido como o segundo maior bioma do Brasil, sendo superado somente pelo bioma Amazônico (Klink & Machado, 2005). Destaca-se como a maior savana presente na América do Sul, seguida pela região dos Llanos na Venezuela. A vegetação é dominada pela presença de áreas abertas como os campos limpo, sujo e cerrado, porém encontra-se frequentes transições entre formações de savana e ambientes florestais como por exemplo matas de galeria (Silva & Bates, 2002).

Adicionalmente ao mosaico entre savanas e áreas florestais, o Cerrado apresenta áreas com elevadas altitudes na porção sudeste e nordeste, sendo essas vegetações abertas conhecidas como campos rupestres e campos de altitude, exibindo alta similaridade entre as paisagens (Vasconcelos, 2010). O clima apresenta períodos de chuva e seca bem definidos (estacional), com precipitação média em torno de 1250mm e 2000mm por ano (Nimer, 1979).

Mesmo que o Cerrado abrigue uma rica avifauna (>830 espécies), o endemismo observado para o grupo das aves é baixo (Silva, 1995a), sendo que o número de aves endêmicas da região permanece como alvo de frequentes discussões sustentadas principalmente pela dificuldade de se definir os limites do Cerrado (Silva, 1995b; 1997; Silva & Bates, 2002; Lopes, 2008).

### Banco de dados

Neste estudo foram selecionadas 39 espécies de aves consideradas endêmicas do bioma Cerrado a partir da soma das listas elaboradas por Silva e Bates (2002) e Lopes (2009). A escolha da somatória das listas de espécies endêmicas é justificada pela inexistência de interferência no resultado das análises por espécies de ampla distribuição, ou seja, a inclusão de espécies cuja distribuição exceda os limites do Cerrado não interfere no resultado final da análise, já que essa não contribui nas análises hierárquicas (por constituir uma homoplasia) e não afeta significativamente a pontuação das áreas nas Análises de Endemicidade.

Foram selecionadas as espécies: *Alipiopsitta xanthops*, *Antilophia galeata*, *Arremon flavirostris*, *Asthenes luizae*, *Augastes lumachella*, *Augastes scutatus*, *Basileuterus leucophrys*, *Campylopterus diamantinensis*, *Eleothreptus candicans*, *Celeus obrieni*, *Cercomacra ferdinandi*, *Charitospiza eucosma*, *Columbina cyanopsis*, *Conothraupis mesoleuca*, *Cyanocorax cristatellus*, *Cypsnagra hirundinacea*, *Embernagra longicauda*, *Formicivora grantsaui*, *Geositta poeciloptera*, *Herpsilochmus longirostris*, *Hylocriptus*

*rectirostris*, *Knipolegus franciscanus*, *Melanopareia torquata*, *Melanopareia bitorquata*, *Nothura minor*, *Paroaria baeri*, *Penelope ochrogaster*, *Phyllomyias reiseri*, *Phylloscartes roquettei*, *Polystictus superciliaris*, *Poospiza cinerea*, *Porphyrospiza caerulescens*, *Pyrrhura pfrimeri*, *Saltatricula atricollis*, *Scytalopus novacapitalis*, *Suiriri islerorum*, *Synallaxis simoni*, *Syndactyla dimidiata* e *Taoniscus nanus*. Adicionalmente, a espécie *Cinclodes espinhacensis*, descrita recentemente por Freitas *et al.* (2012), foi também considerada devido à sua distribuição estar restrita à área estudada.

Para a realização do trabalho foi necessária a obtenção de dados referentes à ocorrência dos táxons utilizados nas análises. Os dados foram obtidos por meio da plataforma de acesso aberto *Global Biodiversity Information Facility – Gbif* (<http://www.gbif.org>), que fornece dados georreferenciados de espécimes depositados em coleções científicas e também da plataforma *SpeciesLink* (<http://splink.cria.org.br>), que disponibiliza principalmente informações sobre os dados presentes em coleções científicas no Brasil. Adicionalmente foi realizada uma extensa busca na Plataforma Periódicos da CAPES por artigos científicos com a finalidade de complementar a informação da distribuição de todas as espécies.

Foram utilizados apenas dados georreferenciados ou que pudessem ser espacializados a partir de referências como nomes de cidades ou de áreas protegidas. Quando as ocorrências não estavam georreferenciadas ou não haviam pontos de fácil detecção em um mapa foi utilizado o centroide da área descrita, sendo utilizado somente em casos onde a descrição da ocorrência é referente a unidades de preservação. Sabendo das deficiências dos bancos de dados (Newbold, 2010) e da importância de se trabalhar com uma base confiável de ocorrência, todos os pontos foram plotados para cada espécie individualmente e filtrados de acordo com a distribuição sugerida em mapas disponibilizados pela plataforma da *BirdLife* ([www.birdlife.org](http://www.birdlife.org)).

## **Análises**

Tendo em vista que as metodologias propostas para a busca das áreas de endemismo apresentam diferentes habilidades na busca de padrões de distribuição (Casagrande *et al.*, 2012) utilizamos duas abordagens diferentes na busca das áreas de endemismo, sendo elas: a Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) e a Análise de Endemicidade por critério de otimização (EA).

A Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) (Rosen, 1988; Morrone, 1994) foi feita com o uso do programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008), sendo posteriormente visualizada com ajuda do programa NONA (Goloboff, 1999). O objetivo dessa abordagem foi

caracterizar os estados dos caracteres quanto à presença de sinapomorfias. As sinapomorfias são caracteres compartilhados entre dois ou mais táxons que tenham sido derivados de um mesmo ancestral. Nas análises biogeográficas hierárquicas, o estado sinapomórfico corresponde à presença do táxon em duas ou mais quadrículas derivadas de uma mesma área ancestral. A análise parte de uma matriz de presença (1) e ausência (0) obtida por meio do cruzamento entre as grades (quadrículas) e o mapa de ocorrência das espécies (quadrículas x táxons).

As análises de parcimônia foram realizadas utilizando a busca heurística assinalando o uso da busca exaustiva (TBR – *Tree Bisection Reconnection*), garantindo assim melhores soluções para os cladogramas obtidos. As análises foram replicadas 1000 vezes, sendo que no fim de cada análise foi realizado um consenso estrito das árvores obtidas, garantindo assim uma única hipótese de hierarquização das áreas. Com a finalidade de enraizar as árvores obtidas, foi adicionada a todas as matrizes uma quadrícula fictícia, onde todos os caracteres representavam ausência dos táxons (OUT) (Morrone, 1994).

A busca das áreas de endemismo por meio da Análise de Endemicidade (EA) foi possível graças à utilização do programa NDM/VNDM vs. 3.0 (Goloboff, 2012) que também se utiliza da divisão das áreas estudadas em quadrículas contrapostas ao mapa de ocorrência das espécies. Para a realização desta análise foram utilizados os parâmetros padrão do programa, sendo eles: seleção de áreas com duas ou mais espécies restritas ( $\text{score} \geq 2.000$ ) e contabilização das bordas das áreas por meio da opção *edge proportion*. O agrupamento inicial das áreas foi resumido por meio da opção de consenso flexível (*against any*), considerando diferentes aquelas áreas que apresentaram mais de 50% de divergência (em composição de espécies) entre elas, resultando num número menor de áreas finais (Escalante *et al.*, 2009; Aagesen *et al.*, 2013). Foram utilizadas 200 replicas para cada matriz analisada.

Ambas as análises foram realizadas utilizando diferentes escalas espaciais. As escalas foram representadas pelos diferentes valores das quadrículas, sendo eles:  $1^\circ \times 1^\circ$ ,  $2^\circ \times 2^\circ$ ,  $3^\circ \times 3^\circ$ ,  $4^\circ \times 4^\circ$  e  $5^\circ \times 5^\circ$ , de forma que pudéssemos observar diferentes padrões de distribuição espacial, minimizando assim a chance de que fossem perdidos arranjos espaciais em função da escala.

Adicionalmente à busca das áreas de endemismo com os pontos de ocorrência, foi também realizada nas diferentes escalas, a busca das áreas de endemismo utilizando a modelagem da distribuição das espécies para o presente. Dessa forma, nas análises de parcimônia (PAE) foi atribuído o valor 1 (presença) para todas as quadrículas que

apresentavam ocorrência a partir da modelagem, resultando numa matriz 0 - ausência e 1 - presença.

Para a Análise de Endemicidade (EA) a matriz continha duas diferentes categorias de presença: 1 onde a presença era determinada pela ocorrência da espécie e 2 onde a presença era determinada pela ocorrência pelo modelo, resultando numa matriz final de 0 - ausência, 1 - presença observada e 2 - presença assumida pelo modelo. Para confecção das matrizes, os mapas finais do modelo foram convertidos em mapas binários (1- presença, 0- ausência) de acordo com o critério de presença mínima. Foram selecionadas somente aquelas quadrículas que apresentavam no mínimo 5% de presença, ou seja, onde os modelos convertidos em binário preenchessem 5% ou mais da quadrícula.

A confecção das matrizes para execução das análises descritas foi realizada com auxílio dos programas ArcGis vs. 9.3.1 (ESRI, 2008), IDRISI (Eastman, 2011) e R (R Development Core Team, 2013).

### **Modelagem da distribuição das espécies (SDM)**

A distribuição das espécies foi modelada com o uso de variáveis bioclimáticas do período atual (presente), obtidas na base do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005a; www.worldclim.org) na resolução de 2.5 arc minutos (aprox. 5km). As variáveis foram posteriormente cortadas para a América do Sul nos limites espaciais de 58° Lat S a 12°30' Lat N e 83° Long W a 32° Long W. Também fizemos uma seleção das variáveis em função da existência de correlação entre elas, sendo retiradas das análises as variáveis que possuíam correlação igual ou superior a 90% ( $r=0,9$ ) com outras variáveis. Desta forma, utilizamos um total de 10 variáveis bioclimáticas para a produção dos modelos (Tab. 1).

**Tabela 1** - Variáveis bioclimáticas usadas nos modelos de distribuição das espécies.

	Variável	Descrição
Temperatura	BIO 2	Média da temperatura (Média mensal / max temp. – min
	BIO 4	Sazonalidade na temperatura (desvio padrão * 100)
	BIO 5	Máxima temperatura do mês mais quente
	BIO 8	Média da temperatura do trimestre mais úmido
	BIO 9	Média da temperatura do trimestre mais seco
Precipitação	BIO 14	Precipitação do mês mais seco
	BIO 15	Sazonalidade de precipitação (Coeficiente de Variação)
	BIO 16	Precipitação do trimestre mais úmido
	BIO 18	Precipitação do trimestre mais quente
	BIO 19	Precipitação do trimestre mais frio

Optamos pelo uso do algoritmo MAXENT 3.3.3, devido principalmente à sua boa performance em modelar a distribuição das espécies a partir de dados de presença (Phillips *et al.*, 2006; Elith & Graham, 2009). Para cada espécie geramos 10 replicações, de onde foram retirados 10% dos pontos para teste de cada modelo gerado por replicação. As imagens obtidas para cada espécie representam a média dos 10 modelos obtidos. Utilizamos o programa R 3.0.1 (R Development Core Team 2013) com os pacotes “dismo” (Hijmans *et al.*, 2013), “raster” (Hijmans, 2013), “sp” (Pebesma & Bivand, 2013) e “rJava” (Urbanek, 2013) em todas as etapas relacionadas à modelagem da distribuição potencial.

## RESULTADOS

### Pontos de ocorrência

A partir dos levantamentos da literatura e de bases de dados, obtivemos um total de 2.950 pontos de ocorrência espacialmente únicos para um conjunto de 40 espécies de aves, considerando para isso um pixel com dimensões de 5km. A espécie que apresentou a menor quantidade de pontos foi *Conothraupis mesoleuca*, com 8 pontos de ocorrência georreferenciados e a maior, *Saltatricula atricollis*, com 278 pontos de ocorrência georreferenciados (Tab. 2).

**Tabela 2** – Número de pontos de ocorrência coletados por espécie.

<b>Espécies</b>	<b>Família</b>	<b>No de pontos de ocorrência</b>
<i>Caprimulgus candicans</i>	Caprimulgidae	21
<i>Columbina cyanopis</i>	Columbidae	19
<i>Cyanocorax cristatellus</i>	Corvidae	268
<i>Penelope ochrogaster</i>	Cracidae	185
<i>Poospiza cinerea</i>	Emberezidae	84
<i>Embernagra longicauda</i>	Emberezidae	88
<i>Charitospiza eucosma</i>	Emberezidae	79
<i>Paroaria baeri</i>	Emberezidae	16
<i>Porphirospiza caerulescens</i>	Emberezidae	47
<i>Arremon flavirostris</i>	Emberezidae	69
<i>Geositta poeciloptera</i>	Furnariidae	80
<i>Synallaxis simoni</i>	Furnariidae	80
<i>Asthenes luizae</i>	Furnariidae	47
<i>Syndactyla dimidiata</i>	Furnariidae	48
<i>Hylocryptus rectirostris</i>	Furnariidae	57
<i>Cinclodes espinhacensis</i>	Furnariidae	10
<i>Basileuterus leucophrys</i>	Parulidae	122
<i>Celeus obreni</i>	Picidae	39
<i>Antilophia galeata</i>	Pipridae	204
<i>Alipiopsitta xanthops</i>	Psittacidae	189

<i>Pyrrhura pfrimeri</i>	Psittacidae	47
<i>Cercomacra ferdinandi</i>	Tamnophilidae	42
<i>Herpsilochmus longirostris</i>	Tamnophilidae	134
<i>Formicivora grantsau</i>	Tamnophilidae	9
<i>Melanopareia torquata</i>	Rhynocriptidae	107
<i>Melanoareia bitorquata</i>	Rhynocriptidae	13
<i>Scytalopus novacapitalis</i>	Rhynocriptidae	33
<i>Cypsnagra hirundinaceae</i>	Thraupidae	44
<i>Saltatriculla atriculla</i>	Thraupidae	278
<i>Conothraupis mesoleuca</i>	Thraupidae	8
<i>Nothura minor</i>	Tinamidae	153
<i>Taoniscus nanus</i>	Tinamidae	108
<i>Augastes scutatus</i>	Trochilidae	133
<i>Augastes lumachella</i>	Trochilidae	56
<i>Campylopterus diamantinesis</i>	Trochilidae	13
<i>Phyllomyias reiseri</i>	Tyrannidae	10
<i>Suiriri islerorum</i>	Tyrannidae	26
<i>Polystictus superciliaris</i>	Tyrannidae	54
<i>Knipolegus franciscanus</i>	Tyrannidae	12
<i>Phylloscartes roquettei</i>	Tyrannoidae	17

### Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) baseada em pontos

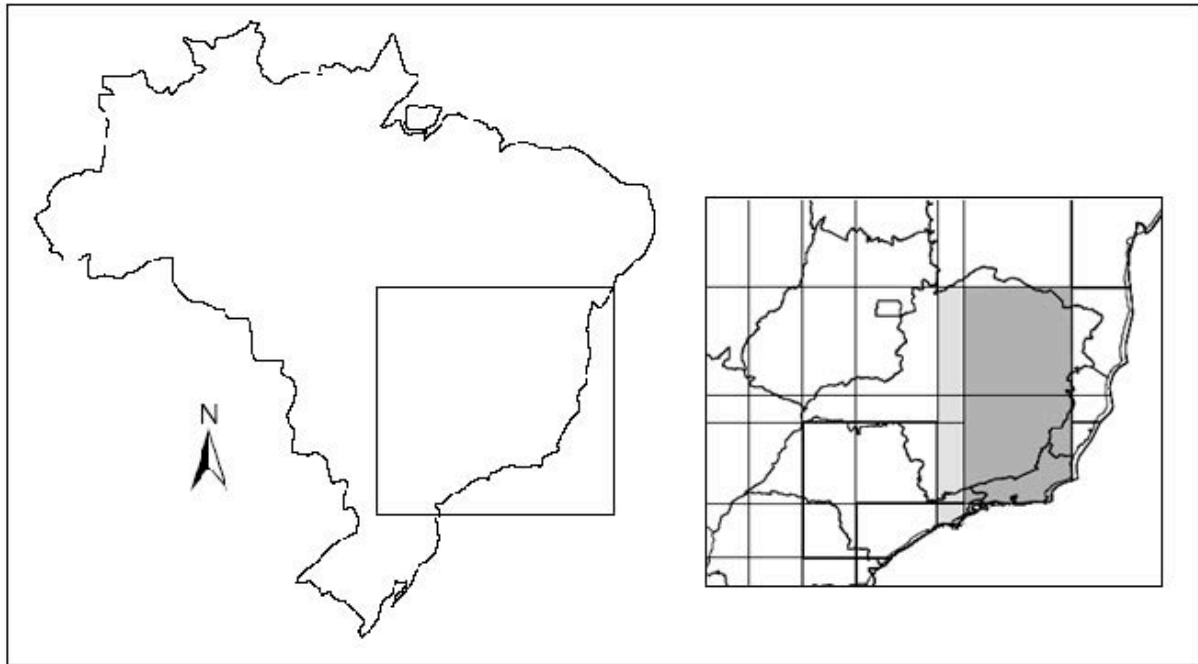
A PAE revelou a presença de áreas de endemismo apenas nas maiores escalas espaciais estudadas (4°x4° e 5°x5°), mostrando a presença de quatro espécies sinapomórficas em ambas as escalas (Fig. 1). A wárea de endemismo apontada pelas análises corresponde à região do Espinhaço, apontando a presença das espécies: *Asthenes luizae*, *Augastes scutatus*, *Campylopterus diamantinensis* e *Cinclodes espinhacensis*. Os valores de consistência e retenção obtidos para cada escala de análise revelaram altos graus de homoplasia nas árvores mais parcimoniosas (Tab. 3).

**Tabela 3** – Resultados da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) utilizando somente as informações de ocorrência das espécies.

Grade	N° de árvores	N° de passos	C.I	R.I	N° de áreas
1° x 1°	600	356	0,004	0,14	0
2° x 2°	522	229	0,01	0,37	0
3° x 3°	492	172	0,09	0,11	0
4° x 4°	399	128	0,27	0,63	1
5° x 5°	244	108	0,28	0,54	1

\* C.I – Índice de Consistência

\* R.I – Índice de Retenção



**Figura 1** – Área de endemismo (região em cinza) apontada pela Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) nas grades de 4°x4° (escuro) e 5°x5° (claro) graus geográficos.

#### **Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) baseada em modelos**

Diferentemente do resultado obtido à partir da utilização somente dos pontos de ocorrência, a matriz com a presença esperada (gerada pelas modelagens) mostrou também a presença de uma área de endemismo na quadrícula de 3°x3°, não tendo, no entanto, apontado a presença de uma área na escala 5°x5° (Tab. 4). A área revelada pela análise com modelos de distribuição foi redundante para todas as escalas, apontando à partir da presença das espécies *Asthenes luizae* e *Augastes scutatus* a área localizada na porção da Cadeia do Espinhaço (Fig. 2). É importante considerar a presença da espécie *Scytalopus novacapitalis* que apesar de não mostrar distribuição em toda a área considerada é restrita ao interior da área.

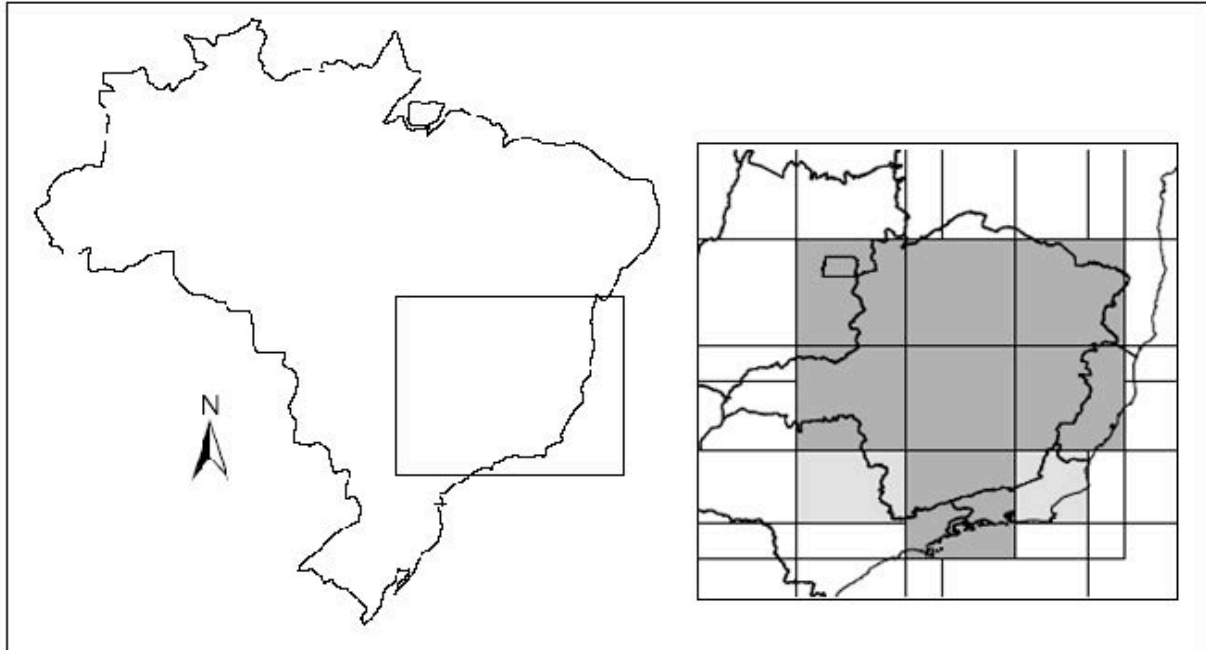
**Tabela 4** – Resultados da Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) com modelos de distribuição das espécies.

<b>Grade</b>	<b>Nº de árvores</b>	<b>Nº de passos</b>	<b>C.I</b>	<b>R.I</b>	<b>Nº de áreas</b>
1° x 1°	522	1099	0,00	0,33	0
2° x 2°	411	465	0,02	0,37	0
3° x 3°	376	306	0,08	0,70	1
4° x 4°	350	229	0,09	0,59	1
5° x 5°	152	157	0,21	0,79	0

\* C.I – Índice de Consistência

\* R.I – Índice de Retenção





**Figura 2** – Área de endemismo apontada pela Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) baseada em modelos de distribuição das espécies nas grades de 3°x3° (escuro) 4°x4° (claro) graus geográficos.

### **Análise de Endemicidade (EA) baseada em pontos**

A estruturação das áreas definidas pelo NDM variou de acordo com a escala utilizada, onde o maior número de áreas (5) foi encontrado na escala de 3°x3° com valores de pontuação entre 2.047 e 5.750 (Tab. 5). Foram encontradas quatro principais áreas estruturadas da seguinte forma: Cadeia do Espinhaço, localizada na porção sudeste do Cerrado, contendo oito espécies (Fig. 3 a,c,j) sendo elas: *Augastes scutatus*, *Embernagra longicauda*, *Asthenes luizae*, *Phylloscartes roquettei*, *Polystictus superciliaris*, *Arremon flavirostris*, *Formicivora grantsaui* e *Cinclodes espinhacensis*; Centro do Brasil com 27 espécies amplamente distribuídas (Fig. 3 b,f,g,i,m); Porção oeste formada por três espécies (Fig. 3 e,h,k) sendo elas: *Conothraupis mesoleuca*, *Eleothreptus candicans* e *Melanopareia bitorquata*; Centro norte a partir da distribuição de seis espécies (Fig. 3 g,l) sendo elas: *Paroaria baeri*, *Synallaxis simoni*, *Cercomacra ferdinandi*, *Celeus obrieni*, *Knipolegus franciscanus* e *Pyrhura pfrimeri*.

**Tabela 5** – Resultados da Análise de Endemicidade (AE) baseada em pontos.

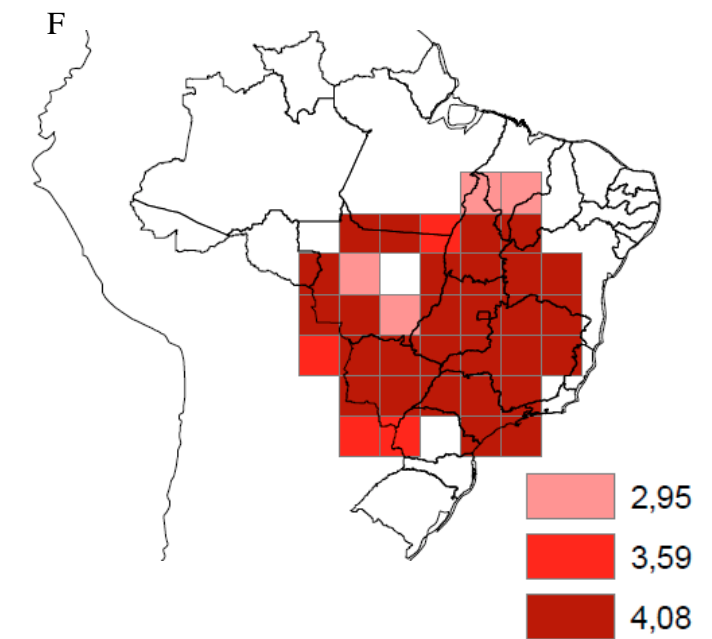
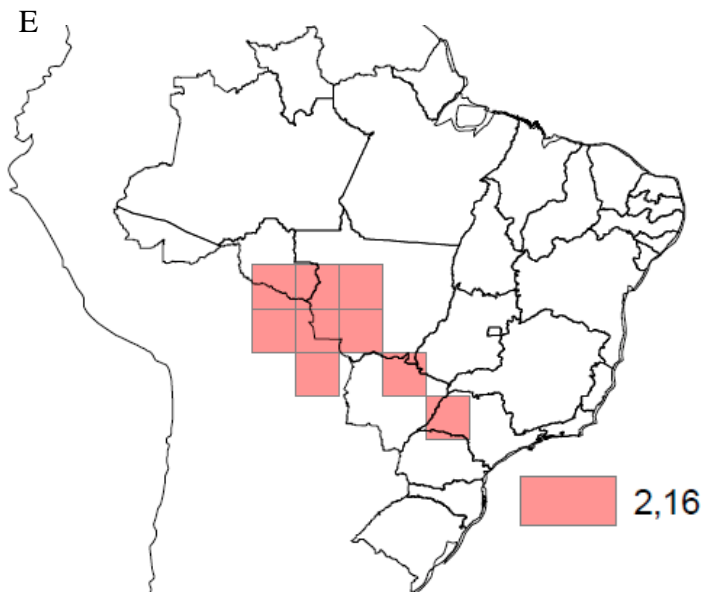
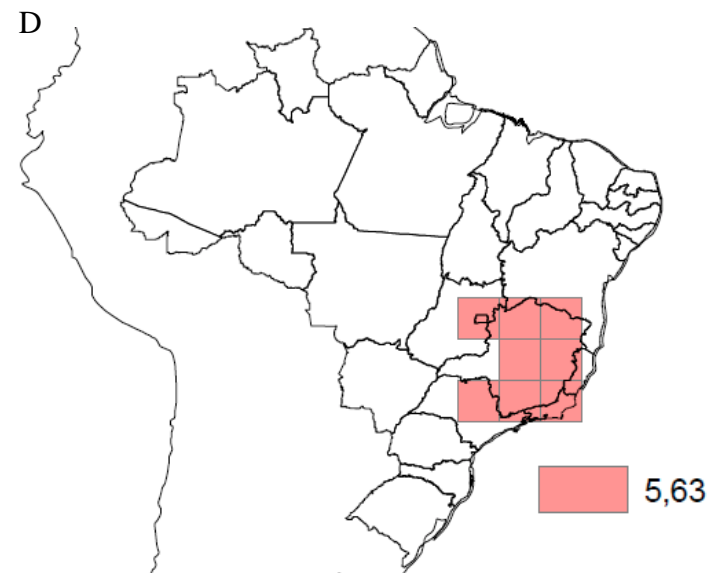
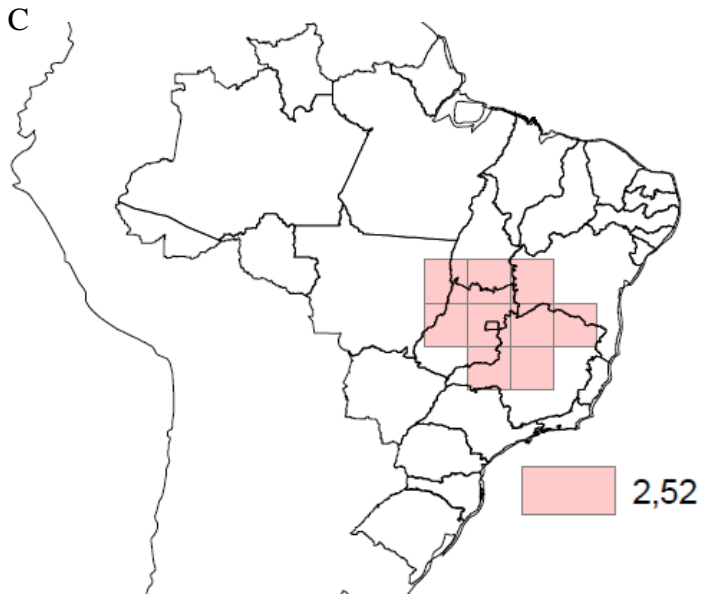
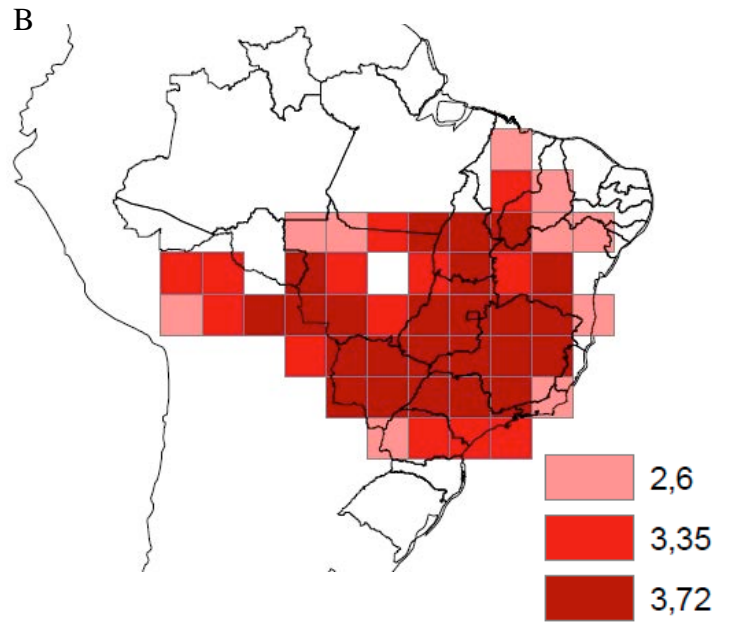
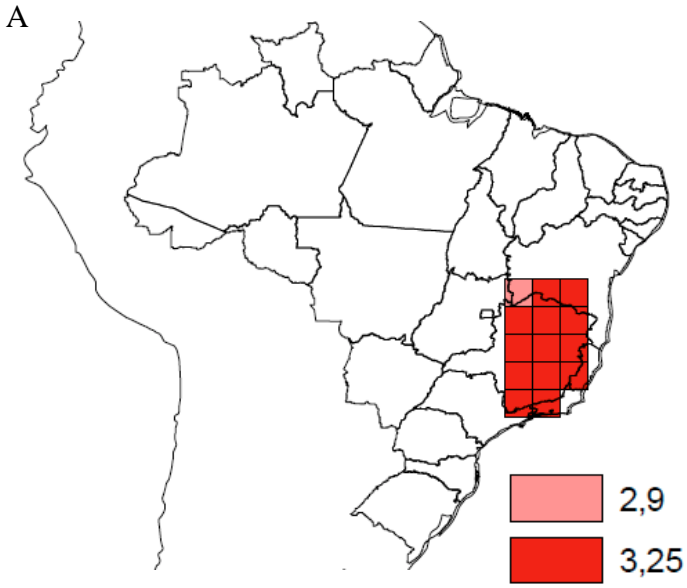
<b>Grade</b>	<b>Nº de sets</b>	<b>Nº de áreas de endemismo</b>	<b>Mínima e Máxima pontuação</b>
1º x 1º	-	-	-
2º x 2º	8	1	2.685 – 3.435
3º x 3º	40	5	2.047 – 5.750
4º x 4º	41	3	2.102 – 7.106
5º x 5º	28	4	3.888 – 10.150

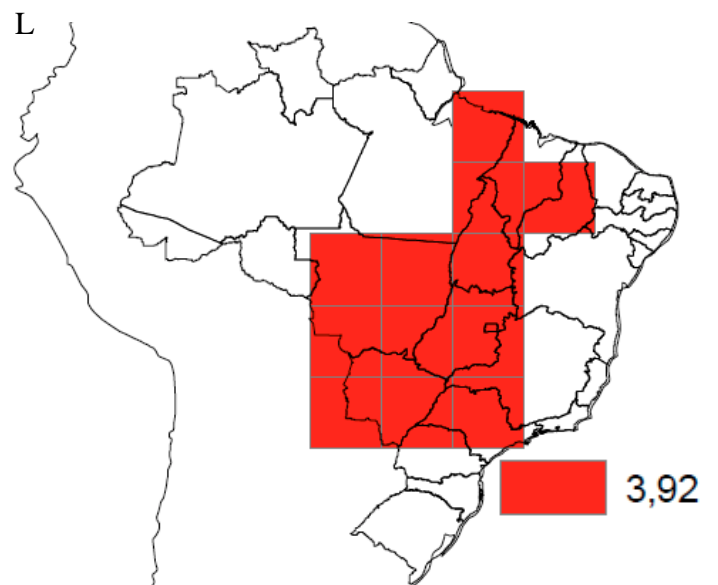
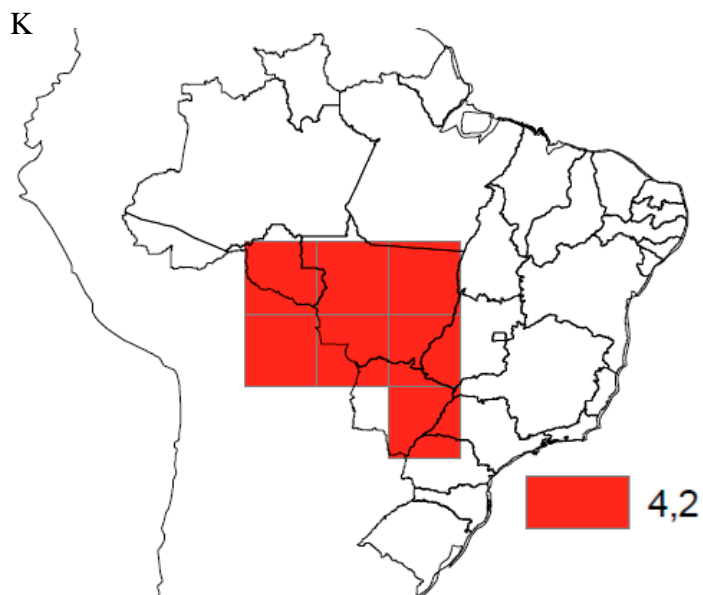
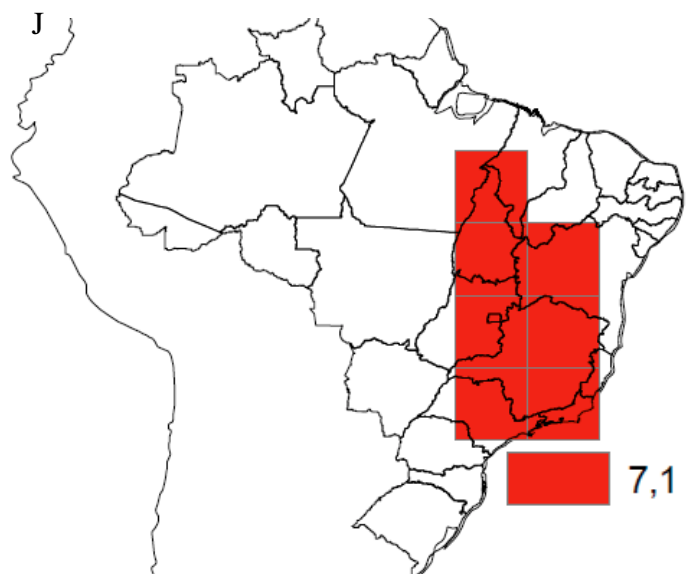
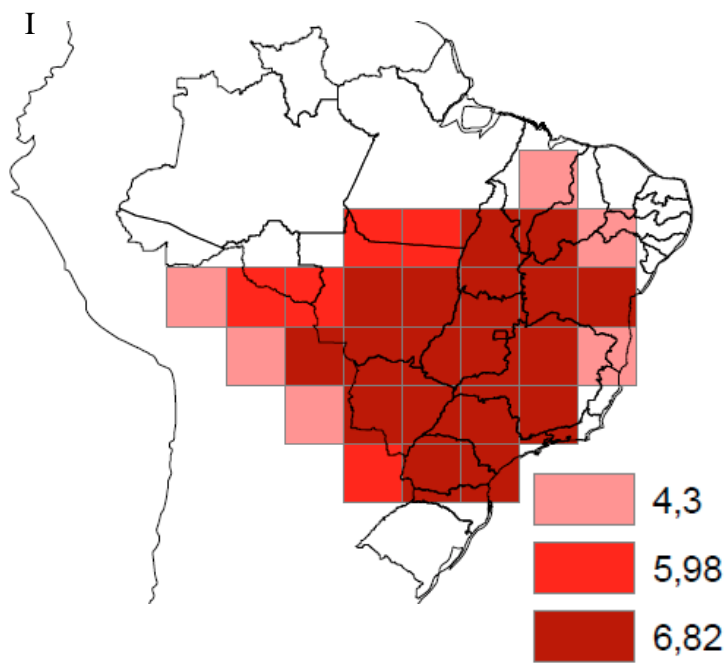
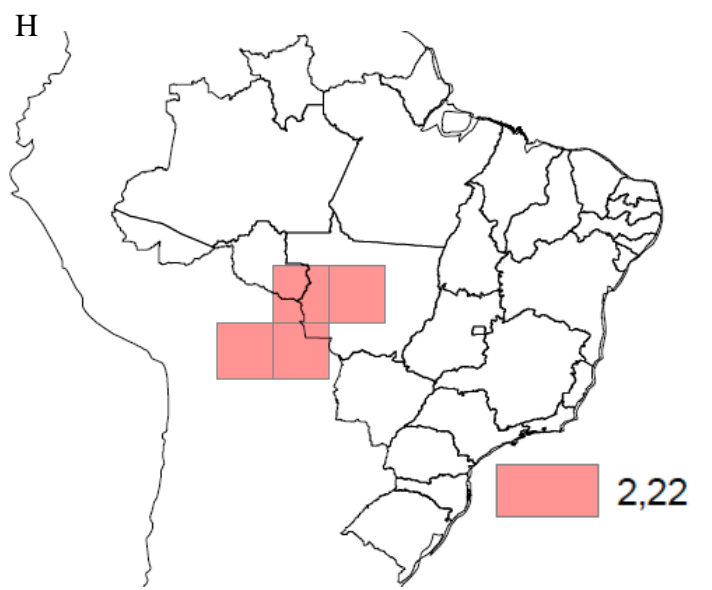
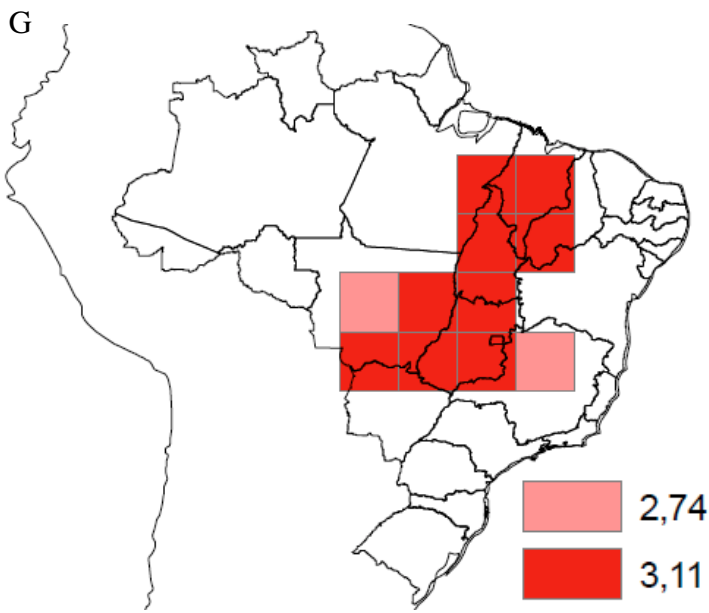
### **Análise de Endemicidade (EA) baseada em modelos**

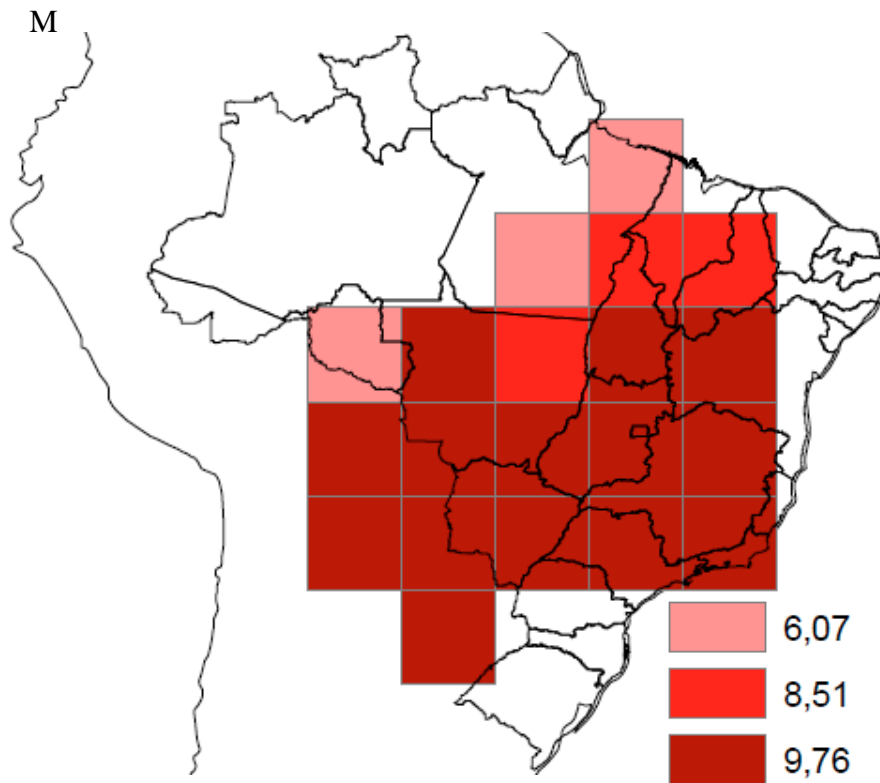
A Análise de Endemicidade baseada em modelos revelou um menor número final de áreas de endemismo do que aquele obtido por meio da análise baseada em pontos. Foi encontrado um máximo de 3 áreas na escala 3ºx3º e os valores de endemicidade variaram entre 2.019 e 9.484 (Tab. 5). Foram encontrados dois padrões principais de distribuição, o primeiro localizado na Cadeia do Espinhaço (norte de São Paulo e sul da Bahia) (Fig. 4 d,g,i,k), e o segundo localizado na porção central do Cerrado (Fig. 4 a,b,c,e,f,h,j).

**Tabela 5** – Resultados da Análise de Endemicidade (AE) baseada em modelos.

<b>Grade</b>	<b>Nº de sets</b>	<b>Nº de áreas de endemismo</b>	<b>Mínima e Máxima pontuação</b>
1º x 1º	-	-	-
2º x 2º	11	4	2.029 – 3.434
3º x 3º	52	3	2.089 – 5.758
4º x 4º	46	2	2.281 – 7.639
5º x 5º	65	2	4.901 – 9.484

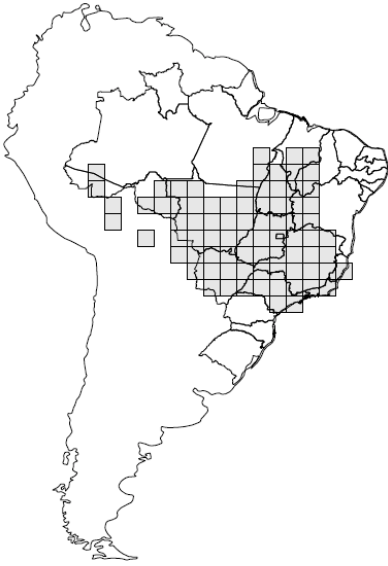






**Figura 3** - Áreas consenso obtidas a partir da análise de endemicidade baseada em pontos de ocorrência. O resultado foi visualizado com ajuda do programa VNDM, os valores nas legendas indicam a média do índice de endemicidade nas quadrículas apontadas. a) 2° x 2°; b-f) 3° x 3°; g-i) 4° x 4°; j-m) 5° x 5°.

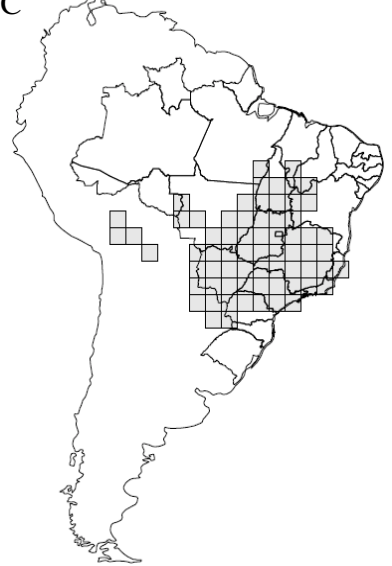
A



B



C



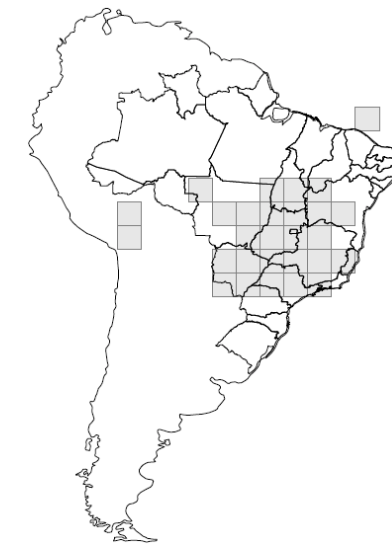
D



E



F



G

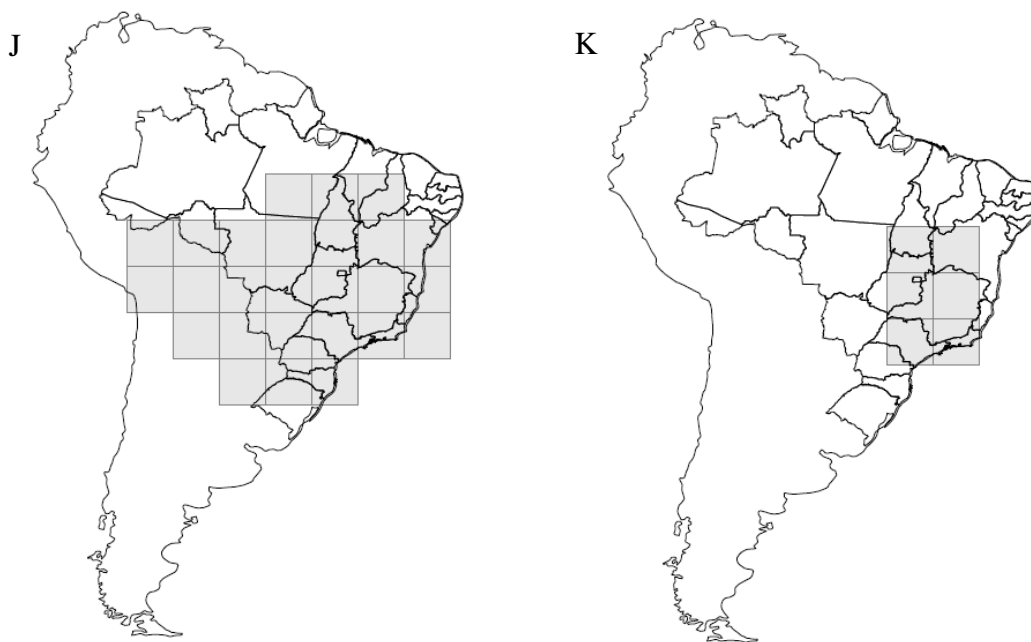


H



I

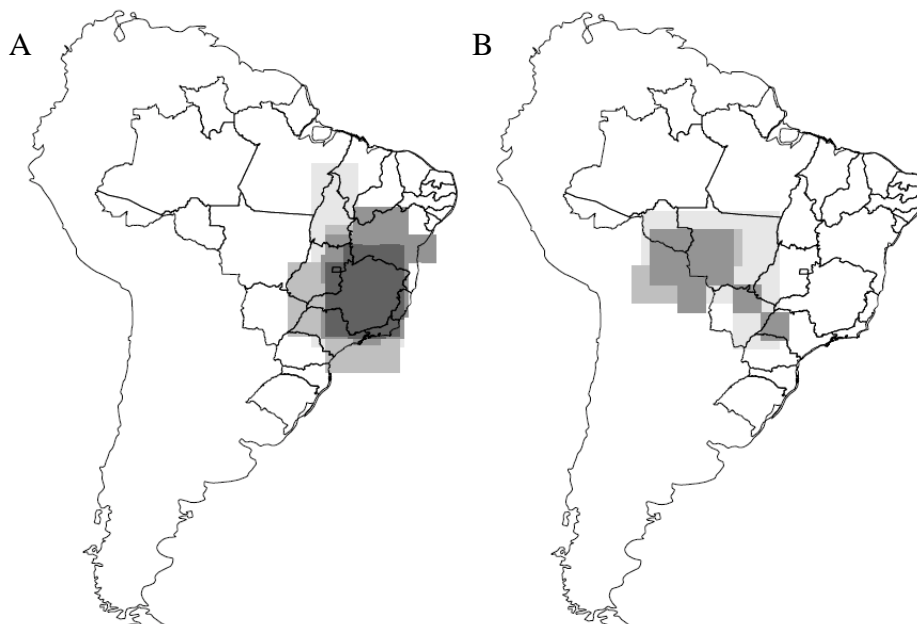




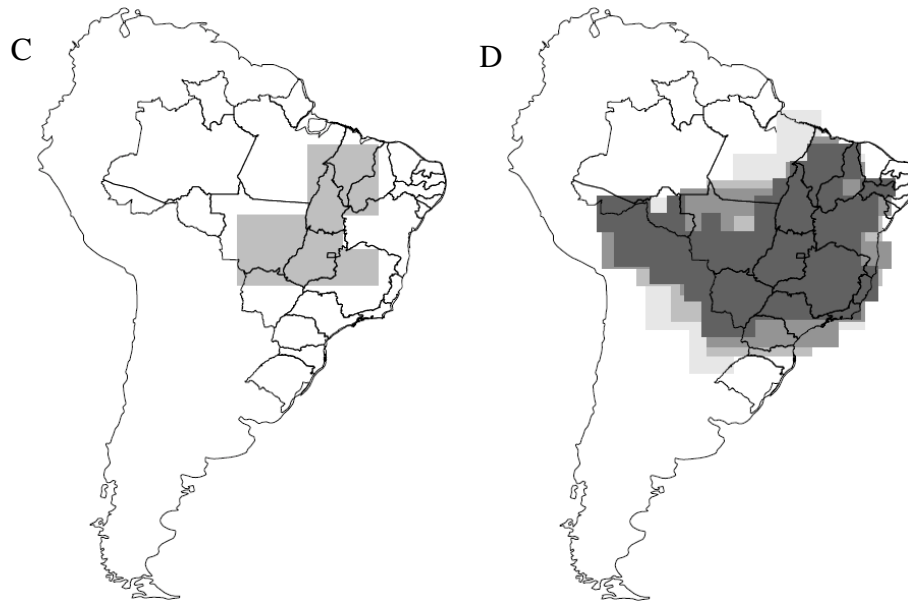
**Figura 4** - Áreas consenso obtidas a partir da Análise de Endemicidade baseada em modelos. O resultado foi visualizado com ajuda do programa VNDM. a)  $2^{\circ} \times 2^{\circ}$ ; b-d)  $3^{\circ} \times 3^{\circ}$ ; e-f)  $4^{\circ} \times 4^{\circ}$ ; g-h)  $5^{\circ} \times 5^{\circ}$ .

### Áreas de endemismo no Cerrado

À partir da delimitação das áreas utilizando múltiplas abordagens e consenso entre os resultados obtidos, foram selecionadas quatro principais áreas de endemismo no Cerrado para o grupo de aves, sendo elas: Cadeia do Espinhaço, Porção oeste, Centro Norte (Araguaia e Paranã) e Centro do Brasil (Fig. 5).







**Figura 5** – Mapa mostrando a delimitação das áreas de endemismo baseada na distribuição das aves associadas ao Cerrado. a) Cadeia do Espinhaço; b) Porção oeste; c) Centro Norte – Araguaia e Paranã e d) Centro do Brasil.

## DISCUSSÃO

### Áreas de endemismo no Cerrado

Desde a publicação de Silva (1997), que apontou a existência das áreas de endemismo baseada na distribuição das espécies de aves endêmicas do Cerrado, pouco se buscou entender sobre a estruturação das distribuições desse grupo no Cerrado. O primeiro delineamento das áreas de endemismo de aves no Cerrado apontou a existência de três principais áreas: Cadeia do Espinhaço, Vale do rio Araguaia e Vale do rio Paranã (Silva, 1997; Silva & Bates, 2002). No entanto, é importante ressaltar que a pouca disponibilidade de informação sobre a distribuição das espécies na época do estudo, bem como a inexistência de um método exato de delimitação de padrão, tornou essa proposta dificilmente comparável com outros trabalhos voltados para a busca de padrões de distribuição em outros grupos animais e vegetais.

O desenvolvimento de novos métodos exatos, a maior resolução taxonômica e a maior disponibilidade de informações sobre a ocorrência das espécies podem contribuir para a detecção de padrões, diminuindo tanto o erro de identificação de padrões quanto a não identificação de alguns padrões (Casagrande *et al.*, 2012). Devido à utilização de múltiplas abordagens, neste trabalho foi possível avaliar a distribuição dos padrões de ocorrência das

aves endêmicas do Cerrado, e apontar quatro principais áreas de endemismo: Cadeia do Espinhaço, Porção Oeste, Porção Centro Norte e Centro do Brasil.

Como esperado, devido ao seu elevado reconhecimento como área de endemismo (Silva, 1997; Silva & Bates, 2002; Gonçalves *et al.*, 2007; Vasconcelos *et al.*, 2010, Nogueira *et al.*, 2011), a Cadeia do Espinhaço apresentou um dos maiores valores de endemidade apontado nas análises (5.75), tendo esta área sido observada em todas as análises propostas e escalas utilizadas. As principais espécies responsáveis pela identificação do Espinhaço foram: *Augastes scutatus*, *Embernagra longicauda*, *Phylloscartes roquettei*, *Asthenes luizae*, *Polystictus superciliaris*, *Cinclodes espinhacensis*, *Formicivora grantsau* e *Arremon flavirostris*. A alta contribuição dessas espécies para o índice de endemidade mostram o quão bem ajustada as espécies se encontram na área de endemismo delimitada.

A principal característica das espécies encontradas na Cadeia do Espinhaço é a sua ocorrência em associação às elevadas altitudes (geralmente acima de 1000 m) e às formações de afloramentos rochosos (Vasconcelos, 1999; Vasconcelos *et al.*, 2008). Apesar da Cadeia do Espinhaço estar compreendida nos biomas Cerrado e Caatinga, Vasconcelos (2008) argumenta contra a caracterização dessas espécies como espécies endêmicas do Cerrado, justificando que a consideração dessas espécies como endêmicas do Cerrado obscurece certos padrões de distribuição. No entanto, é importante observar que algumas espécies responsáveis pela caracterização dessa área de endemismo, como por exemplo as espécies *Arremon flavirostris* e *Scytalopus novacapitalis*, estão distribuídas além da área do Espinhaço, ocorrendo também na região interiorana do Cerrado. Sua ampla distribuição pode estar relacionada com sua ocorrência em áreas florestais.

Uma segunda área encontrada neste trabalho localiza-se na porção central do Cerrado e estende-se até o norte do bioma. Tal área foi caracterizada pela presença de *Paroaria baeri*, *Synallaxis simoni*, *Cercomacra ferdinandi* e *Celeus obrieni*. A ocorrência dessas espécies na porção norte reforça a área de endemismo do Vale do Rio Araguaia indicada anteriormente por Silva (1997), proposta com base na presença das duas primeiras espécies (*S. simoni* e *C. ferdinandi*). A região do Vale do rio Araguaia foi alvo de recentes pesquisas para caracterizar sua fauna e flora (Bock *et al.*, 2001; Marimon & Lima, 2001; Moreira *et al.*, 2009; Brandão *et al.*, 2003; Rocha *et al.*, 2011; Andrade *et al.*, 2012) e tais estudos corroboram elevada riqueza e altos níveis de endemismo da área.

A ocorrência das espécies *Knipolegus franciscanus* e *Pyrrhura pfrimeri* sugere a existência de uma segunda subárea de endemismo na porção centro norte do Cerrado. Essa subárea coincide novamente com a área proposta anteriormente por Silva (1997) para o Vale

do rio Paranã. A ocorrência dessa subárea está provavelmente relacionada à existência de um dos mais significativos enclaves de floresta estacional decidual no Cerrado, sendo a distribuição dessas espécies restrita a esse tipo de formação vegetal (Silva & Oren, 1992; Olmos *et al.*, 1997).

A terceira área encontrada na região oeste do Cerrado revelou a presença das espécies *Conothraupis mesoleuca*, *Eleothreptus candicans* e *Melanopareia bitorquata*. A ocorrência dessa área está fortemente relacionada à alta quantidade de registros de presença dessas espécies no Parque Nacional das Emas no município de Mineiros – GO. O escasso número de registros recentes para as espécies *Eleothreptus candicans* e *Conothraupis mesoleuca* pode ter pesado na Análise de Endemicidade, e o surgimento de tal área pode ser simplesmente um artefato analítico. Tal situação pode ter sido resultante do atual padrão de distribuição dessas duas espécies, que experimentaram diversas extinções locais causadas pela alteração ambiental na porção centro-sul do Cerrado (Develey & Pongiluppi 2010).

Por fim, este trabalho apontou a existência de um padrão amplamente distribuído na porção central do escudo brasileiro, revelado pelos maiores valores de endemicidade no Planalto Central, região que se estende pelos estados de Goiás, Minas Gerais, Tocantins e Mato Grosso. A ocorrência dessa área principal de endemismo foi primeiramente relatada por Cracraft (1985) devido à ocorrência de 34 espécies de aves com ocorrência no Cerrado. As análises realizadas sugerem que 27 espécies foram responsáveis pelo alto índice de endemicidade desta área (Fig. 3m)

### **Tempo de divergência**

A busca por processos responsáveis pela estruturação das áreas de endemismo representa um passo decorrente do entendimento da dinâmica de distribuição das espécies (DaSilva, 2011). Novas ferramentas, como por exemplo a datação molecular das espécies, têm contribuído para a correta interpretação dos padrões de distribuição, uma vez que elas eliminam a ocorrência de erros de pseudo-congruência, onde a topologia da hipótese de área e espécie é a mesma, mas o tempo de ocorrência dos processos não é igual (Donoghue & Moore, 2003).

A datação das espécies *Syndactyla dimidiata*, *Asthenes luizae* e *Geositta poeciloptera* (1, 7,5 e 12 milhões de anos antes do presente respectivamente) mostra que os processos responsáveis pela diversificação do grupo de aves no Cerrado ocorreu em diversas escalas temporais (Derryberry *et al.*, 2011). A recente divergência de *Syndactyla dimidiata* sugere que aspectos ecológicos, principalmente no que diz respeito às flutuações climáticas do

quaternário, devem ser levados em consideração no estudo dos processos causadores dos padrões de distribuição.

### **Espécies ameaçadas**

De acordo com a lista vermelha das espécies divulgada pela União Internacional para a Conservação da Natureza - IUCN, 15 espécies endêmicas do Cerrado encontram-se em estado não preocupante de conservação (LC), oito espécies encontram-se em estado de baixo risco de extinção (NT), enquanto 13 encontram-se ameaçadas de extinção, sendo sete espécies vulneráveis (VU), quatro espécies em perigo (EN) e duas espécies criticamente em perigo (CR). Três espécies apresentadas neste trabalho não foram avaliadas pela IUCN quanto ao seu estado de conservação.

Dentre as espécies que mais se destacam quanto ao status de conservação estão *Pyrrhura pfrimeri* (EN), *Celeus obrieni* (EN), *Cercomacra ferdinandi* (VU), *Eleotreptus candicans* (EN) e *Conothraupis mesoleuca* (CR). Pelo fato dessas espécies ocorrerem nas áreas de endemismo do centro norte e do Espinhaço, acreditamos que uma maior atenção conservacionista deva ser dada a esses locais. A perda de espécies associadas às áreas de endemismo acarreta não somente a diminuição da riqueza atualmente observada no Cerrado, mas também pode significar a perda da capacidade de identificação de padrões evolutivos e históricos capazes de elucidar como tais espécies sobreviveram aos recentes processos de alteração climática e geológica (Sigrist e Carvalho, 2008).

A busca de áreas de endemismo com a finalidade de conservação da biodiversidade é de grande importância para a detecção de áreas prioritárias para a conservação, tanto por abrigarem um grande número de espécies endêmicas quanto por representarem uma importante unidade biogeográfica (Silva *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2010). Com este trabalho propomos que as áreas do Espinhaço, Vale do rio Araguaia e Paranã e também a porção oeste do bioma, onde situa-se o Parque Nacional das Emas, recebam especial atenção dos esforços de conservação, com a finalidade de preservar tanto as espécies quanto as informações biogeográficas do Cerrado.

### **Comparação dos métodos**

A partir dos resultados obtidos foi possível observar uma grande sobreposição das áreas de endemismo ao longo do Cerrado, em todas as escalas espaciais, mesmo que os métodos divergissem com relação ao número total de áreas encontradas. Contudo, a única área apontada pelo método hierárquico (PAE) foi a Cadeia do Espinhaço, área igualmente

apontada pelo algoritmo de endemidade. Desta forma, além de apresentar sobreposição aos demais resultados, foi impossível considerar, a partir do método hierárquico, os outros padrões de congruência apontados pelo algoritmo de endemidade.

Há que se considerar entretanto, que o resultado encontrado pode ser decorrente das limitações dos métodos hierárquicos nas análises biogeográficas (Szumik *et al.*, 2002; Casagrande *et al.*, 2012), já que este tipo de abordagem é reconhecidamente ineficiente para revelar padrões sobrepostos ou padrões cuja distribuição congruente tenha sido afetada pela dispersão (Carine *et al.*, 2008). A dispersão atua na distribuição das espécies, fazendo com que sinapomorfias iniciais ocasionadas por eventos de vicariância tornem-se homoplasias em função da ocorrência (por dispersão) em células adjacentes, aspecto que dificulta a visualização de padrões de distribuição.

Dentre os dois métodos utilizados para identificar as áreas de endemismo, a aplicação da Análise de Endemidade (AE) se mostrou mais adequada para a busca desse tipo de padrão de distribuição, pois revelou padrões mesmo quando houve sobreposição espacial ou incongruência perfeita das distribuições. Nesses casos, a capacidade de distinguir padrões de distribuição foi várias vezes relatada como um dos principais aspectos positivos na utilização da Análise de Endemidade (Carine *et al.*, 2008; Aagesen *et al.*, 2012; Casagrande *et al.*, 2012). O método é capaz de minimizar a ocorrência de subestimações das áreas de endemismo, bem como apontar um maior número de áreas corretamente identificadas, sendo preferido em várias situações em relação aos demais métodos de busca por padrões (Casagrande *et al.*, 2012).

No entanto, é importante considerar que a utilização de mais de um método na busca das áreas de endemismo pode fornecer uma abordagem mais adequada para a busca de diferentes padrões, já que é possível minimizar as limitações inerentes a cada método. Adicionalmente, abordagens com múltiplos métodos que utilizam dados reais podem contribuir para o aumento do conhecimento a respeito da influência do método nos dados analisados, abordagem essa que permanece escassa em estudos biogeográficos (Carine *et al.*, 2008; Casazza & Minuto, 2009; Buerki *et al.*, 2011; Casagrande *et al.*, 2012).

### **Utilização de pontos de ocorrência e modelagem da distribuição das espécies**

A utilização da técnica de modelagem da distribuição das espécies (SDM) tem sido descrita como uma ferramenta inovadora no estudo de padrões de distribuição das espécies, mas são poucos os trabalhos que utilizam essa ferramenta com a finalidade de explorar os

padrões de congruência das espécies (Escalante *et al.*, 2007; 2009; Young *et al.*, 2009; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2013). Em contraste com as análises que utilizam somente pontos de ocorrência das espécies, o uso dos modelos de distribuição fundamenta-se na ideia de que os modelos podem gerar uma abordagem mais robusta sobre a distribuição das espécies (Pearson *et al.*, 2006). Dessa forma, para espécies cuja distribuição observada (pontos de ocorrência) é insuficiente, ou seja, não existe um esforço de amostragem expressivo para o grupo, esse tipo de ferramenta pode minimizar eventuais lacunas na distribuição conhecida das espécies (Escalante *et al.*, 2007).

Os resultados obtidos nesse trabalho sugerem algo diferente do que foi anteriormente proposto por Escalante *et al.* (2009), pois demonstra que o número de áreas de endemismo reveladas decresce em relação aos resultados obtidos somente com a utilização dos pontos de ocorrência. Isso sugere que o conhecimento a respeito do grupo estudado tem grande influência na escolha do formato dos dados selecionados para a realização das análises (Casagrande *et al.*, 2012).

As aves representam um dos grupos com o maior esforço de amostragem dentre os vertebrados (Guzzi, 2004). Tal esforço pode ter proporcionado um conhecimento suficiente sobre a distribuição das espécies, de forma que a implementação de uma técnica de modelagem não trouxesse novas áreas quanto também pudesse extrapolar a ocorrência das espécies. É possível sugerir, a partir dos resultados obtidos, que quando alcançado um determinado nível de conhecimento sobre a distribuição real das espécies, a utilização de modelos de distribuição poderia criar demasiadas extrapolações da distribuição, alterando os resultados obtidos nos dois métodos utilizados. Para o método hierárquico, esse erro por comissão na distribuição pode transformar um caractere (espécie) em homoplasia, enquanto na Análise de Endemicidade pelo NDM a espécie pode perder substancialmente seu valor de endemicidade (devido ao não ajuste à área) até o ponto da área não apresentar a ocorrência mínima de dois táxons e chegar a ser negligenciada pela análise.

No entanto, é importante avaliar novas abordagens com a utilização dos modelos de distribuição de espécies, principalmente no que diz respeito aos critérios utilizados para a confecção dos mapas binários de presença e ausência.

## **CONCLUSÃO**

A delimitação de quatro principais padrões de distribuição das aves endêmicas do Cerrado pode contribuir tanto para a conservação do grupo quanto para o esclarecimento de

padrões de distribuição, possibilitando a proposição de processos de diversificação do grupo. É importante considerar que a falta de datação molecular para todas as espécies compromete, de certa forma, a identificação dos processos geradores de padrão. Nesse sentido, um dos principais desafios futuros para o entendimento desses processos é o estabelecimento do tempo de divergência para as espécies do Cerrado.

Mesmo que o presente trabalho tenha encontrado melhores resultados para a Análise de Endemicidade do que para a Análise Parcimoniosa de Endemicidade, ainda continuam escassas as comparações sobre a performance dos diferentes métodos nesse tipo de estudo biogeográfico. Sugerimos, desta forma, que novos trabalhos devam ser feitos com a utilização de múltiplas abordagens espaciais e metodológicas. Da mesma forma, ainda mais escassos são os trabalhos que utilizam técnicas de modelagem da distribuição potencial sendo assim consideramos que mais trabalhos utilizando técnicas em diferentes métodos com a finalidade de identificar as áreas de endemismo devam ser realizados com o intuito de fornecer melhores conclusões sobre sua utilização. Futuros trabalhos que incorporem todos os aspectos citados anteriormente devem ser realizados de forma a elucidar padrões e processos biogeográficos no Cerrado.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aagesen, L., Bena, M.J., Nomdedeu, S., Panizza, A., López R.P. & Zuloaga, F.O. (2012). *Darwiniana*, **50**, 218-251.
- Aagesen, L., Szumik, C. A., Zuloaga, F. O. & Morrone, O. (2009). Quantitative biogeography in the South America highlands – recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics*, **25**, 295-310.
- Aagesen, L., Szumik, C. & Goloboff, P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **40**, 2011-2016.
- Anderson, S. (1994). Area and endemism. *Quarterly Review of Biology*, 451-471.
- Andrade, M., Bastos, D. & Giarrizzo, T. (2012). *Astyanax argyrimarginatus* Garutti, 1999 (Characiformes: Characidae): First Xingu basin distribution record and geographic distribution map. *CheckList*, **8**.
- Arias, J.S., Casagrande, M.D. & Diaz, J.M.G. (2010). A comparison of NDM and PAE using real data. *Cladistics*, **26**, 204.
- Bock, B. C., Paez, V. P. & White, M. M. (2001). Genetic population structure of two threatened South American river turtle species, *Podocnemis expansa* and *Podocnemis unifilis*. *Chelonian Conservation and Biology*, **4**, 47-52.
- Brandão, R. A., Colli, G. R., Peres Jr, A. K. & Abreu, T. L. (2003). Two new records of *Pseudis tocantins* Caramaschi and Cruz 1998 (Anura, Pseudidae) in central Brazil. *Phyllomedusa*, **2**, 69-70.
- Buerki, S., Forest, F., Alvarez, N., Nylander, J.A.A., Arrigo, N. & Sanmartin, I. (2011). An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: a case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. *Journal of Biogeography*, **38**, 531–550.
- Carine, M. A., Humphries, C.J., Guma, I.R., Reyes-Betancort, J.A. & Santos Guerra, A. (2008). Areas and algorithms: evaluating numerical approaches for the delimitation of areas of endemism in the Canary Islands archipelago. *Journal of Biogeography*, **36**, 593-611.
- Casagrande, D.M., Taher, L. & Szumik, C.A. (2012). Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, **28**, 645-654.



- Casazza, G. & Minuto, L. (2009). A critical evaluation of different methods for the determination of areas of endemism and biotic elements: an Alpine study. *Journal of Biogeography*, **36**, 2056–2065.
- Coutinho, L. M. (1978). O conceito de cerrado. *Revista brasileira de Botânica*, **1**, 17-23.
- Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological monographs*, 49-84.
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. & Monro, A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, **28**, 183–198.
- DaSilva, M. B. (2011). Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? *Revista da Biologia*, **Volume Especial**, 12-17.
- Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Aleixo, A. & Brumfield, R. T. (2011). Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (aves: furnariidae). *Evolution*, **65**, 2973-2986.
- Develey, P. & Pongiluppi, T. (2010). Impactos Potenciais na avifauna decorrentes das alterações propostas para o Código Florestal Brasileiro. *Biota Neotropica*, **10**, 43-45.
- Donoghue, M. J. & Moore, B. R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 261-270.
- Eastman, J. R. (2011) IDRISI Selva - Guide to GIS and Image Processing. Worcester, MA, Clark Labs - Clark University: 284p.
- Eiten, G. (1972). The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Elith, J. & Graham, C.H. (2009). Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, **32**, 66-77.
- Escalante, T., Sanchez-Cordero, V., Morrone, J.J. & Linaje, M. (2007). Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: a case study using species' ecological niche modeling, parsimony analysis of endemism and Goloboff fit. *Interciencia*, **32**, 151– 159.
- Escalante, T., Szumik, C. A & Morrone, J.J. (2009). Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**, 468-478.
- ESRI. (2008). ArcGIS 9.3.1. Environmental Systems Research Institute, Inc., New York.
- Freitas, G. H., Chaves, A. V., Costa, L. M., Santos, F. R. & Rodrigues, M. (2012). A new species of *Cinclodes* from the Espinhaço Range, southeastern Brazil: insights into the biogeographical history of the South American highlands. *Ibis*, **154**, 738-755.

- Goloboff, P.A. (1999). NONA (No Name) ver. 2. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P.A. (2012). NDM/VNDM. Programs for identification of areas of endemism. Program and documentation. Available at: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism/>
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774–786.
- Gonçalves, P.R., Myers, P., Vilela, J.F. & Oliveira, J.A. (2007). Systematics of species of the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern Brazil and implications for the biogeography of the campos de altitude. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, **197**, 1-24.
- Guzzi, A. (2004). Levantamento destaca importância de fragmentos remanescentes de vegetação. *Revista Univerciência*, **3**, 9-44.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994). Areas of endemismo: Definition and Recognition Criteria. *Systematic Biology*, **43**, 261-266.
- Hausdorf, B. (2002). Units in biogeography. *Systematic Zoology*, **51**, 648–652.
- Hijmans, R. J., Cameron S. & Parra, J. (2005). WorldClim v. 1.3. University of California, Berkeley (<http://www.worldclim.org>).
- Hijmans, R.J. (2013). Raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.1-49.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. & Elith, J. (2013). Species distribution modeling. R package version 0.8-17.
- Huang, X. L., Qiao, G. X. & Lei, F. M. (2010). Use of parsimony analysis to identify areas of endemism of Chinese birds: implications for conservation and biogeography. *International journal of molecular sciences*, **11**, 2097-2108.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*. **19**, 707–713.
- Lopes, L. E. (2008). The range of the curl-crestedjay: lessons for evaluating bird endemismo in the South American Cerrado. *Diversity and Distributions*, **14**, 561-568.
- Lopes, L. E. (2009). Taxonomia, biogeografia e conservação das aves endêmicas do Cerrado. Tese – Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte – MG.
- Marimon, B. S. & Lima, E. D. S. (2001). Caracterização fitofisionômica e levantamento florístico preliminar no pantanal dos rios Mortes-Araguaia, Cocalinho, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **15**, 213-229.

- Moreira, L. A., Fenolio, D. B., Silva, H. L. R. & Silva Jr, N. J. D. (2009). A preliminary list of the Herpetofauna from termite mounds of the cerrado in the Upper Tocantins river valley. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **49**, 183-189.
- Morrone, J.J. (1994). On the indentification of Areas of Endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438-441.
- Newbold, T. (2010). Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography*, **34**, 3-22.
- Nimer, E. (1979). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: IBGE
- Nogueira, C., Buckup, P.A., Menezes, N.A., Oyakawa, O.T., Kasecker, T.P., Neto, M.B.R. & da Silva, J.M.C. (2010). Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *PLoS ONE*, **5**, 1-10.
- Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2011). Vicariance and endemism in a Netropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, **38**, 1907-1922.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Campbell, J. A. & Flores-Villela, O. A. (2013). Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? *Biological Journal of the Linnean Society*, **111**, 305-316.
- Olmos, F., Martuscelli, P. & Silva e Silva, R. (1997). Distribution and dry-season ecology of Pfrimer's Conure *Pyrrhura pfrimeri*, with a reappraisal of Brazilian "Pyrrhura leucotis". *Ornitologia Neotropical*, **8**, 121-132.
- Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martinez - Meyer, E., Brotons, L., McClean, C. & Lees, D. C. (2006). Model - based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, **33**, 1704-1711.
- Pebesma, E. & Bivand, R. (2013). *Class and methods for spatial data*. R package version 1.0-13.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rocha, R. G., Ferreira, E., Costa, B., Martins, I., Leite, Y. L., Costa, L. P., Fonseca, C. (2011). Small mammals of the mid-Araguaia River in central Brazil, with the description of a new species of climbing rat. *Zootaxa*, **2789**, 1-34.

- Rosen, B.R. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions (ed. by A.A. Myers and P.S. Gillers), pp. 437–481. Chapman & Hall, London.
- Sigrist, M.S. & Carvalho, C.J.B. (2008). Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, **8**, 33-42.
- Silva, J. M. C. & Oren, D. C. (1992). Notes on *Knipolegus franciscanus* Sneath 1928 (Aves: Tyrannidae), an endemic of central Brazilian dry forests. *Goeldiana Zoologia*, **16**, 9.
- Silva, J.M.C. (1995a). Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia*, **21**, 69-92.
- Silva, J.M.C. (1995b). Biogeography analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia*, **21**, 49-67.
- Silva, J.M.C. (1997). Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 435-450.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, **52**, 225–233.
- Silva, J.M.C., Souza, M.C. & Castelletti, C.H.M. (2004). Areas of Endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 85-92.
- Stockwell, D.B.R. & Peters, D. (1999). The GARP modeling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Science*, **13**, 143-158.
- Szumik, C., Aagesen, L., Casagrande, D., Arzamendia, V. & Baldo, D. (2012). Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, **28**, 317-329.
- Szumik, C., Cuezco, F., Goloboff, P.A. & Chalup, A. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, **51**, 806–816.
- Szumik, C. & Goloboff, P.A. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology*, **53**, 968–977.
- Urbanek, S. (2013). Low-level R to Java interface. R package version 0.9-4.
- Vasconcelos, M. D. (2008). Mountaintop endemism in eastern Brazil: why some bird species from campos rupestres of the Espinhaço Range are not endemic to the Cerrado region. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **16**, 348-362.

- Vasconcelos, M. F. (1999). Natural history notes and conservation of two species endemic to the Espinhaço Range, Brazil: Hyacinth Visorbearer *Augastes scutatus* and Grey-backed Tachuri *Polystictus superciliaris*. *Cotinga*, **11**, 75-78.
- Vasconcelos, M. F. D. & Rodrigues, M. (2010). Patterns of geographic distribution and conservation of the open-habitat avifauna of southeastern Brazilian mountaintops (campos rupestres and campos de altitude). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **50**, 1-29.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites, J.W. & Costa, G.C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695–1706.
- Young, B. E., Franke, I., Hernandez, P. A., Herzog, S. K., Paniagua, L., Tovar, C. & Valqui, T. (2009). Using spatial models to predict areas of endemism and gaps in the protection of Andean slope birds. *The Auk*, **126**, 554-565.

## **Capítulo 2**

# **CONEXÕES BIOGEOGRÁFICAS DO QUATERNÁRIO ENTRE AS SAVANAS SUL AMERICANAS**

## RESUMO EXPANDIDO

### INTRODUÇÃO

As flutuações climáticas representam um dos fatores capazes de afetar a distribuição das espécies, sendo uma das principais forças determinantes de padrões biogeográficos em múltiplas escalas (Crisci *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2011). Para analisar a influência de fatores climáticos na distribuição das espécies podemos utilizar os modelos de distribuição das espécies (SDM – *species distribution models*). Os SDM têm sido amplamente utilizados em estudos de ecologia e evolução devido à sua capacidade de avaliar a distribuição das espécies de uma maneira fácil, pois são utilizados somente dados de ocorrência real, associados às variáveis bioclimáticas (Elith & Leathwick, 2009; Araújo *et al.*, 2011; Melaney & Cook, 2013).

Os SDM quando utilizados para avaliar a distribuição das espécies no passado, ou paleodistribuição, possibilitam estudos a respeito da dinâmica da paisagem e distribuição das espécies em um passado recente (Svenning *et al.*, 2011). No entanto, é importante considerar que esse tipo de abordagem possui graves deficiências, como por exemplo, a negligência das interações das espécies e a premissa de um nicho estável durante todo o tempo estudado (Svenning *et al.*, 2011). Desta forma, é importante considerar as limitações desse método.

As projeções climáticas sobre a distribuição das espécies podem contribuir no esclarecimento de processos ocorridos no passado, como por exemplo, a existência de corredores climáticos durante as flutuações do Quaternário, onde desde 120 mil anos antes do presente o planeta pode ter experimentado um ciclo de queda e elevação da temperatura (Otto-Bliesner *et al.*, 2006). As savanas da América do Sul estão entre as regiões afetadas por tais flutuações.

As savanas ocupam 250 milhões de hectares (Mha) na América do Sul e têm sua principal distribuição localizada no Brasil (200Mha – 80%) (Fisher *et al.*, 1994). No entanto, a formação ocorre de forma disjunta no continente, podendo ser dividida em dois principais blocos, sendo eles: o bloco norte da América do Sul (formado pelos Llanos (Venezuela), e Roraima, Parú, Monte Alegre, Amapá, Marajó (Brasil)) e o bloco de savanas do sul da América do Sul (formado pelo Cerrado e Pantanal (Brasil) e Llanos de Mojos (Bolívia)) (Silva & Bates, 2002).

A partir do conhecimento sobre as flutuações climáticas ocorridas no quaternário, acredita-se que as savanas tenham sido afetadas por sucessivos eventos de expansão e contração. Dessa forma, em altas temperaturas ocorridas durante o último interglacial (~120.000 anos – Ka), em condição semelhante ao experimentado no presente, acredita-se que as savanas tenham sofrido contrações e as florestas tenham sofrido expansões. Contrariamente, no último máximo glacial (~21Ka) houve queda das temperaturas e acredita-se que neste período pode ter havido uma significativa retração das florestas e expansão das savanas (Mayle *et al.*, 2000).

Tais eventos de expansão das savanas, ocorridos durante o último máximo glacial, podem ter gerado áreas climaticamente adequadas para a ocorrência de populações de espécies de aves de áreas abertas entre as savanas do norte e do sul da América do Sul (Bush & Silman, 2004). Tal hipótese foi primeiramente proposta por Sarmiento (1983), que baseou-se principalmente na similaridade dos ambientes e das biotas dos blocos do sul e do norte da América do Sul.

Utilizando a distribuição das aves associadas às vegetações abertas do Cerrado (campo limpo, sujo, cerrado e cerrado *sensu stricto*), Silva (1995) e Silva e Bates (2002) apontaram a ocorrência de dois principais corredores capazes de conectar as distribuições das aves das savanas Sul Americanas, localizados nas regiões dos Andes e da Costa Atlântica. No entanto, é importante ressaltar que dados utilizando somente a distribuição observada do grupo podem levar a conclusões inapropriadas, já que os dados podem subestimar a real distribuição das espécies (Elith *et al.*, 2006).

Dessa forma, este capítulo intitulado “*Biogeographic quaternary connections between South American savanas*” (Anexo 1), buscou (1) identificar potenciais corredores climáticos capazes de conectar os blocos de savana do norte e sul da América do Sul durante o último ciclo climático do quaternário à partir da distribuição das espécies de aves e (2) explorar a mudança dos padrões de riqueza das espécies restritas ao Cerrado no mesmo período.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

Para as análises foram selecionadas 28 espécies de aves restritas às vegetações abertas, seguindo a classificação proposta por Silva (1995) e Sick (1997). Para o primeiro objetivo foram utilizadas apenas 10 espécies que apresentam distribuição disjunta entre as savanas do norte e do sul da América do Sul, enquanto que para o segundo objetivo foram



analisadas as demais espécies (18) restritas ao Cerrado. O primeiro grupo foi chamado de grupo de distribuição ampla, enquanto o segundo grupo foi denominado de distribuição restrita para facilitar a referência às espécies neste trabalho. Foram coletados dados georreferenciados de todas as espécies a partir de consultas às bases GBIF (Global Biodiversity Information Facility) e SpeciesLink. No caso do grupo de distribuição restrita, foi realizada uma extensa revisão da literatura especializada em busca de registros de ocorrências das espécies consideradas.

Os mapas de distribuição das espécies foram obtidos a partir da modelagem da distribuição das espécies, confeccionados com ajuda do algoritmo Maxent (Phillips *et al.*, 2006). As distribuições das espécies foram projetadas para o último interglacial e último máximo glacial com o uso das variáveis obtidas a partir do projeto PMIP2 e Otto-Bliesner *et al.* (2008), respectivamente. As variáveis utilizadas para o período presente foram obtidas da base de dados do Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005a). Todas as variáveis foram utilizadas na resolução de 2.5 arc minutos (aproximadamente 5km) e foram submetidas a uma análise de correlação evitando a saturação dos modelos. Após essa seleção, foram utilizadas 10 variáveis para a confecção dos modelos (Apêndice 1 – Tab. 1). Todas as análises foram realizadas no programa R 3.0.1 (R Development Core Team).

Para o segundo objetivo, foi realizada uma análise da variação temporal do mapa de riqueza das espécies restritas. O mapa de riqueza foi confeccionado a partir da soma dos modelos de distribuição das espécies em cada projeção analisada. Para a obtenção do mapa de riqueza foi necessária a conversão dos mapas de distribuição em mapas binários de presença (1) e ausência (0), utilizando para isso o valor de presença mínima das ocorrências. A comparação dos mapas de riqueza foi obtida a partir da função SIGDiff disponível no pacote SDMTools (VanDerWal *et al.*, 2011) no programa R 3.0.1 (R Development Core Team).

## **RESULTADOS**

Os modelos de distribuição das espécies variaram pouco no desempenho entre os dois grupos, onde grupo de espécies restritas apresentou uma média de valores de AUC maiores (0,971) do que o grupo de espécies amplamente distribuídas (0,922). A contribuição das variáveis para os modelos também diferiu entre as variáveis bioclimáticas utilizadas, destacando-se as variáveis BIO 4, BIO 5, BIO 16 e BIO 19, essas contribuíram mais para as

análises do que as demais (Apêndice 1 – Tab. 2). Os modelos também mostraram diferenças significativas entre as projeções para todas as espécies, ocorrendo uma perda significativa de adequabilidade na análise par a par entre o LGM e o Presente (Apêndice 1 – Fig. 1).

Diferentes conexões entre as savanas do bloco norte e sul da América do Sul foram observadas a partir dos modelos das espécies amplamente distribuídas. Faixas de adequabilidade climática puderam ser observadas na região Andina, na Costa Atlântica, na porção central da Amazônia, bem como uma inédita conexão observada seguindo o curso do rio Madeira (Apêndice 1 – Fig 2 e 3). Foi possível notar para a porção central e para o Vale do rio Madeira, a formação de blocos apresentando adequabilidade climática, sugerindo possíveis movimentos das populações por *stepping stone*.

Acompanhando a mudança temporal da adequabilidade ambiental para as espécies amplamente distribuídas, foi observado um aumento significativo da riqueza em algumas regiões do Cerrado durante o último máximo glacial, de acordo com o mapa de riqueza das espécies de distribuição restrita (Apêndice 1 – Fig. 4,5).

## DISCUSSÃO

Os modelos de distribuição das espécies são capazes de fornecer em alta resolução predições sobre o passado da distribuição dos organismos, permitindo testar cenários biogeográficos e evolutivos (Lomolino *et al.*, 2010; Svenning *et al.*, 2011). Dessa forma, observamos diferentes conexões entre os blocos de savanas do norte e do sul da América do Sul.

Baseando-se nos resultados obtidos, foi possível concluir que as espécies que possuem distribuição atual disjunta nos blocos de savana norte e sul da América do Sul, puderam ter sua distribuição inteiramente conectada por meio da ocorrência de diversos corredores. Em alguns casos, tais espécies poderiam ter experimentado conexões em mais de três três corredores concomitantemente. Dessa forma podemos apoiar a ideia de que essas conexões não foram mutuamente exclusivas (Werneck *et al.*, 2012).

Nossos resultados corroboram a proposta de que a região dos Andes e Costa Atlântica tenham mantidos ambientes adequados para a existência das espécies de aves de vegetações abertas. No entanto, mesmo que o corredor central da Amazônia tenha sido refutado por outros trabalhos que analisaram a distribuição das espécies ou de biomas (Silva, 1995; Werneck *et al.*, 2012), encontramos fragmentos (ou manchas de adequabilidade climática)

com áreas propícias para a existência de diversas espécies de aves de vegetações abertas nessa região. Dessa forma, pode ter ocorrido uma movimentação por *stepping stone* nessa região. Tal movimentação já foi anteriormente sugerida por Silva e Bates (2002) ao referirem-se ao corredor da Costa Atlântica.

É importante considerar que este estudo aponta pela primeira vez a existência de uma faixa com fragmentos climaticamente adequados ao longo do curso do rio Madeira (Anexo 1 - Fig.2a), sugerindo que a mesma movimentação por *stepping stone*, descrita acima, possa ter ocorrido nessa região. Adicionalmente, isso sugere que outras áreas que permaneceram inexploradas podem ter conectado os blocos de savana da América do Sul, servindo de incentivo para a busca a partir da distribuição de outros grupos.

O clima também pode afetar o tamanho de populações e a distribuição das espécies no decorrer do tempo (Walther *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003). De acordo com Peterson *et al.* (2002), em mapas de riqueza não são comumente observados grandes impactos na superfície de ocorrência das espécies, sendo mais comum observarmos mudanças na composição da comunidade. Tal mudança pode ser claramente observada nos mapas que apresentam a riqueza das aves restritas ao Cerrado no último interglacial, onde o bioma experimentou grande decréscimo de riqueza em algumas áreas (Anexo 1 – Fig.4).

A mudança das comunidades pode levar a várias implicações, como por exemplo perda de superfície de adequabilidade em algumas localidades, acarretando em alguns casos em desconexões de populações e, conseqüentemente, em quebra de fluxo gênico. (Gugger *et al.*, 2013). A formação de uma barreira climática pode interferir na manutenção genética das populações, levando em alguns casos extremos à extinção (Pauls *et al.*, 2013).

É importante dedicar uma especial atenção às espécies de distribuição restrita já que essas são mais fortemente afetadas pela mudança climática, tanto por apresentarem menor tamanho efetivo da população, quanto por demonstrarem menor diversidade genética (Hering *et al.*, 2009; Morueta-Holme *et al.*, 2010; Pauls *et al.*, 2013). Esforços para a conservação devem ser direcionados para as áreas que apresentam acentuada perda de riqueza com as flutuações climáticas, evitando assim a perda de populações ou extinção de alguns grupos.

Mais trabalhos buscando entender a dinâmica da distribuição das espécies face às mudanças climáticas são necessários para que possamos compreender futuras alterações da paisagem a fim de minimizar a perda de espécies por esses fatores. Trabalhos com o objetivo de entender os fluxos gênicos entre as populações devem ser apoiados, tanto pela capacidade de explicar conexões existentes no passado quanto correlacionar a perda de adequabilidade com a quebra do fluxo gênico.

## REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & Thuiller, W. (2011). Climate change threatens European conservation areas. *Ecology letters*, **14**, 484-492.
- Bush, M. & Silman, M.R. (2004). Observations on Late Pleistocene cooling and precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of Quaternary Science*, **19**, 677-684.
- Crisci, J.V., Sala, O.E., Katinas, L. & Posadas, P. (2006). Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, **19**, 1-10.
- 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.
- Elith, J., Ghaman, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species distribution from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Thomas, R. J. & Vera, R. R. (1994). Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature*, **371**, 236-238.
- Gugger, P. F., Ikegami, M. & Sork, V. L. (2013). Influence of late Quaternary climate change on present patterns of genetic variation in valley oak, *Quercus lobata* Née. *Molecular ecology*, **22**, 3598-3612.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. & Parra, J. (2005). WorldClim v. 1.3. University of California, Berkeley (<http://www.worldclim.org>).
- Liu, J. X., Tatarenkov, A., Beacham, T. D., Gorbachev, V., Wildes, S. & Avise, J. C. (2011). Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Molecular ecology*, **20**, 3879-3893.
- Malaney, J. L. & Cook, J. A. (2013). Using biogeographical history to inform conservation: the case of Preble's meadow jumping mouse. *Molecular ecology*, **22**, 6000-6017.
- Mayle, F. E., Burbridge, R. & Killeen, T. J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, **290**, 2291-2294.
- Morueta-Holme, N., Fløjgaard, C. & Svenning, J. C. (2010). Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species. *PLoS ONE*, **5**, e10360.

- Otto-Bliesner, B.L., Marshall, S.J., Overpeck, J.T., Miller, G.H. & Hu, A. (2006). Simulating Arctic climate warm than ice field retreat in the Last Interglaciation. *Science*, **311**, 1751–1753.
- Pauls, S.U., Nowak, C., Bálint, M. & Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, **22**, 925-946.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H. & Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Sarmiento, G. (1983). Pleistocene forest refuges in the Amazon: Evaluation of the Biostratigraphical, Litostratigraphical, and geomorphological data – *Annales Zoologici Fennici*, **24**, 203-211.
- Sick, H. (1997). Ornitologia Brasileira. 2 ed. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira. 921p.
- Silva, J. M. C. (1995). Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia*, **21**, 69-92.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, **52**, 225–233.
- Svenning, J., Fløjgaard, C., Marske, K.A. & Nogués-Bravo, D. (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 21–22.
- VanDerWal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L. P. & Storlie, C. (2011). SDMTTools: Species distribution modelling tools: Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises. R package version.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J.M, Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites, J.W. & Costa, G.C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695–1706.



**APÊNDICE 1**

**Artigo**

**BIOGEOGRAPHIC QUATERNARY CONNECTIONS BETWEEN SOUTH  
AMERICAN SAVANAS**

# BIOGEOGRAPHIC QUATERNARY CONNECTIONS BETWEEN SOUTH AMERICAN SAVANAS

Vivian Ribeiro<sup>1</sup>, Fernanda Pinho Werneck<sup>2</sup> & Ricardo Bomfim Machado<sup>1</sup>

1 Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, CEP 70910-900. Brasília, DF. Brazil.

Corresponding Author: [vivian.ribeiro.bio@gmail.com](mailto:vivian.ribeiro.bio@gmail.com)

2 Programa de Coleções e Acervos Científicos, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia,

CEP 69060-000. Manaus, Amazonas. Brazil.



## **ABSTRACT**

Savannas located in the Southern and Northern South America might be connected and disconnect many times during the Quaternary climate fluctuations as suggested by several authors. In order to test such hypothesis, we used niche models of 18 bird species associated to the Cerrado to compare the distribution patterns for the Last Interglacial (120000 y.b.p.), Last Glacial Maximum (21000 y.b.p.) and the present. Our results seem to corroborate current hypotheses for connections between Northern and Southern Savannas through three hypothetical corridors: one along the Andes, along de Atlantic Coast and other through Central Amazonia. Nevertheless, our results also suggest the existence of a fourth plausible corridor, located along the Madeira River, crossing the Amazonina on the Southwestern-Northeast direction. Additionally, we analyzed the dynamics of the richness of restricted species of the Cerrado revealing large turnover of species across the biome.

**Keywords: SDM; South American; Savanna; Cerrado; Bird**

## INTRODUCTION

The study of complexity of the species' distributional patterns across space and time is the main focus of Biogeography. Some observed patterns are strongly related to factors occurring in recent time than with large spatial and temporal factors (Crisci *et al.*, 2006). Climatic fluctuations represent one of the main factors that occur at different time-scales and might affect species distribution, acting potentially as a determinant force on biogeographic patterns at multiple spatial scales (Pearson & Dawson, 2003; Crisci *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2011).

In order to explore the biogeographic patterns and understand processes that have contributed to their formation different methods have been proposed, being strongest those based on genetic divergence within populations, e.g. the Dispersal and Extinction Models-DEC (Ree & Smith, 2007). However, the application of such methods usually requires molecular data of studied populations, which is a more expansive method than those based on species distribution models (SDM).

SDM can be defined as models that relate the distribution of species to environmental information and/or ecological characteristics, allowing the prediction of the species occurrence in the landscape (Elith & Leathwick 2009). SDM's have been widely used in studies of ecology and evolution and represent an important tool for conservation plans and biodiversity management (Pearson *et al.*, 2007; Araujo *et al.*, 2011; Malaney and Cook, 2013), for the prediction of invasion by exotic species (Smolik *et al.*, 2010;. Bidinger *et al.*, 2012) or for studies of genetic differentiation or/and historical distribution (Carnaval & Moritz, 2008; Thome *et al.*, 2010).

The study of the distribution of species in the past, also called paleodistribution, has provided information regarding the landscape dynamics and species distribution in the recent past since the species distribution reflects the ecological characteristics (Svenning *et al.*, 2011). The focus of paleodistribution models range from the study of species (Huang & Schaal, 2012; Dantas *et al.*, 2013) to the distribution of biomes (Werneck *et al.*, 2011; 2012), which are suitable to test biogeographic and evolutive scenarios (Svenning *et al.*, 2008;. Werneck *et al.*, 2012;. Poelchau & Hamrick, 2013).

Recently Svenning *et al.* (2011) prepared a review about the contribution of SDM in paleobiology, listing the significant limitations of this approach. The authors listed some major criticisms related with the use of SDM such as non-consideration of biotic species interactions since this approach takes into question only the interactions with the abiotic

environment, and the assumption a niche stability in the course of study. Finally, the authors suggest that more dynamical approaches should be used in order to minimize this problem.

Savannas occupy around 250 million hectares (Mha) in South America and is mostly distributed within Brazil (200 Mha or 80%) (Fischer *et al.*, 1994). However the occurrence of these formations is disjoint and can be divided into two main groups: the savannas of northern South America, formed by the Llanos (Venezuela) and Roraima – Pará, in the Paru - Monte Alegre and Marajó regions – and Amapá (Brazil) and the savannas of southern South America, comprising the Cerrado and Pantanal (Brazil) and Llanos de Mojos (Bolivia) (Silva and Bates, 2002). The vegetation is a mix of extensive herbaceous stratum dominated by a large number of perennial grasses species (Sarmiento, 1992). Savannas occur in a dry and humid tropical climate, in which rainfall varies from 1500 to 2000mm and temperatures from 20 to 26°C, showing a strong seasonality (Sarmiento 1992; Silva & Bates, 2002).

The successive events of expansion and contraction of the savannas in South America during the Pleistocene climatic fluctuations caused profound changes in the geographical distribution of fauna and flora. The high temperatures during the last interglacial period (~120000 y.b.p.) favoured the expansion of forests in South America and consequently a decrease on the distribution of savanna formations (Mayle *et al.*, 2000; Otto-Bliesner *et al.*, 2006). However, more recently, during the last glacial maximum (~21000 y.b.p.), a significant decrease in temperature may have contributed to the expansion of areas of savanna and retraction of forest formations (Mayle *et al.*, 2000). Studies indication the retractions and expansions of the South American savannas that allowed researchers to suggest the hypotheses that corridors should establish a connection between the savannas of southern and northern blocks of South America

Silva and Bates (2002) described in their paper the hypothesis of connection between northern savannas (formed by Llanos, Roraima, Paru, Monte Alegre, Marajó and Amapá) with southern savannas in South American (Cerrado, Pantanal and Llanos de Mojos) via climate corridors. Sarmient (1983) suggested such explanation with bases on the argument of biotic similarities observed in both savanna blocks. The hypothesis of a vicarious event able to separate these formations consists in the disappearance of the possible corridors, occurred during the shrinkage of Amazonian forests, estimated for the Last Glacial Maximum, at 21,000 years ago (Bush & Silman, 2004).

Birds have long been used as an ecological model to investigate the historical diversification and biogeography patterns of South American savannas. Patterns of endemism and distribution of bird species in South American savannas could be more extensively

discussed after the first biogeographical analysis of the birds of Cerrado was conducted by Silva (1995a). Starting from this point, a large number of studies, aimed to characterize the avifauna of the savannas of northern and southern South America, helped to clarify the biogeographic patterns (Silva, 1995b; Silva, 1997; Robbins *et al.*, 2004; Mees, 2000; Santos & Silva, 2007; Aleixo & Poletto 2007; Vasconcelos *et al.*, 2011).

Knowledge about endemism patterns in South American savannas and the effects of climate fluctuations on such patterns is scarce. Recently, studies have investigated the structure of the distribution of birds in the Cerrado. Silva (1997) was the first to propose the existence of areas of endemism for birds, being such areas a result of, as proposed by Morrone (1994), the superposition between two or more taxa. For Silva (1997), there are three main areas of endemism on the Cerrado: one on the Paran River Valley, a second area on Araguaia River Valley and a third on the Espinhao Mountain Chain. These three regions have different vegetation types, being the evergreen tropical forest the main coverage for Araguaia, tropical dry forest for the Paran River and rupestrian savanna for the Espinhao region. Even though Cerrado has a rich avifauna, the few number of areas of endemism in the biome may reflect the low degree of endemism within this group (Klink & Machado, 2005).

Studies in the savanna bird community in northern South America have revealed great similarity between avifaunas from Sipaliwini and Amap and the birds of the Cerrado while the bird community in Roraima present high similarity with the community found in the Llanos (Santos & Silva, 2007). This similarity between compositions in various fragments of savannah supported the initial idea that corridors might have connected these bird communities in some recent time (Silva, 1995).

According to some authors, three main corridors (Andean, Central and Coastal) connected the savanna biota at some period in the past (Haffer 1967, 1974, Webb, 1991) exerting fundamental importance in structure of the biota. According to the hypothesis the Andean corridor connected the savannas of southern South America directly with the Llanos and Roraima through the Andean slopes, the Central corridor connected the northern and southern portions of South America through fragments occurring in Monte Alegre and Paru through a belt of low precipitation and the third corridor connected the northern and southern portions of South America through the savannas of Amap and Marajo via a pathway along the Atlantic coastline (Silva & Bates, 2002).

Considering that the use of presence only data can lead to inappropriate conclusions because this information often provide insufficient data about the real distribution (Elith *et al.*, 2006), here we used species distribution models of endemic bird species to the South

American savannas to evaluate the role of past climate changes on distributional patterns for birds. Specifically we conducted an analysis to: (1) identify potential Quaternary corridors that might have facilitated connections between birds in the northern and central South America savannas and (2) explore the changing patterns of richness of species restricted to the Cerrado during recent climate fluctuations.

## MATERIALS AND METHODS

### Data collection

We selected 28 bird species restricted to open vegetation areas (campo limpo, campo sujo, campo cerrado and cerrado *sensu stricto*) for this study. According to the classification proposed by Sick (1997) the considered species are distributed in 15 different families. We selected the species used to test the corridors hypothesis accordingly to their degree of dependency of open vegetation formations, assuming that any movement between areas should be done by using a savanna corridor.

We classified the bird species into two groups according to their distribution pattern. The first group (restricted-range distributed, hereafter) was composed of species of restricted distribution, as follows: *Alipiopsitta xanthops*, *Cercomacra ferdinandi*, *Charitospiza eucosma*, *Columbina cyanopis*, *Cyanocorax cristatellus*, *Geosittapo eciloptera*, *Melanopareia torquata*, *Knipolegus franciscanus*, *Nothura minor*, *Phyllomyias reiseri*, *Phylloscartes roqueti*, *Porphiospiza caerulescens*, *Poospiza cinerea*, *Pyrrhura pfrimeri*, *Saltatricula atricollis*, *Suiriri islerorum*, *Synallaxis simoni*, and *Taoniscus nanus*, while second the group (broadly distributed, hereafter) group) was composed of species widely distributed: *Columbina squammata*, *Piranga flava*, *Machetornis rixosa*, *Sporophila plumblea*, *Sporophila nigricollis*, *Neothraupis fasciata*, *Cypsnagra hirundinacea*, *Polytmus guainumbi*, *Ammodramus humeralis*, and *Elanus leucurus*.

We obtained occurrence points for the above-mentioned species using the open access platform GBIF (Global Biodiversity Information Facility), which provides geo-referenced data about the biodiversity. Another source was the SpeciesLink platform (<http://splink.cria.org.br/>) that distributes information about the data present in scientific collections. For the group of restricted species we additionally conducted a search on the literature, since these platforms did not provided sufficient points data used for analysis.

We used only georeferenced data or data that provided the description of the locality (e.g. cities or protected areas). In cases where the occurrences were not georeferenced but the information brought a point of easy detection, we use maps from Google Earth in order to detect the most likely occurrence of the species (i.e. vegetation types and distance to urban centers) areas. Considering the weaknesses of the databases (Newbold, 2010), all the points were plotted individually for each species and filtered according to specialists maps obtained at Birdlife platform (<http://birdlife.org.br/>).

### **Species Distribution Model – SDM**

The maps were obtained individually for each species and analyzed according to the breadth of the distribution of species. All species were modeled in different time projections: Present - Pres (0 ka) obtained through the Worldclim database (Hijmans *et al.*, 2005a; [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)), Last Glacial Maximum - LGM (21 ka) obtained from PMIP2 (Paleoclimate Modeling Intercomparison Project Phase II) and the Last Interglacial - LIG (~120 ka) obtained from Otto-Bliesner *et al.* (2008). All variables were represented in a spatial resolution of 2.5 arc minutes or approximately 5 km.

The bioclimatic variables were cropped to span most of South America in the spatial limits of 58° Lat S to 12°30' Lat N - 32° to 83° Long W. Subsequently variables were selected according to the correlation between them, so that variables with a correlation equal or higher than to 90% ( $r = 0.9$ ) with other variables were removed from the analysis. At the end, we used 10 bioclimatic variables (Table 1) to perform the analysis.

We used the program MAXENT 3.3.3 (Phillips *et al.*, 2006) to estimate the potential distribution models based on presence-only data. We implemented 10 replications, removing 10% of the points for testing the model, remaining 90% for each model. The images obtained for each species represent the mean of 10 models obtained. All steps related to species distribution models were performed in R 3.0.1 (R Development Core Team 2013) with packages *dismo* (Hijmans *et al.*, 2013), *raster* (Hijmans, 2013), *sp* (Pebesma and Bivand, 2013), and *Rjava* (Urbanek, 2013).

### **Richness of endemic species**

To analyze the temporal variation on the richness of restricted-range species we built a map of these species richness using the sum of species distribution models. Toward this end

we converted the maps into binary values (presence - 1; absence - 0) using for this the minimal presence value of the models.

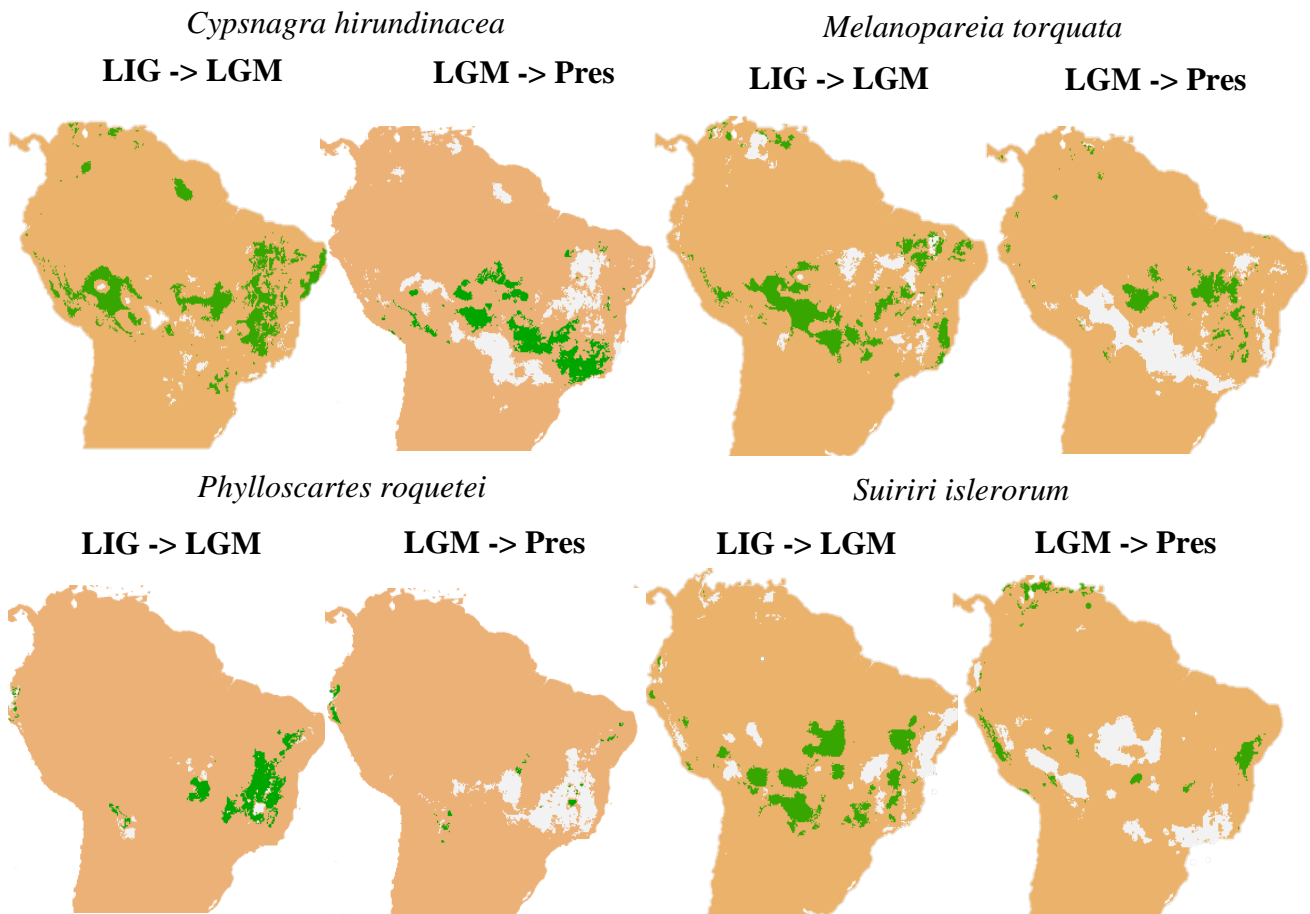
To compare the significant gain or loss of amounts of richness between the different models in a pairwise analysis we use the function SIGDIFF in the SDMTools package (Vanderwal *et al.*, 2011) comparing the mean and the variance between pixel values. Through this analysis it was possible to observe a significant variation in richness between the different projections. In addition to SDMTools package we use the package raster (Hijmans, 2013) using the R software (R Development Core Team 2013)

## RESULTS

### Species distribution modeling – SDM

Species distribution models varied widely among the restricted-range species and the species broadly distributed in South America, especially in the performance of these models. The AUC value, which indicates the performance of the model opposed to a null model, was higher in restricted-range group than in those species broadly distribution. The first group showed AUC value of approximately 0.971 while the broadly distributed group showed lower values than the first, approximately 0.922 (Table 2). This level of AUC is considered good to excellent according to Lobo *et al.* (2008). There were no major differences in the contributions of bioclimatic variables to the model when compared between the two groups of species and time projection; however it was possible to observe that the variables BIO 4, BIO 5, BIO 16 and BIO 19 contributed the most in analyzes than the others variables (Table 2).

The models showed significant changes between the time projections in all species (Appendix S1, Figure S1;S2). It was possible to observe in species, such as *Cypsnagra hirundinacea*, *Melanopareia torquata*, *Phylloscartes roquettei* and *Suiriri islerorum* that there was a significant loss of suitability from LGM to the present. Similarly, we could see that when we advanced from the LIG to LGM it was possible to note a general increase in suitability (Fig. 1). This result showed that LGM experienced better climate conditions among the analyzed temporal projections.

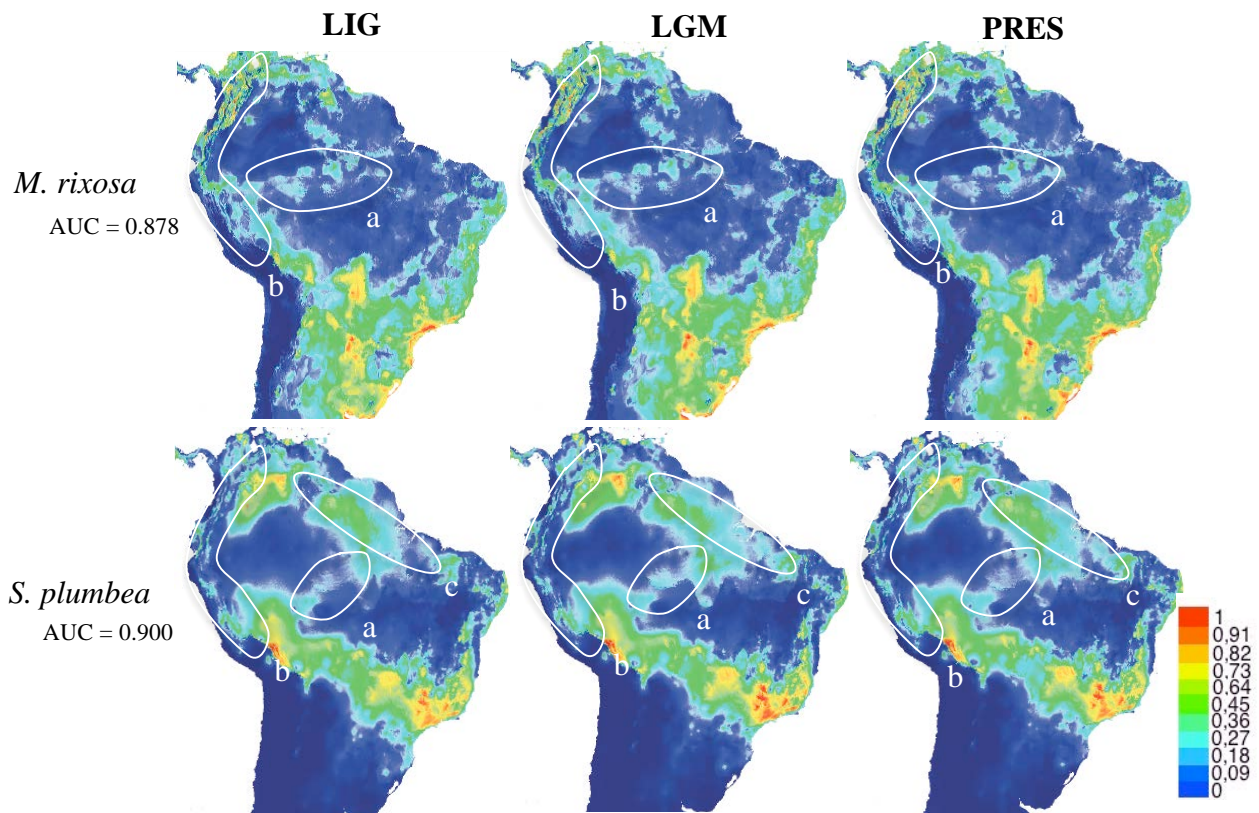


**Figure 1** – Pairwise analysis showing significant difference between temporal regions of the projections (Pres - 0ka; LGM - 21ka, LIG - 120ka) within species. Areas in green indicate significant increase in environmental suitability; white areas indicate significant loss of environmental suitability, areas in orange showed no significant changes in environmental suitability or area with no species occurrence

### **Climate connections between the South American savannas**

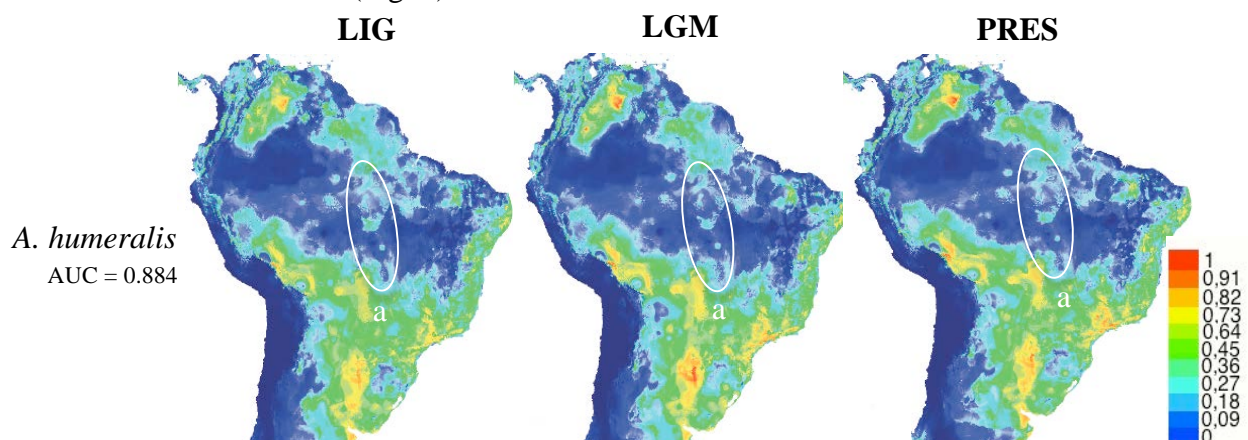
Distribution models for broadly distributed species group revealed high climatic suitability in the regions suggested as corridors between the savannas of northern and southern South America. The presence of a high climatic suitability across the region suggested as Andean corridor (Fig. 2, letter ‘b’) was maintained in all broadly distributed species of this group (Appendix S1, Fig S2), additionally revealing some species in a wide range of environmental suitability in the Atlantic Coast region (Fig 2). The existence of blocks of average climatic suitability (~ 0.40) following the Madeira River suggests that some fragments may have served as stepping-stones for the movement of these birds among the savannas of northern and southern South America (Fig. 2, letter ‘a’).





**Figure 2** – Distribution models for *Machetornis rixosa* and *Sporophila plumbea* during LIG, LGM and PRES. The letter ‘a’ shows a potential corridor along the Madeira River. The letter ‘b’ indicates the location of the Andean corridor. The letter ‘c’ indicates the location of the Atlantica coastal corridor.

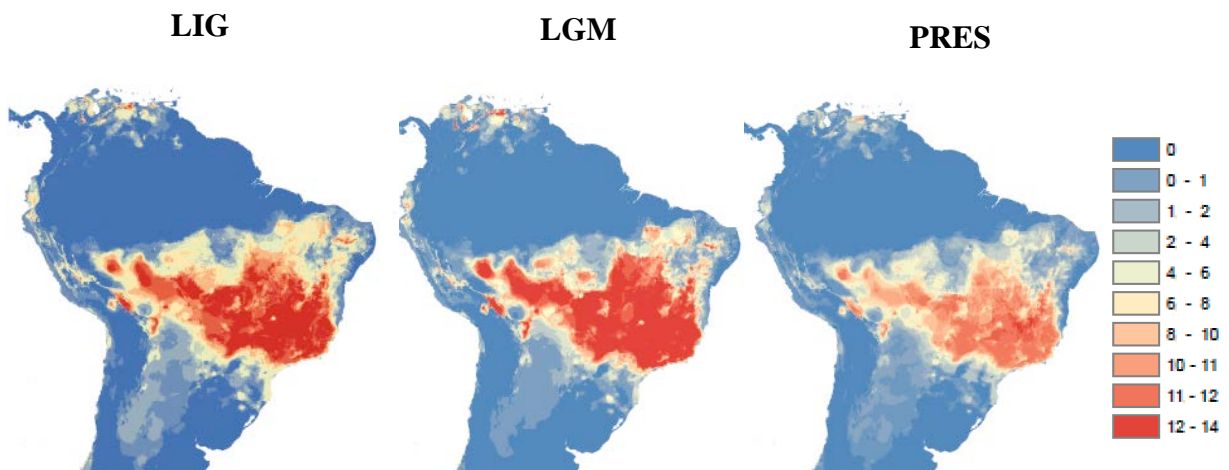
Similarly to observed in the Madeira River was possible to observe the formation of fragments showing median climatic suitability (0.36 - 0.64) as suggested by the occurrence of a central corridor in the Amazon region. The formation of these blocks have suggested the possibility of movement by stepping-stones as well as the observed in the species *Ammodramus humeralis* (Fig. 3).



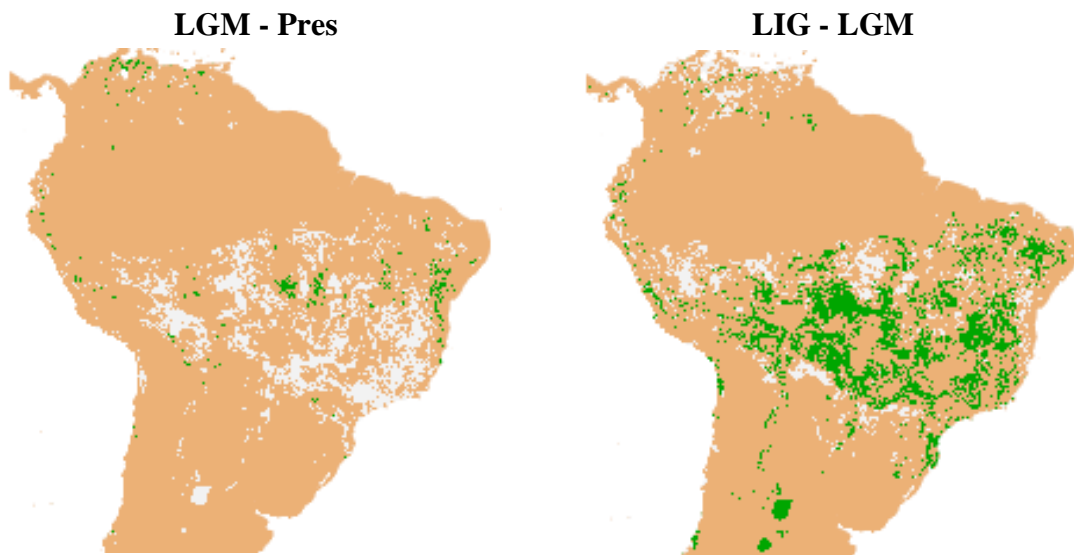
**Figure 3** – Distribution models for *Ammodramus humeralis* during LIG, LGM and PRES. The letter ‘a’ indicates the region suggested for the location of the Amazon central corridor.

## Richness of endemic species and climatic fluctuation

The richness map for the restricted-range species showed large variation between temporal projections analyzed, where it is possible to note that both suitability and richness varies temporally (Fig. 4). Following the same pattern observed for the values of climatic suitability, species richness of restricted distribution birds also shows higher values during the LGM than that observed in the present and interglacial (Fig. 5).



**Figure 4** – Richness map of restricted-range species in the Cerrado for Pres (0ka) LGM (21ka) and LIG (120ka).



**Figure 5** - Pairwise analysis of significant difference in species richness between the temporal projections (LGM-21ka/Pres-0ka; LGM-21ka/ LIG-120ka). Areas in green indicate significant increase in the restricted-range species richness. White areas indicate significant loss in restricted-range species richness and areas in orange showed no significant changes in number of species or areas with no occurrence species.

## DISCUSSION

### Connections between South American savannas

The species distribution models are able to offer high-resolution predictions about the past of the organisms distribution, allowing tests of evolutionary and biogeographic scenarios ( Svenning *et al.*, 2011.) In an additional approach, paleodistribution models aims to explore the formation of climatic connections between populations, showing that during the climatic fluctuations might have existed periods of biota connection and disconnection (Haffer, 2008). Thus, it becomes possible to understand the processes that led to the current distribution of species and the genetic structure of populations.

Based on our results, the use of different temporal paleodistribution species allowed us to observe climate corridors connecting savannas portions in the and South America blocks. This result suggests that these populations might in some, or various periods, experiencing gene flow between them. We also showed that different portions with suitable climate could have acted in other areas besides the Atlantic coastal region and Andean corridors, but also in others regions such as along the Madeira River.

The species that show potential disjunctive occurrences in at least one portion of the distribution (e.g. *Ammodramus humeralis*, *Machaetornis rixosa* and *Sporophila plumbea*) could have their populations in the past connected by different climatic corridors. These different connections could co-occur, and they are not mutually exclusive in space and time (Werneck *et al.*, 2012). Our results suggest the existence of at least three different corridors for a single species during the same time period, showing that species could experience more than one route in the same time or different populations had the chance spread around. This phenomenon can be easily observed in the species *Sporophila plumbea* showing in all three projections climate connections in the Madeira River Valley, the Andes and the Atlantic Coast.

Our results also agree with the Andean and coastal Atlantic corridors suggested by Silva (1995), which agrees well with the hypothesis that small disjoint fragments. It means that climate suitability observed in the portion of the Atlantic coast would form a stepping-stone corridor. However, differently from what was previously found by Silva (1995) and Werneck *et al.* (2012), our results suggest the potential occurrence of a corridor in the central portion of the Amazon, following the axis Paru - Monte Alegre as well as observed in the specie *Ammodramus humeralis* (Fig.3).

The existence of central corridor connecting the Cerrado to the savannas located to the north of the Amazon basin was previously reported in different studies (Avila-Pires, 1995; Pennington, 2000; Bonnacorso, 2006). These studies suggest the existence of a belt of low precipitation in the central portion of Amazon and indicate that the forest retraction during the last glacial maximum may leave space for the persistence of species associated with opened areas.

We present for the first time the existence of a climatically appropriate area for bird species associated with open vegetation areas along Madeira River, in Madeira River Valley. This indicates that alternative routes may also have occurred regardless of the presence of other corridors previously proposed. Therefore, we suggest that different groups of species have explored different corridors during climatic fluctuations in the Last Glacial period, and that different routes outside the projection periods presented herein have existed.

Based on the average contribution of the variables in the modeling of bird species broadly distributed (Appendix S1, Table S1) it was possible to note that the climatic variable that represents the seasonality of temperature (showing the annual distribution of temperature) had the highest contribution values in models. This observation reinforces the importance of climate fluctuations in the distribution of species broadly distributed during the LGM, suggesting that the decrease in temperature observed during this period has made possible the flow of some species associated with open vegetation areas.

### **Richness of endemic species and climatic fluctuation**

Climate has been considered as the main factor that influences the distribution, metabolism and behavior of birds (Crick, 2004). Researches aimed to understand the impact of recent climatic events on biodiversity showed that these events greatly influence the size and distribution of populations (Walther *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003). Peterson *et al.* (2002) analysed the distribution of 1,870 species, including birds, showed that drastic reduction of species population size or even extinction can happen depending on climatic fluctuation, but it was unusual, However we can see a large turnover of species within the community, causing many ecological disturbances. We observed here, with the richness map of restricted-range distributed species (Fig. 4), that at present and in the LIG Cerrado experienced a significant drop in the number of endemic species in some areas, showing that these periods there is a significant change in the composition of community.

The change in community composition may be related with the decrease of suitability level in certain locations, although it has not been possible to identify a general pattern of these changes along the Cerrado. In general, each species exhibits a different response to changes in climatic suitability. Since we know that climate can create a barrier to movement of individuals between regions (Gugger *et al.*, 2013), the loss of climatic suitability may lead to a fragmentation of populations and reduced the genetic diversity within populations and species. This effect may reduce the population viability and, in some cases, can lead to the extinction of the species (Pauls *et al.*, 2013).

Special attention should be driven toward species with restricted-range distribution since they are more strongly affected by climate change than others, either because they present a smaller effective population size or because of lower genetic diversity (Hering *et al.*, 2009; Morueta-Holme *et al.*, 2010; Pauls *et al.*, 2013). Conservation efforts should be focused on this species rapidly to avoid the loss of populations or extinction of some groups. Additionally, the maintenance of climatic refugia (Ashcroft *et al.*, 2009; Ashcroft, 2010; VanDerWal *et al.*, 2009) or the potential connection between them could represent a valid conservation approach toward to maintain evolutionary processes on the South America savannas.

Climate may operate more significantly than only by changing species distribution and community composition; It may be able to create, establish or interrupt connections among communities. Understanding the effects of recent climate change on biogeographic scenarios can help us to predict the future distribution of the species, supporting measures for conservation. Genetic studies dedicated to understand the effect of recent climate change are scarce and should be encouraged in order to provide subsidies for conservation.

## REFERENCES

- Aleixo, A., & Poletto, F. (2007). Birds of an open vegetation enclave in southern Brazilian Amazonia. *The Wilson Journal of Ornithology*, **119**, 610-630.
- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & Thuiller, W. (2011). Climate change threatens European conservation areas. *Ecology letters*, **14**, 484-492.
- Ashcroft, M.B., Chisholm, L.A., French, K.O. (2009). Climate change at the landscape: predicting fine-grained spatial heterogeneity in warming and potential refugia for vegetation. *Global Change Biology*, **15**, 656-667.
- Ashcroft, M.B. (2010). Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, **37**, 1407-1413.
- Ávila-Pires, T.C.S. (1995). Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zoologische Verhandelingen, Leiden, 1995, 3–706.
- Bidinger, K., Lötters, S., Rödder, D., & Veith, M. (2012). Species distribution models for the alien invasive Asian Harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*). *Journal of Applied Entomology*, **136**, 109-123.
- Bonaccorso, E., Kock, I. & Peterson, T.A., (2006). Pleistocene fragmentation of Amazon species ranges. *Dispersal and Distribution*, **12**, 157-164.
- Bush, M. & Silman, M.R. (2004) Observations on Late Pleistocene cooling and precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of Quaternary Science*, **19**, 677–684.
- Carnaval, A. C., & Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.
- Crick, H. Q. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48-56.
- Crisci, J.V., Sala, O.E., Katinas, L. & Posadas, P. (2006). Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, **19**, 1-10.
- Dantas, M.A.T, Xavier, M.C.T., França, L.M., Cozzuol, M.A., Ribeiro, A. S., Figueiredo, A.M.G., Kinoshita, A. & Baffa, O. (2013). A review of the time scale and potential geographic distribution of *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1988) in the late Pleistocene of South America. *Quaternary International*, **317**, 1-7.
- Elith, J., Grahm, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J.,

- Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species distribution from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- 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.
- ESRI. (2008). ArcGIS 9.3.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Thomas, R. J. & Vera, R. R. (1994). Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature*, **371**, 236-238.
- Gugger, P. F., Ikegami, M. & Sork, V. L. (2013). Influence of late Quaternary climate change on present patterns of genetic variation in valley oak, *Quercus lobata* Née. *Molecular ecology*, **22**, 3598-3612.
- Haffer, J. (1967). Zoogeographical notes on the "nonforest" lowland bird faunas of north western South America. *Hornero*, **10**, 315-333.
- Haffer, J. (1974). Avian Speciation in South America. Publications of the Nuttall Ornithological Club 14: 1-390.
- Haffer, J. (2008). Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, **68**, 917-947.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. & Parra, J. (2005a). WorldClim v. 1.3. University of California, Berkeley (<http://www.worldclim.org>).
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005b). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. & Elith, J. (2013). Species distribution modeling. R package version 0.8-17.
- Hijmans, R.J. (2013). Raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.1-49.
- Huang, P., & Schaal, B. A. (2012). Association between the geographic distribution during the last glacial maximum of Asian wild rice, *Oryza rufipogon* (Poaceae), and its current genetic variation. *American journal of botany*, **99**, 1866-1874.
- IBGE. (2004). Mapa de biomas do Brasil. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro: IBGE.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*. **19**, 707-713.

- Liu, J. X., Tatarenkov, A., Beacham, T. D., Gorbachev, V., Wildes, S. & Avise, J. C. (2011). Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Molecular ecology*, **20**, 3879-3893.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 145-151.
- Malaney, J. L. & Cook, J. A. (2013). Using biogeographical history to inform conservation: the case of Preble's meadow jumping mouse. *Molecular ecology*, **22**, 6000-6017.
- Mayle, F. E., Burbridge, R. & Killeen, T. J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, **290**, 2291-2294.
- Mees, G. F. (2000) Birds of the Rupununi south savannah, Guyana . Published by the autor.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438-441.
- Morueta-Holme, N., Fløjgaard, C. & Svenning, J. C. (2010). Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species. *PLoS ONE*, **5**, e10360.
- Newbold, T. (2010). Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography*, **34**, 3-22.
- Nogués-Bravo, D., Ohlemüller, R., Batra, P., Araújo, M. B. (2010). Climate predictors of late quaternary extinctions. *Evolution*, **64**, 2442-2449.
- Otto-Bliesner, B.L., Marshall, S.J., Overpeck, J.T., Miller, G.H. & Hu, A. (2006). Simulating Arctic climate warm than dice field retreat in the Last Interglaciation. *Science*, **311**, 1751-1753.
- Pauls, S.U., Nowak, C., Bálint, M. & Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, **22**, 925-946.
- 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 and Biogeography*, **12**, 361-371.
- 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.



- Pebesma, E. & Bivand, R. (2013). Class and methods for spatial data. R package version 1.0-13.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261-273.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H. & Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Poelchau, M.F. & Hamrick, J.L. (2013). Paleodistribution modelling does not support disjunct Pleistocene refugia in several Central American plant taxa. *Journal of Biogeography*, **40**, 662-675.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ree, R. H. & Smith, S. A. (2007). Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, and Cladogenesis. *Systematic Biology*, **57**, 4-14.
- Robbins, M. B., Braun, M.J. & Finch, D.W. (2004). Avifauna of the Guyana southern Rupununi, with comparisons to other savannas of northern South America. *Ornitologia Neotropical*, **15**, 173-2000.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davires, R. G., Gaston, K.J, Sutherland, W.J. & Svenning, J.C. 2011. The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, **334**, 660-664.
- Sarmiento, G. (1983). Pleistocene forest refuges in the Amazon: Evaluation of the Biostratigraphical, Litostratigraphical, and geomorphological data. *Annales Zoologici Fennici*, **24**, 203-211.
- Sarmiento, G. (1992). The savannas of tropical America. Pages 245-288 In Bourlière F, ed. *Ecosystems of the World*, Vol. 13. Amsterdam: Elsevier.
- Sick, H. (1997). *Ornitologia Brasileira*. 2 ed. Rio de Janeiro: Ed. Nova Fronteira. 921p.
- Silva, J. M. C. (1995). Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia*, **21**, 69-92.

- Silva, J.M.C. (1997). Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South American Cerrado: a tropical savanna hotspots. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 435-450.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, **52**, 225–233.
- Smolik, M. G., Dullinger, S., Essl, F., Kleinbauer, I., Leitner, M., Peterseil, J., Stadler, L.M. & Vogl, G. (2010). Integrating species distribution models and interacting particle systems to predict the spread of an invasive alien plant. *Journal of Biogeography*, **37**, 411-422.
- Svenning, J.C. (2003). Deterministics Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, **6**, 646-653.
- Svenning, J.C.; Normand, S. & Kageyama, M. (2008). Glacial Refugia of temperate trees in Europe: Insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, **96**, 1117-1127.
- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C., Marske, K.A. & Nogués-Bravo, D. (2011) Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 21–22.
- Thomé, M. T. C., Zamudio, K. R., Giovanelli, J. G., Haddad, C. F., Baldissera, F. A., & Alexandrino, J. (2010). Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 1018-1031.
- Urbanek, S. (2013). Low-level R to Java interface. R package version 0.9-4.
- VanDerWal, J., Shoo, L.P., Williams, S.E. (2009). New approaches to understanding late Quaternary climate fluctuations and refugial dynamics in Australian wet tropical rain forests. *Journal of Biogeography*, **36**, 291-301.
- VanDerWal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L. P. & Storlie, C. (2011). SDMTTools: Species distribution modelling tools: Tools for processing data associated with species distribution modelling exercises. R package version.
- Vasconcelos, M. F. D., Dantas, S. D. M., & Silva, J. M. C. D. (2011). Avifaunal inventory of the Amazonian savannas and adjacent habitats of the Monte Alegre region (Pará, Brazil), with comments on biogeography and conservation. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, **6**, 119-145.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J.M, Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

- Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, **17**, 266–280.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. & Sites Jr, J.W. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modeling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 272-288.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites, J.W. & Costa, G.C. (2012) Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695–1706.

**SUPPORTING INFORMATION**  
**BIOGEOGRAPHIC QUATERNARY CONNECTIONS BETWEEN SOUTH**  
**AMERICAN SAVANAS**

Vivian Ribeiro, Fernanda Pinho Werneck & Ricardo Bomfim Machado

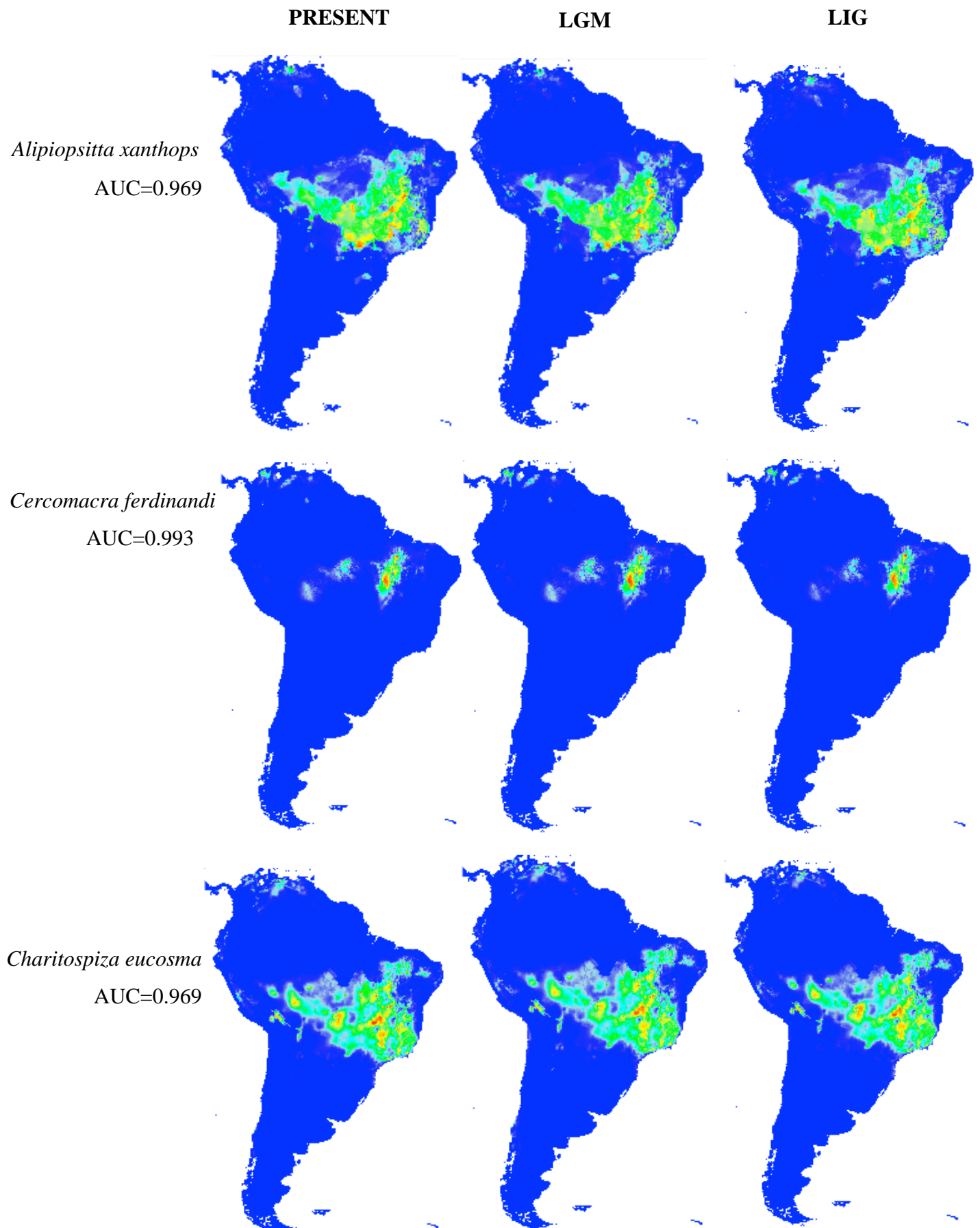
**Appendix S1, Table S1.** Environmental variables used in the species distribution modelling.

Variable	Description
BIO 2	Mean Diurnal Range (Mean of Monthly / max temp – min temp)
BIO 4	Temperature Seasonality (standard deviation * 100)
BIO 5	Max Temperature of Warmest Month
BIO 8	Mean Temperature of Wettest Quarter
BIO 9	Mean Temperature of Driest Quarter
BIO 14	Precipitation of Driest Month
BIO 15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
BIO 16	Precipitation of Wettest Quarter
BIO 18	Precipitation of Warmest Quarter
BIO 19	Precipitation of Coldest Quarter

**Appendix S1, Table S2** – Average relative contributions of each environmental variable for the period analyzed species broadly and restricted-range distributed.

Variable	RESRICTED-RANGE			BROADLY		
	PRES	LGM	LIG	PRES	LGM	LIG
BIO 2	3.00	3.13	3.04	5.96	5.22	5.70
BIO 4	13.05	13.20	13.28	17.35	19.75	19.23
BIO 5	7.52	7.98	8.36	14.02	10.22	10.05
BIO 8	5.46	5.91	9.70	9.98	9.42	10.12
BIO 9	6.22	5.46	5.77	8.09	7.27	6.88
BIO 14	7.52	7.89	7.61	7.58	7.96	8.19
BIO 15	2.97	3.51	3.21	7.44	5.63	5.33
BIO 16	12.53	17.05	17.10	11.71	12.63	12.99
BIO 18	5.85	5.10	4.88	5.41	5.09	5.03
BIO 19	23.9	23.79	23.91	8.8	10.22	10.75

**Appendix S1 Figure S1.** Modeling of species restricted-range distributed

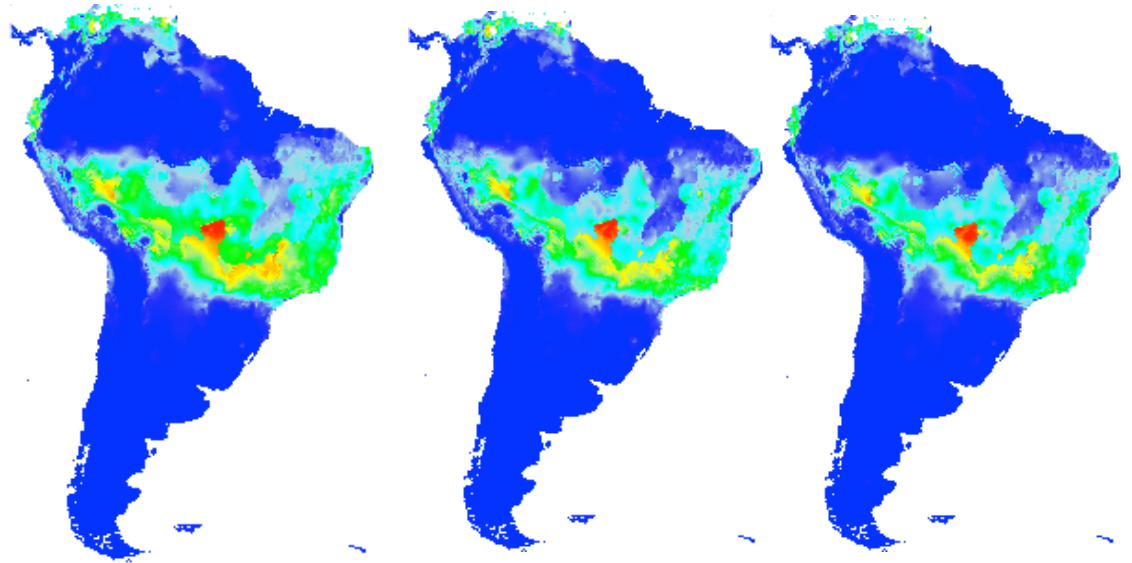


**PRESENT**

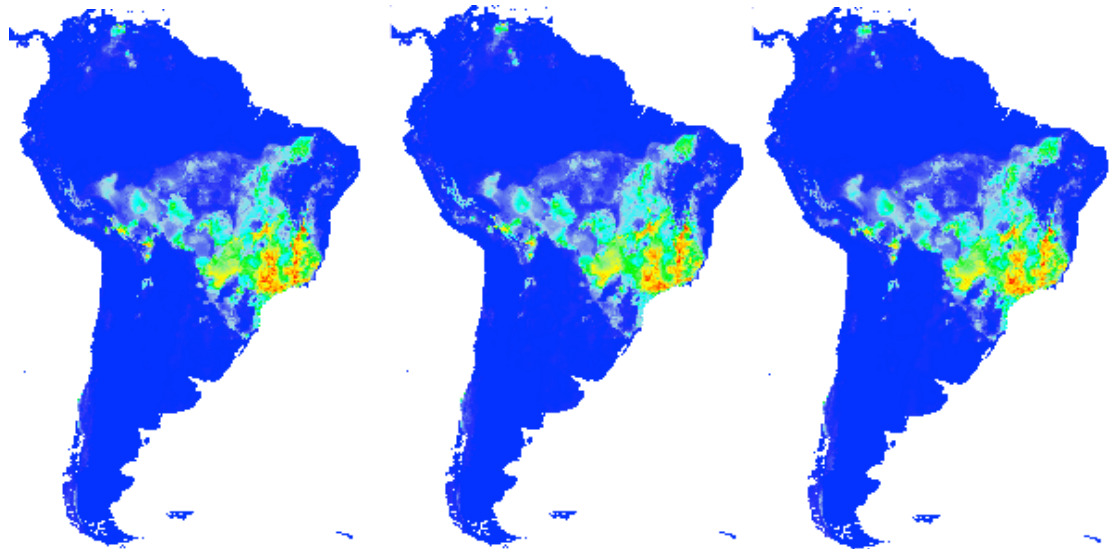
**LGM**

**LIG**

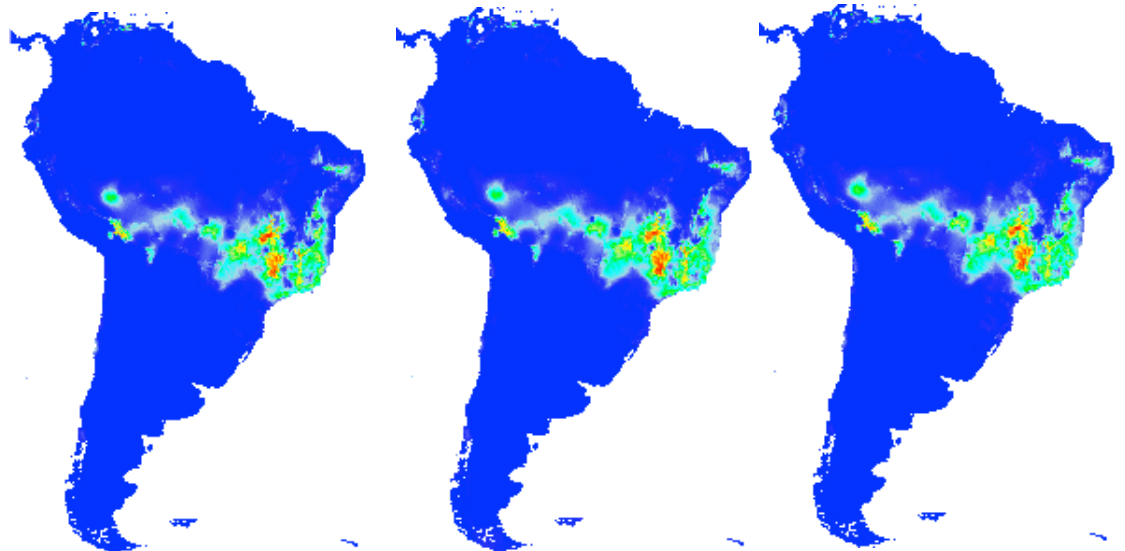
*Columbina cyanopis*  
AUC=0.958



*Cyanocorax cristatellus*  
AUC=0.968



*Geositta poeciloptera*  
AUC=0.979



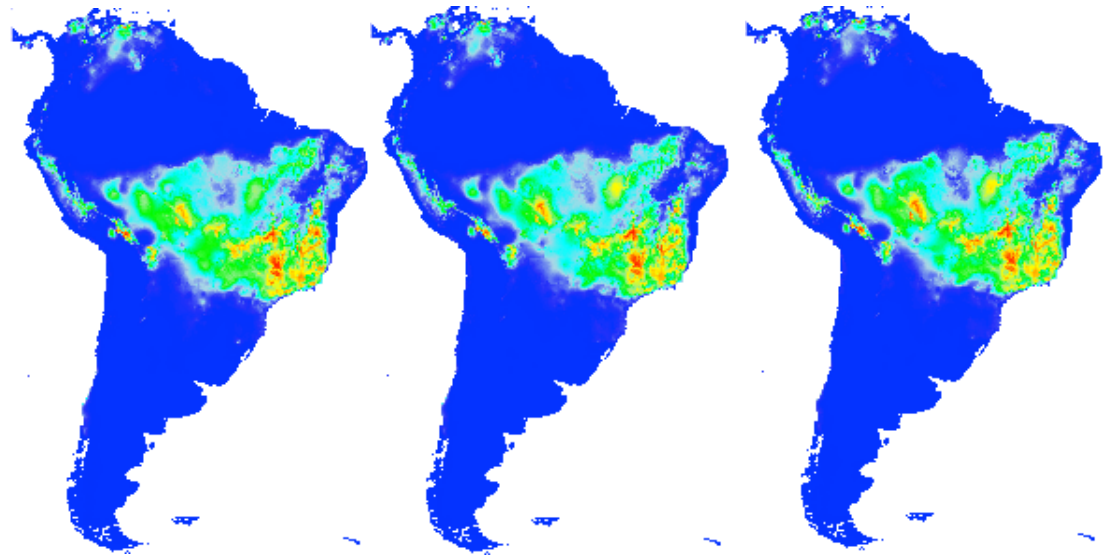
PRESENT

LGM

LIG

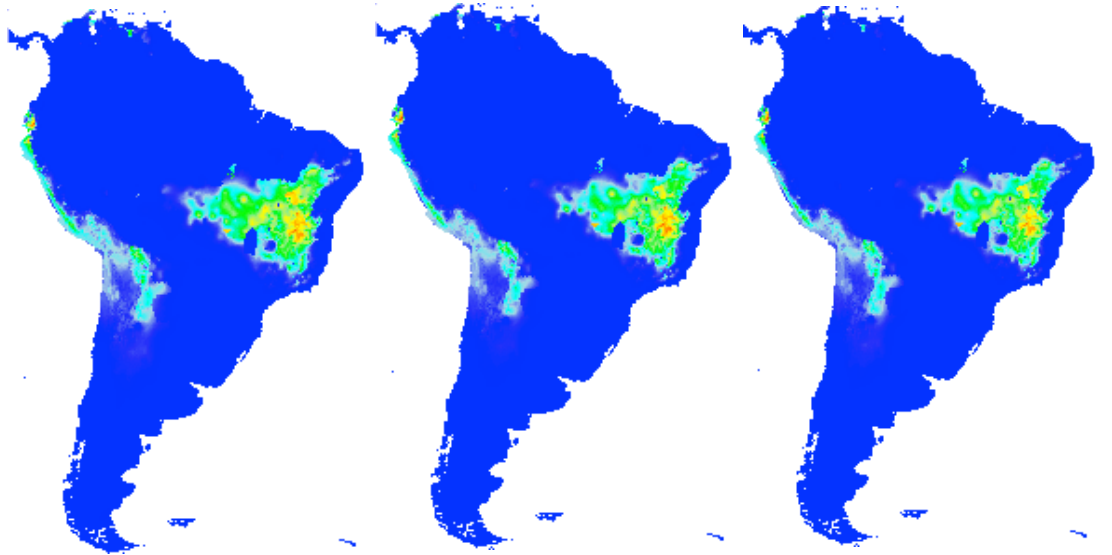
*Melanopareia torquata*

AUC= 0.951



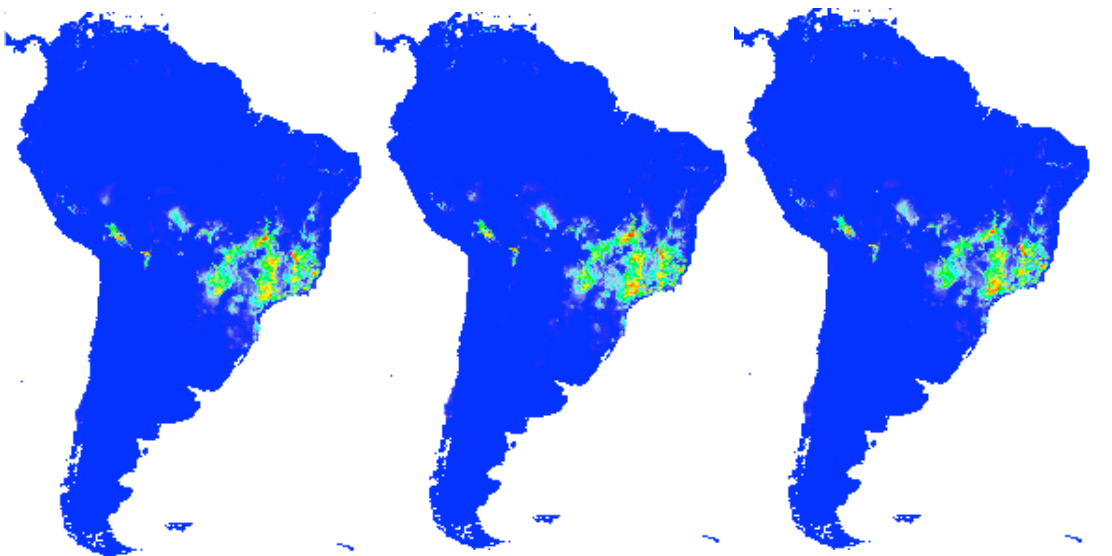
*Knipolegus franciscanus*

AUC= 0.984



*Nothura minor*

AUC=0.989

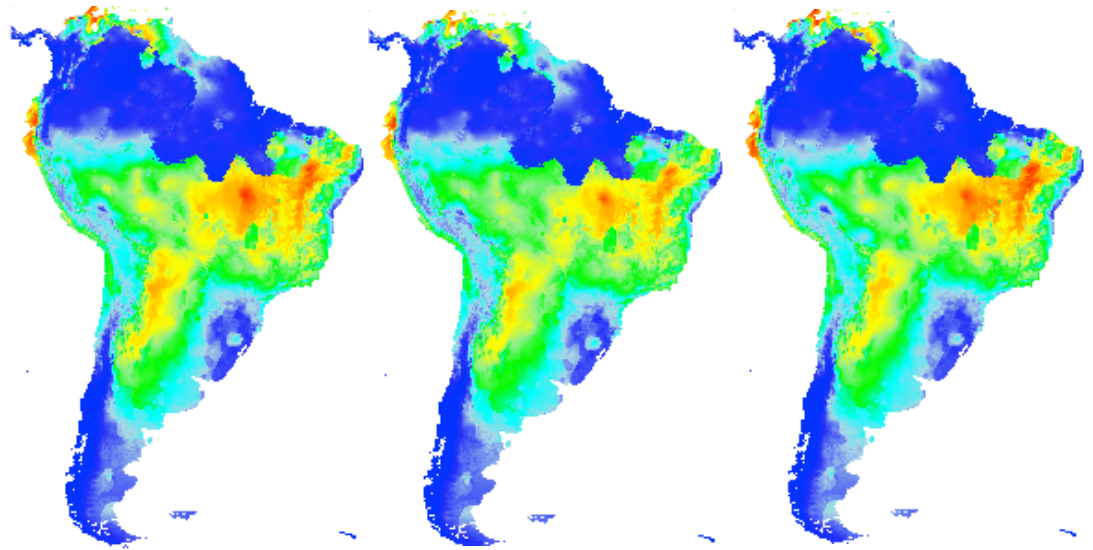


**PRESENT**

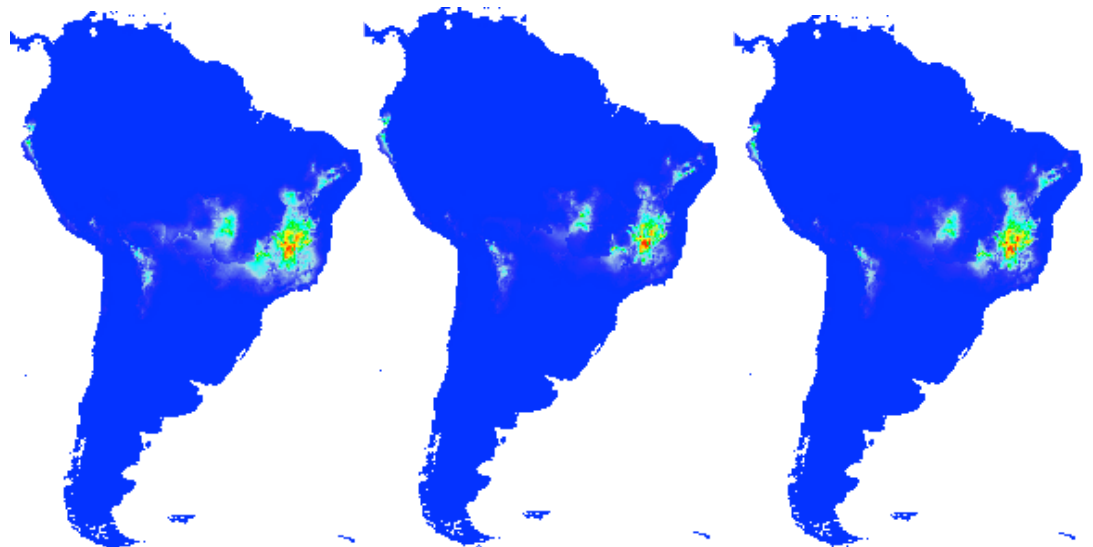
**LGM**

**LIG**

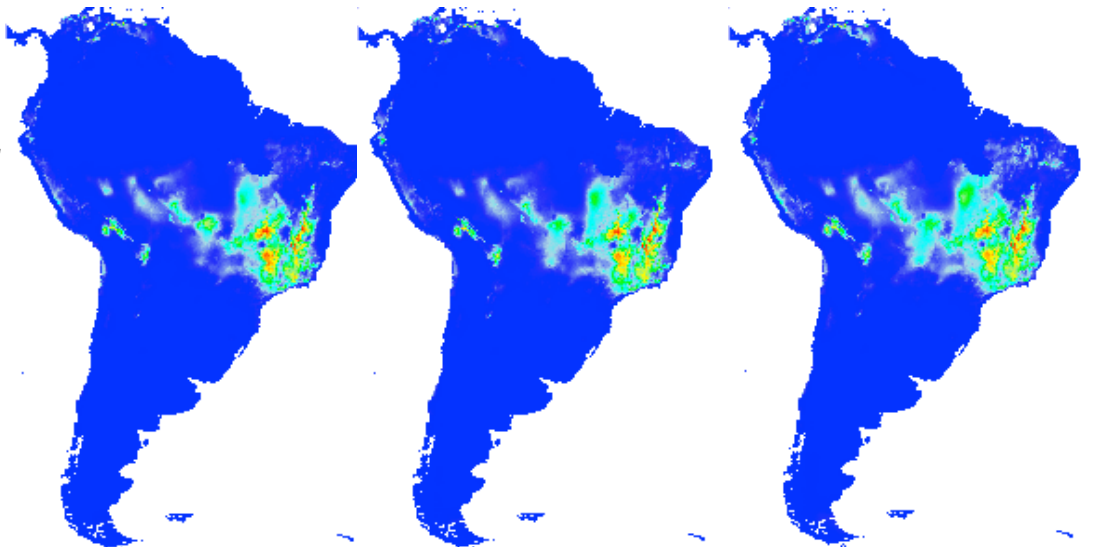
*Phyllomyias reiseri*  
AUC=0.875



*Phylloscartes roquettei*  
AUC=0.994



*Porphiospiza caerulescens*  
AUC=0.982



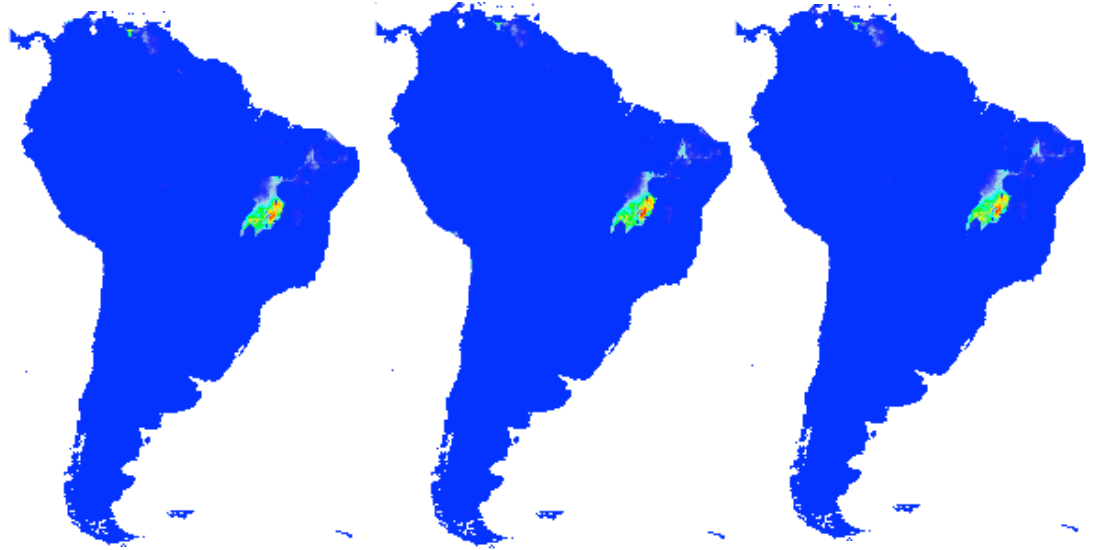


PRESENT

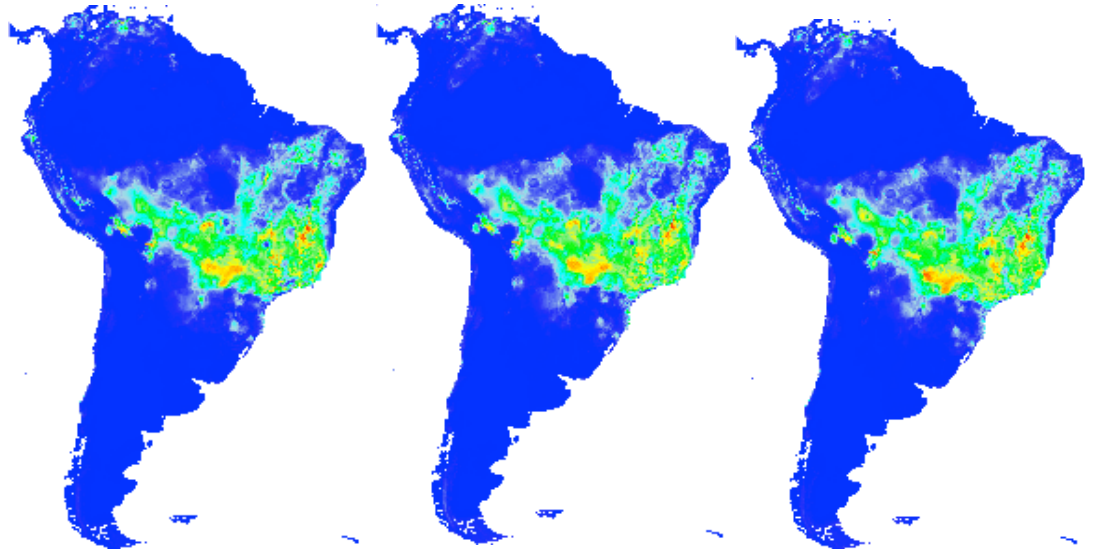
LGM

LIG

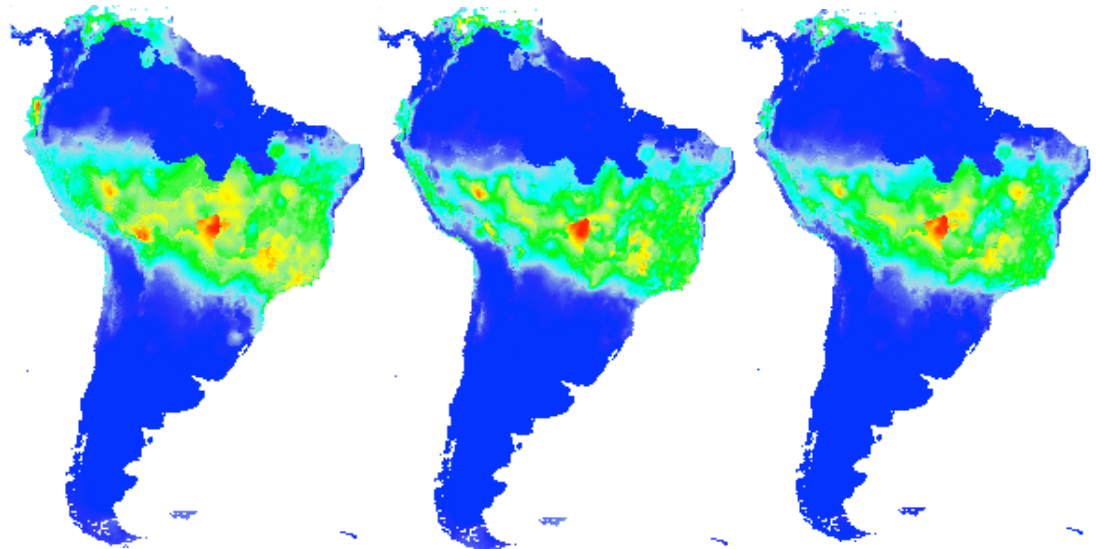
*Pyrrhura pfrimeri*  
AUC=0.997



*Saltatricula atricollis*  
AUC=0.964



*Suiriri islerorum*



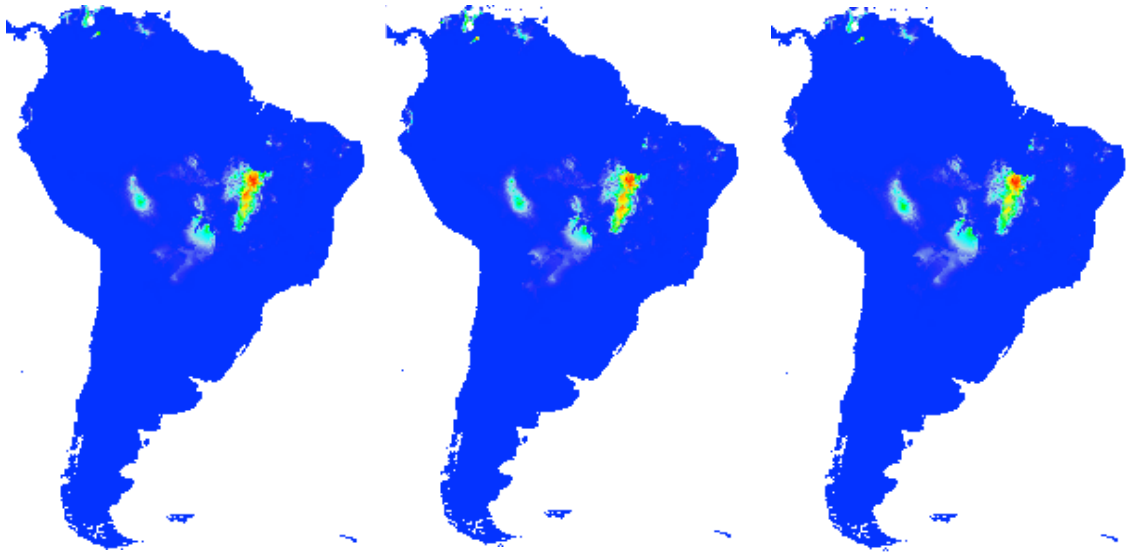
**PRESENT**

**LGM**

**LIG**

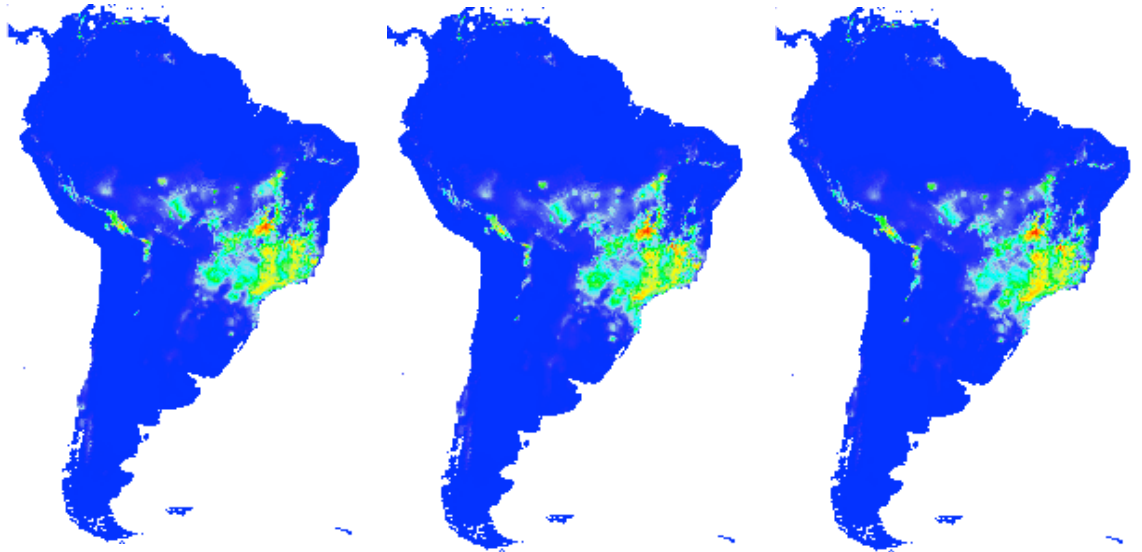
*Synallaxis simoni*

AUC=0.996

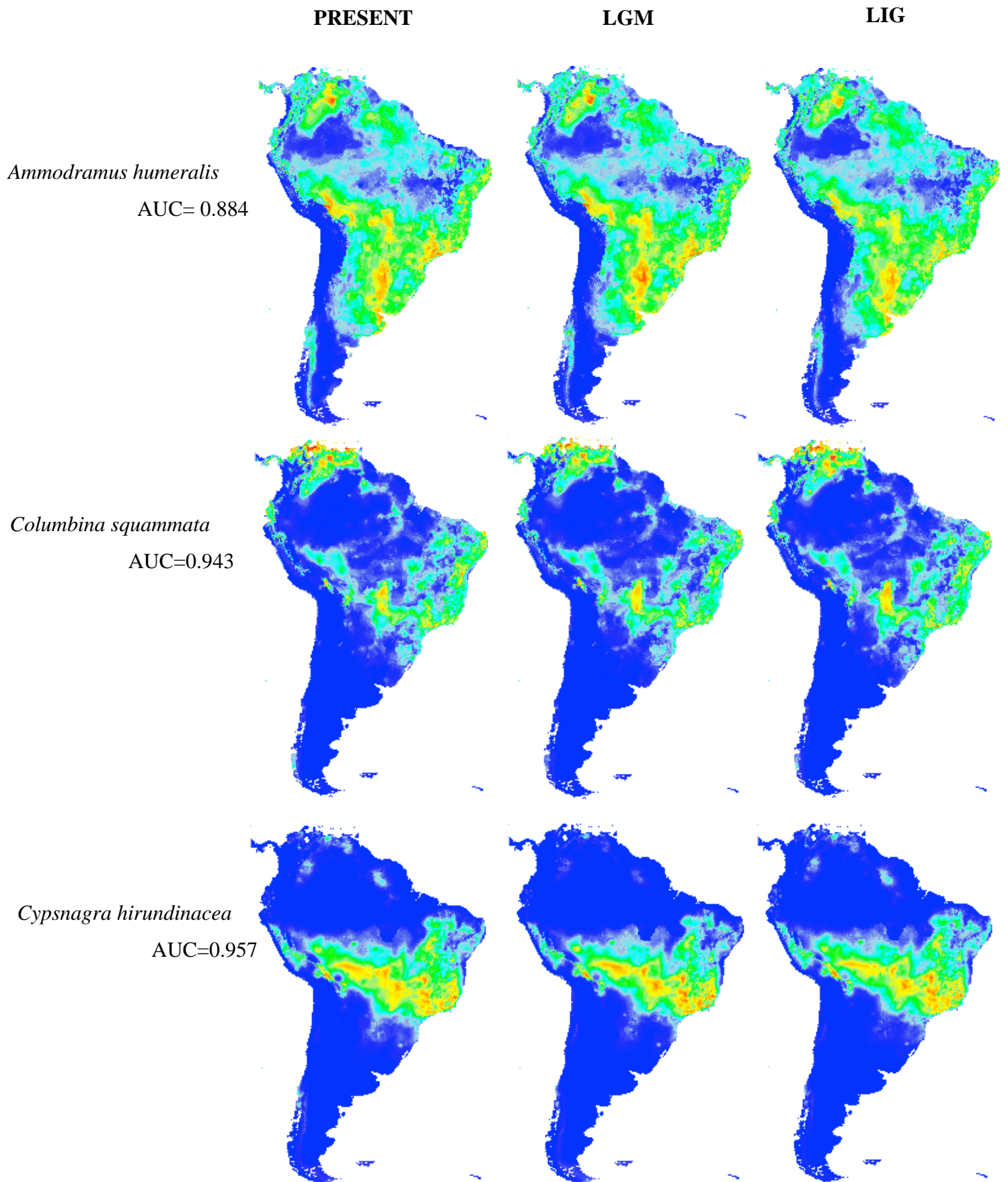


*Taoniscus nanus*

AUC=0.981



Appendix S1 Figure S2. Modeling of species with broadly distribution

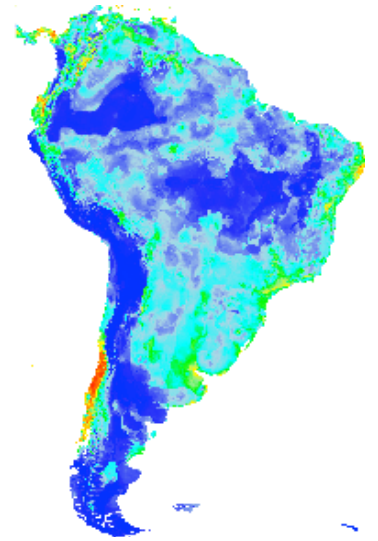
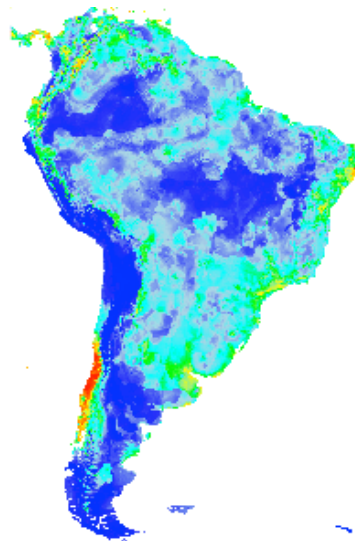
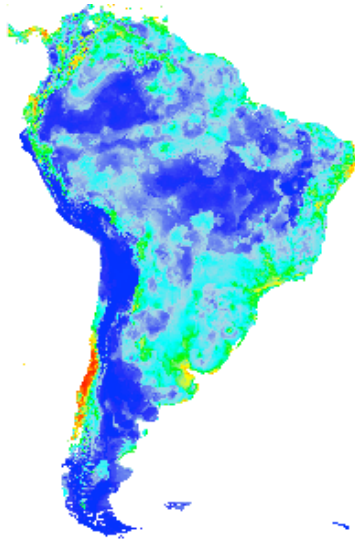


PRESENT

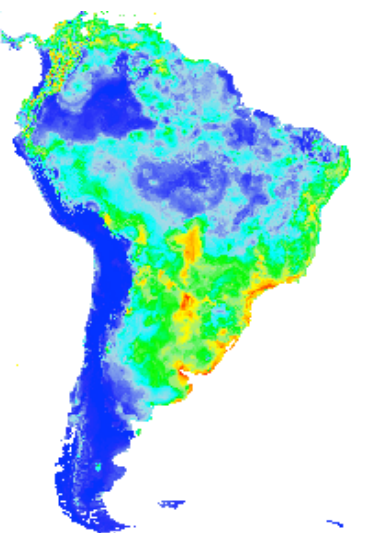
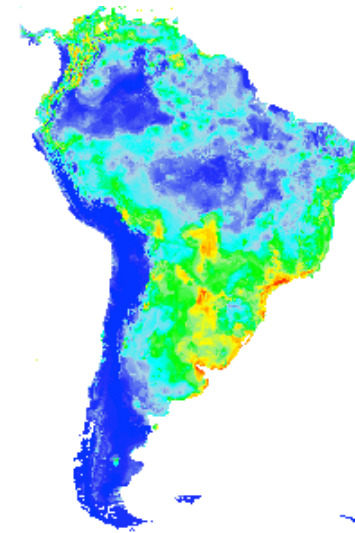
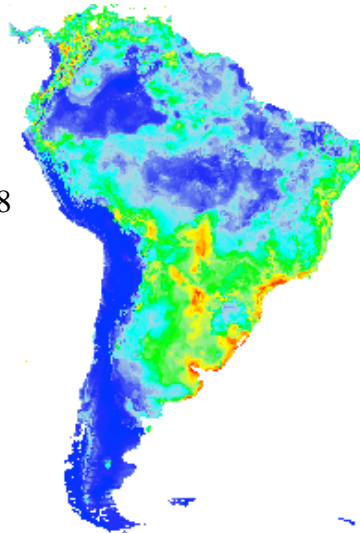
LGM

LIG

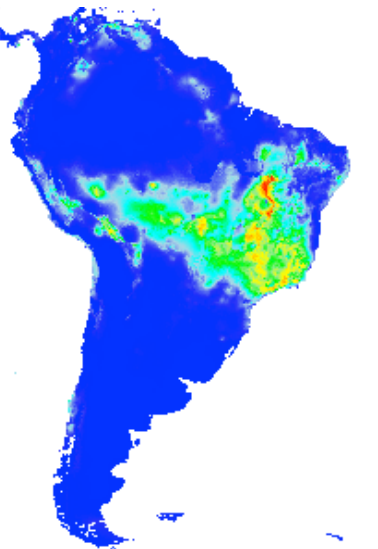
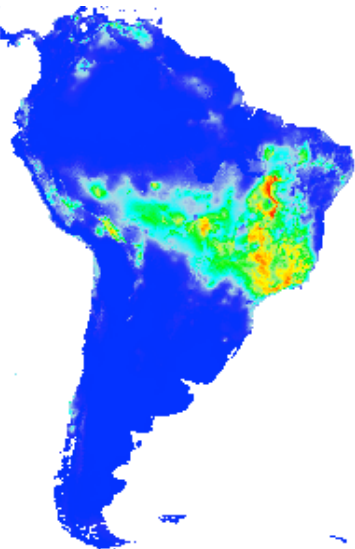
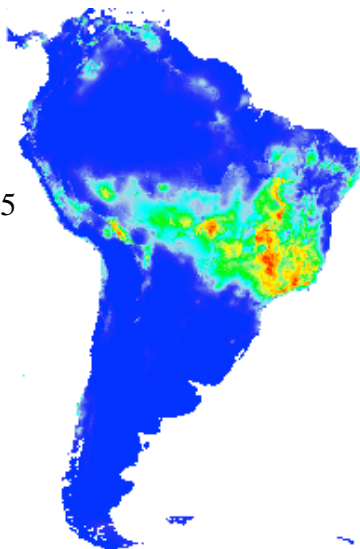
*Elanus leucurus*  
AUC=0.908



*Machaetornis rixosa*  
AUC=0.878



*Neothraupis fasciata*  
AUC=0.965



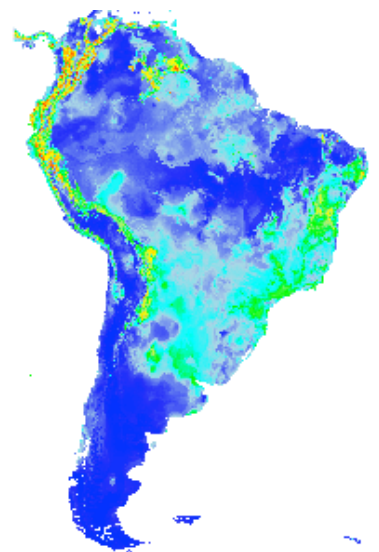
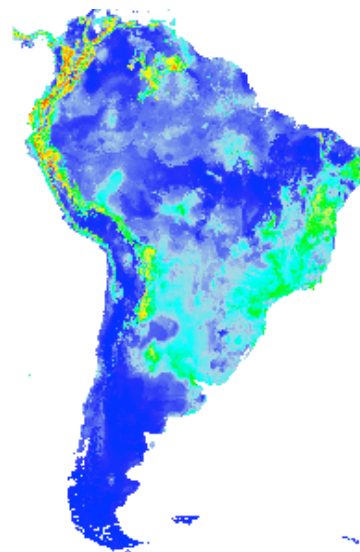
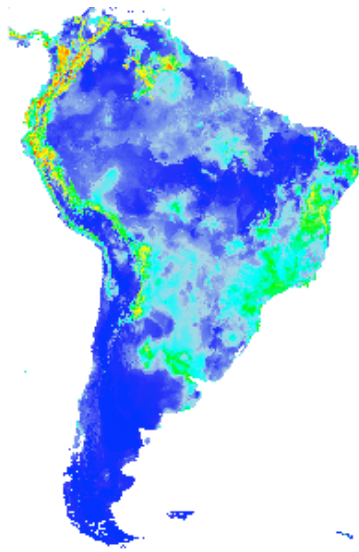


PRESENT

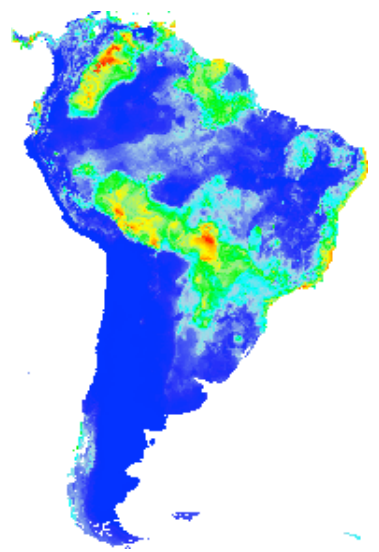
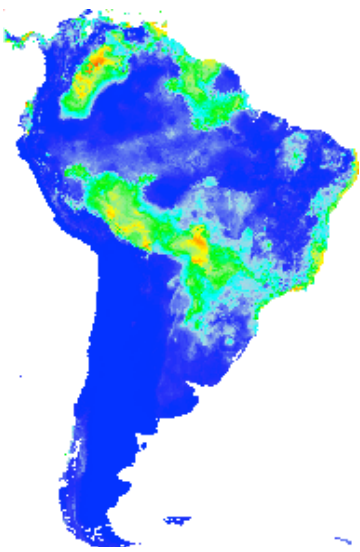
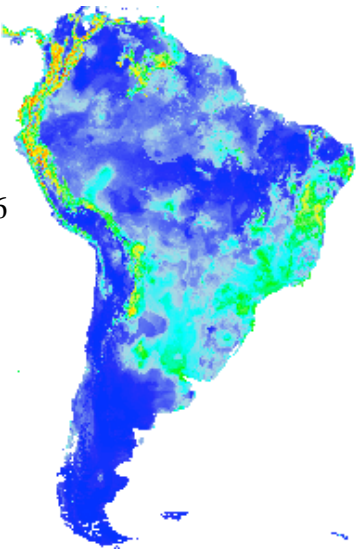
LGM

LIG

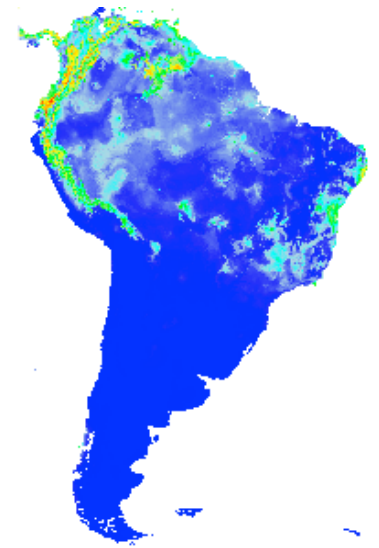
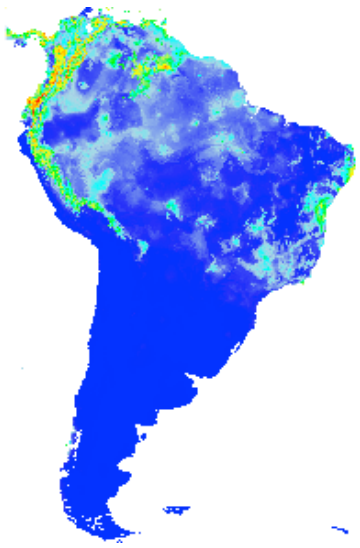
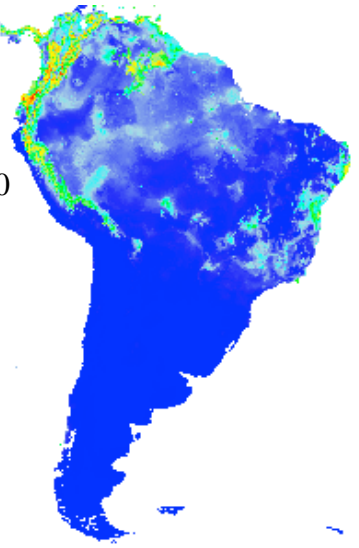
*Piranga flava*  
AUC=0.917



*Polytmus guainumbi*  
AUC=0.916



*Sporophila nigricollis*  
AUC=0.940

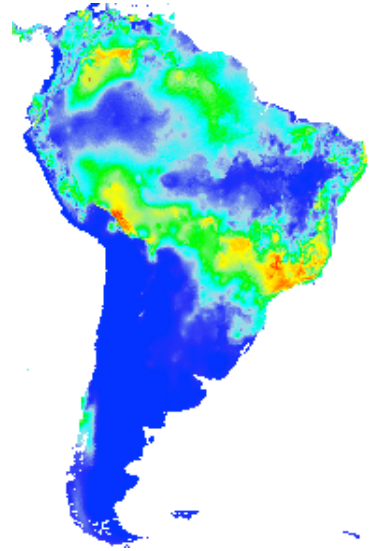
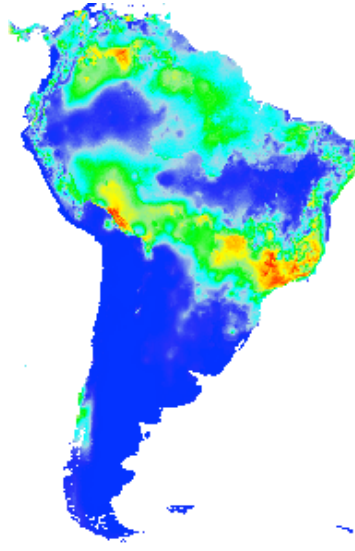
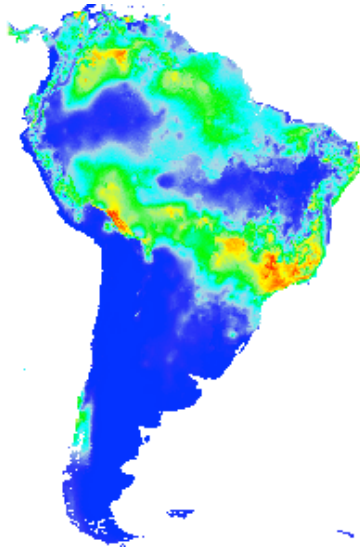


**PRESENT**

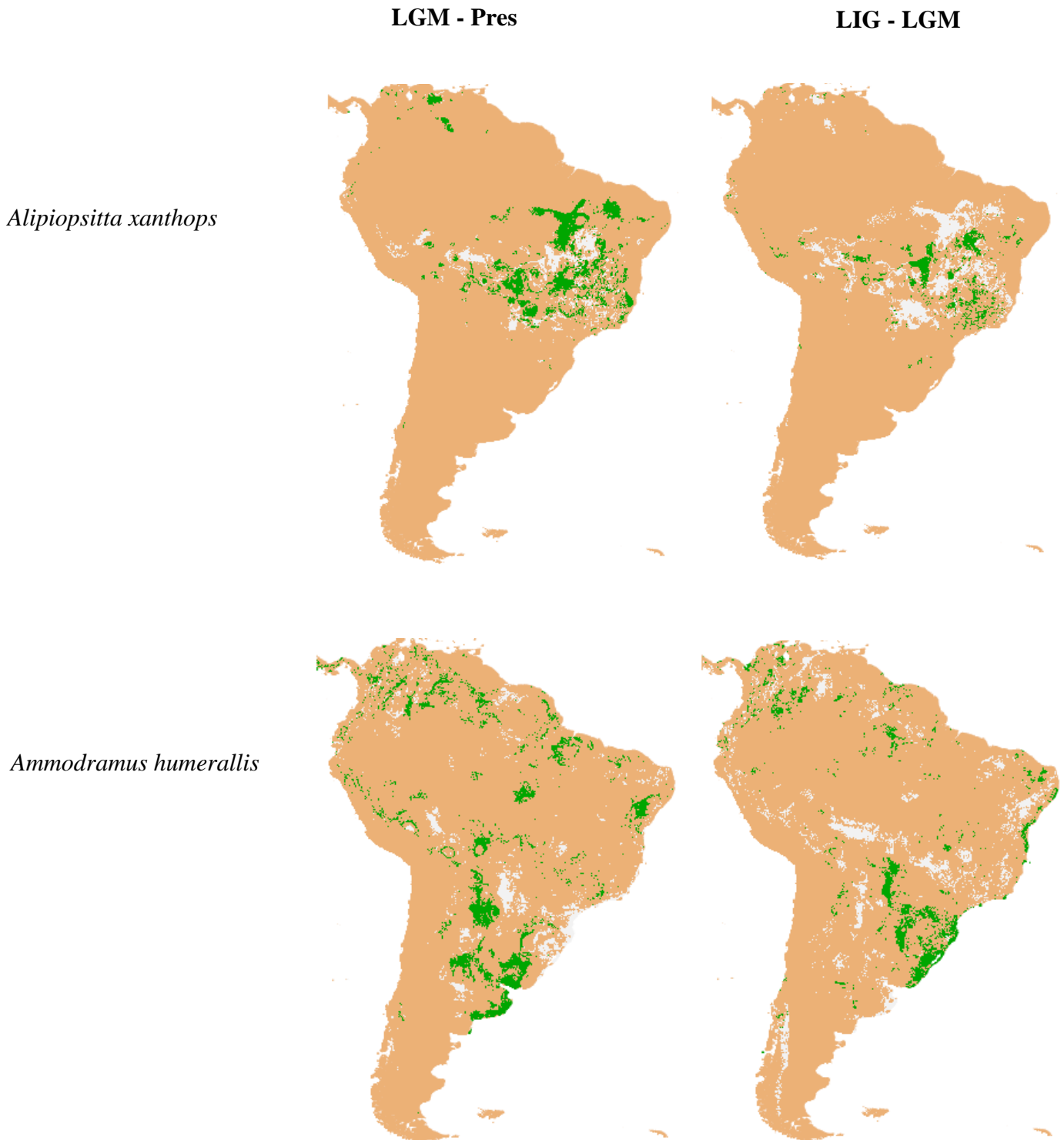
**LGM**

**LIG**

*Sporophila plumbea*  
AUC=0.900



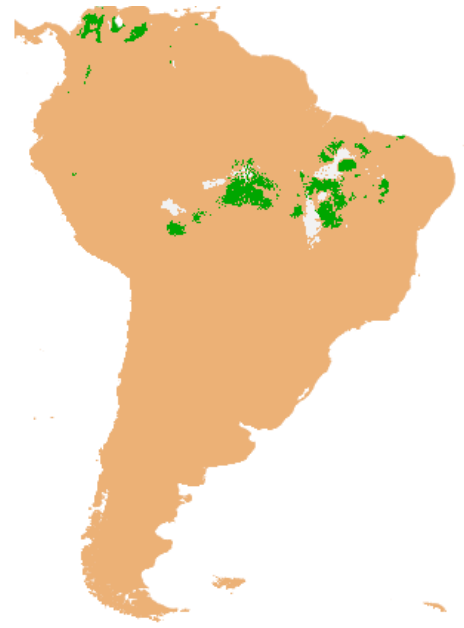
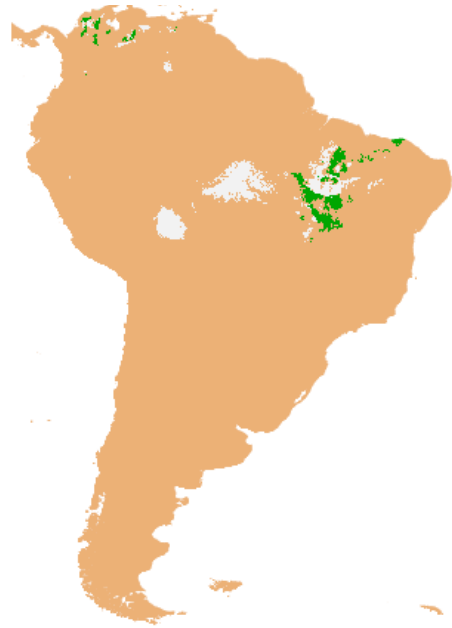
**Appendix S1 Figure S2.** Pairwise analysis showing significant difference between temporal regions of the projections (Pres - 0ka; LGM - 21ka, LIG - 120ka) within species. Areas in green indicate significant increase in environmental suitability; white areas indicate significant loss of environmental suitability, areas in orange showed no significant changes in environmental suitability or area with no species occurrence



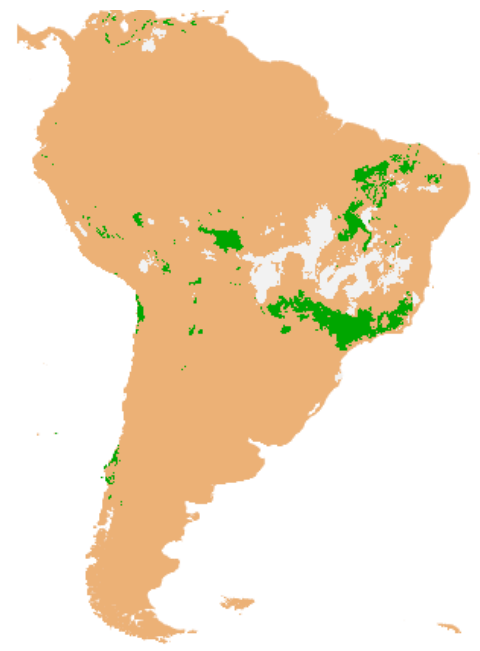
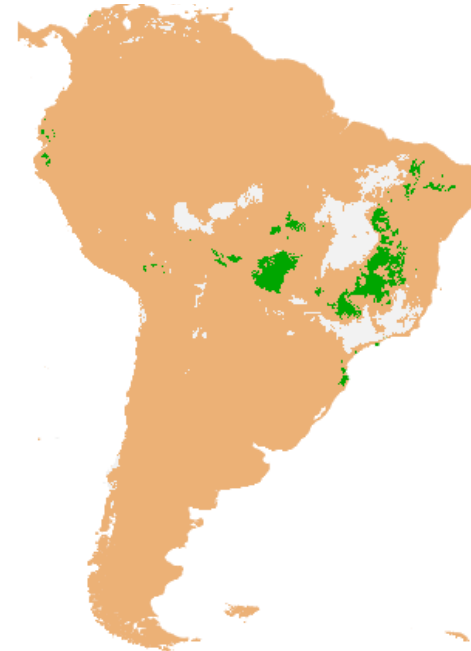
LGM - Pres

LIG - LGM

*Cercomacra ferdinadi*



*Charitospiza eucosma*



*Columbina cyanopsis*

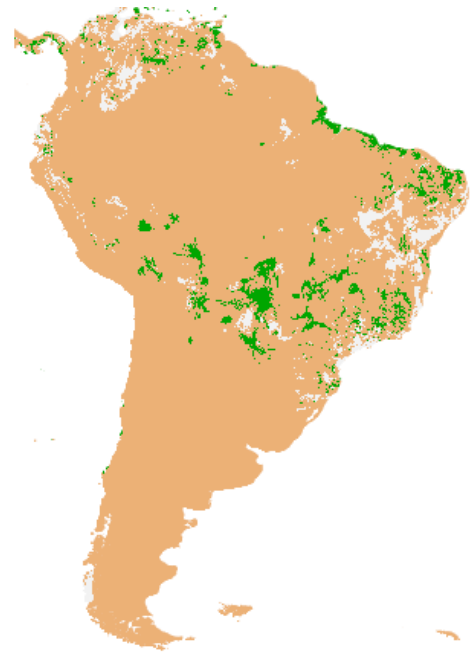
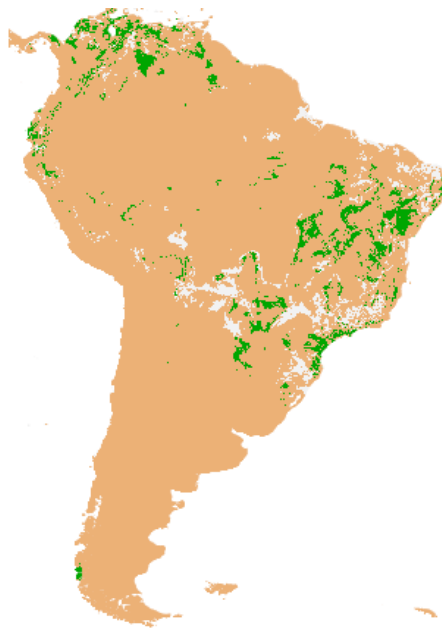




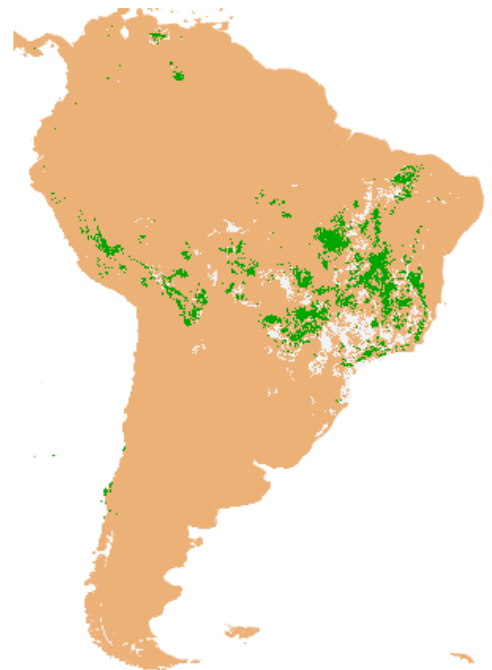
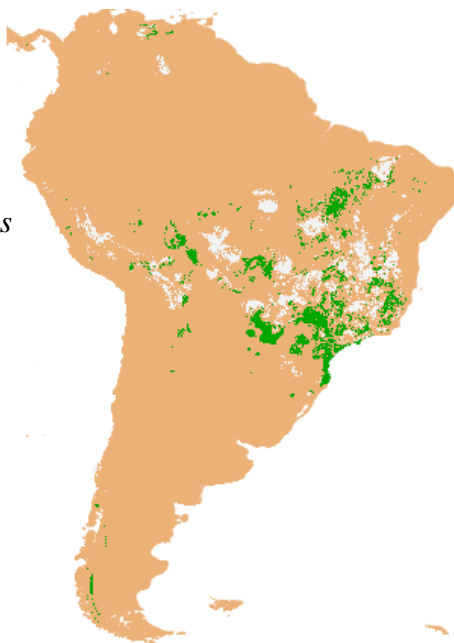
LGM - Pres

LIG - LGM

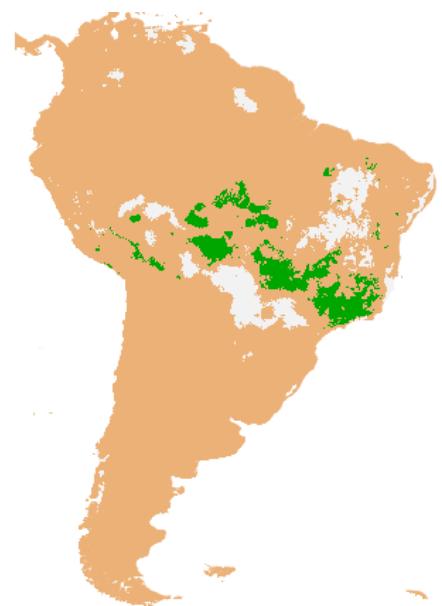
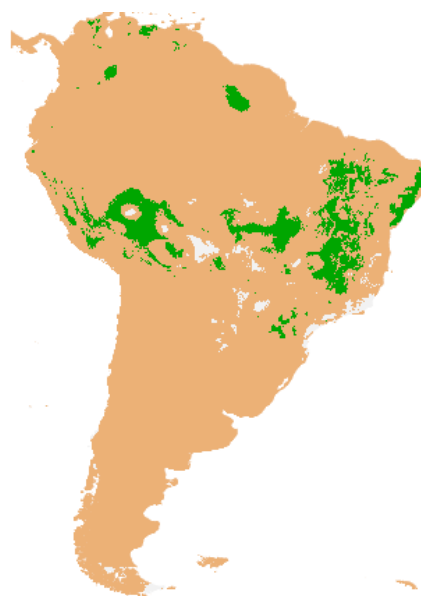
*Columbina squamata*



*Cyanocorax cristatellus*



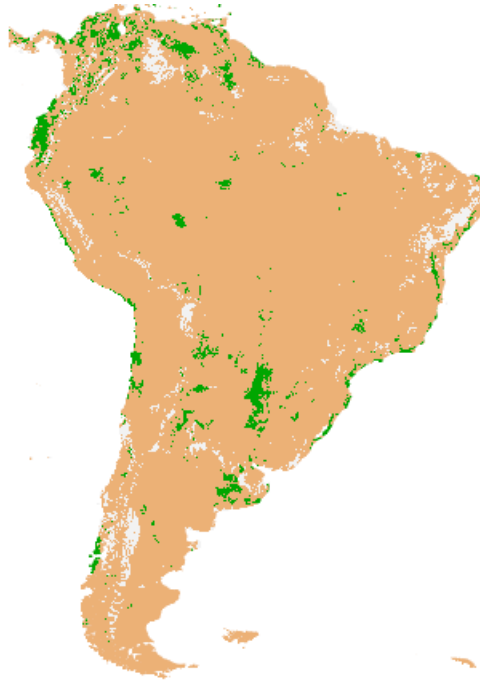
*Cypsnagra hirundinacea*



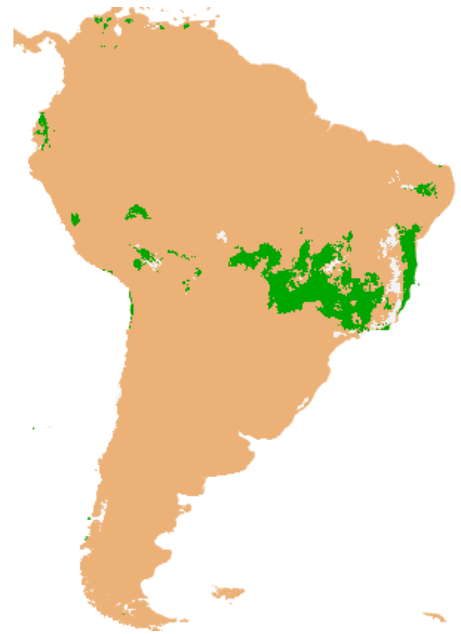
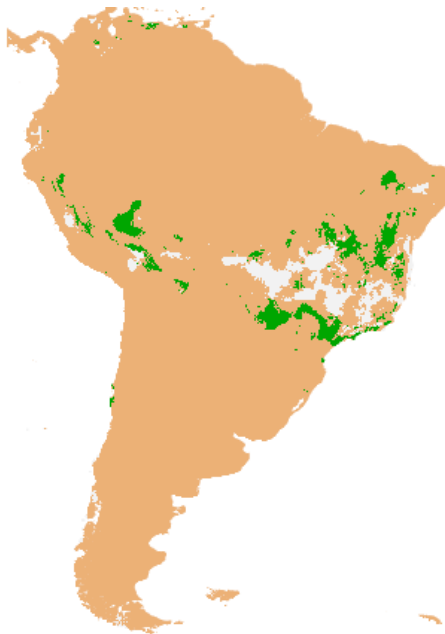
LGM - Pres

LIG - LGM

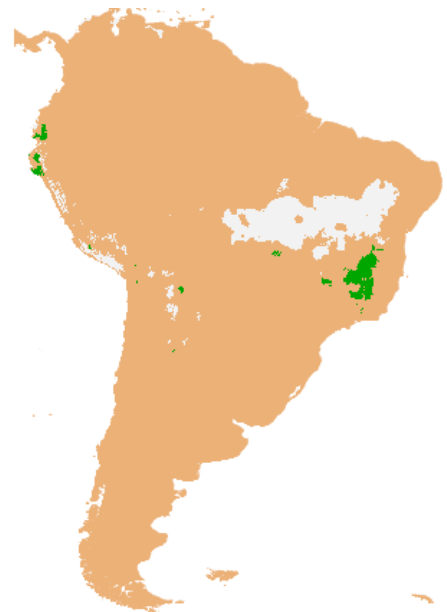
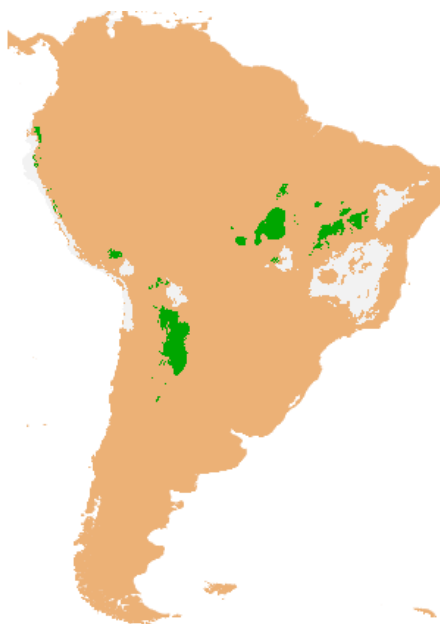
*Elanus leucurus*



*Geositta poeciloptera*



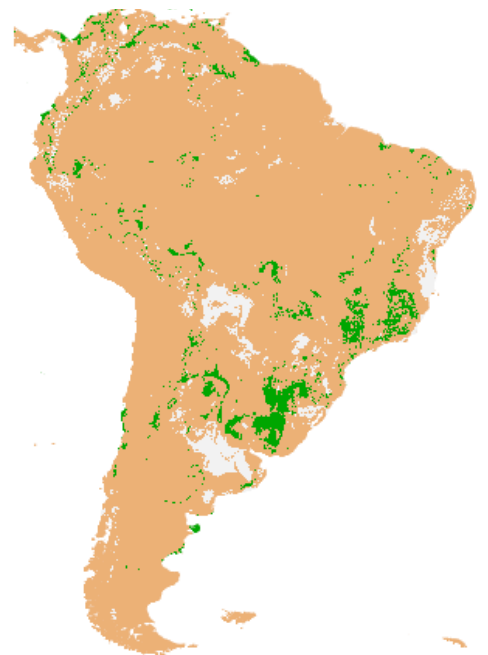
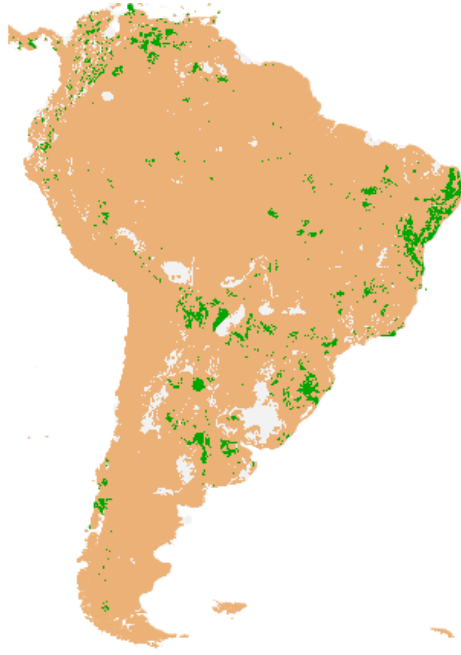
*Knipolegus franciscanus*



LGM - Pres

LIG - LGM

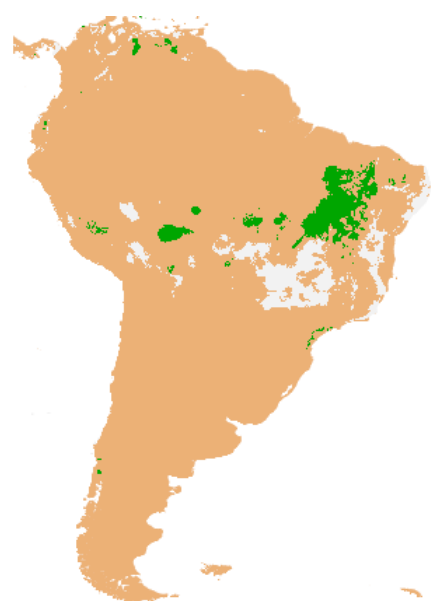
*Machetornis rixosa*



*Melanopareia torquata*



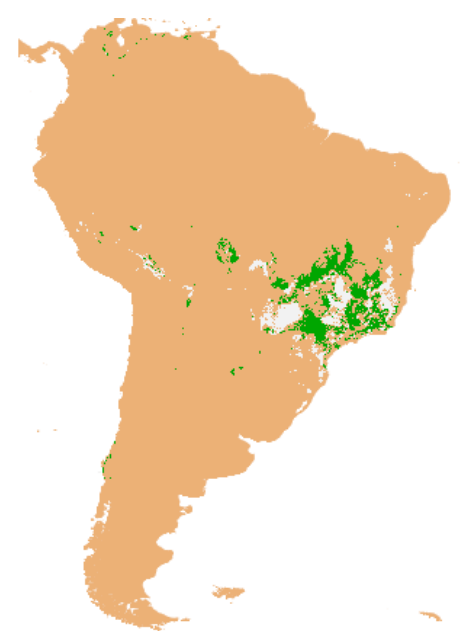
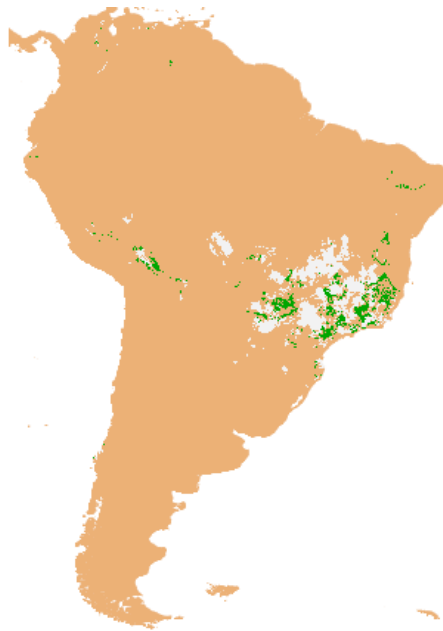
*Neothraupis fasciata*



LGM - Pres

LIG - LGM

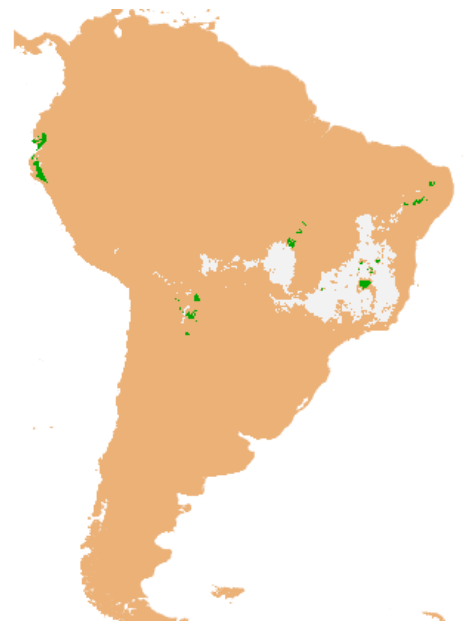
*Nothura minor*



*Phylommiyas reiseri*



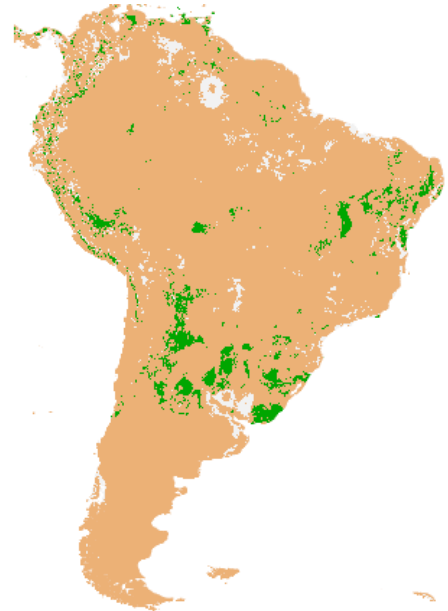
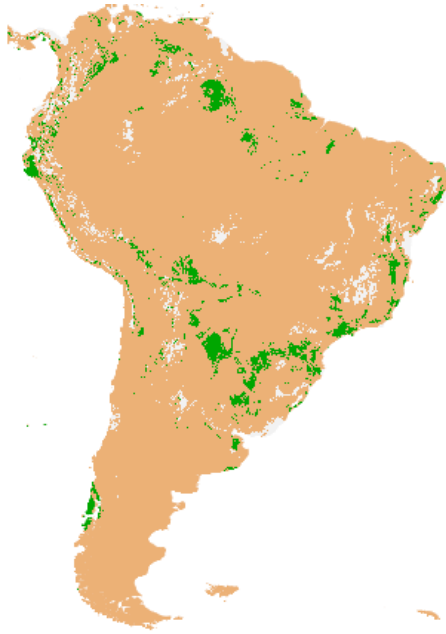
*Phylloscartes roquettei*



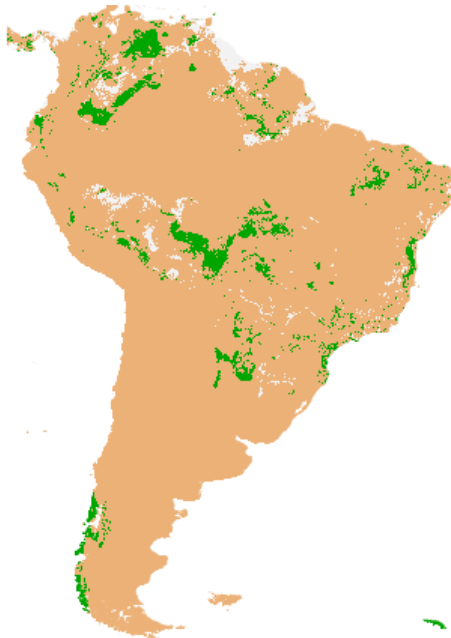
LGM - Pres

LIG - LGM

*Piranga flava*



*Polytmus guainumbi*



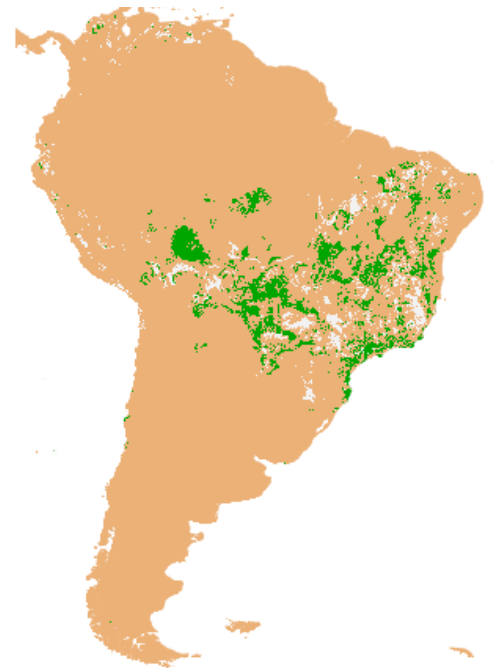
*Pyrrhura pfrimeri*



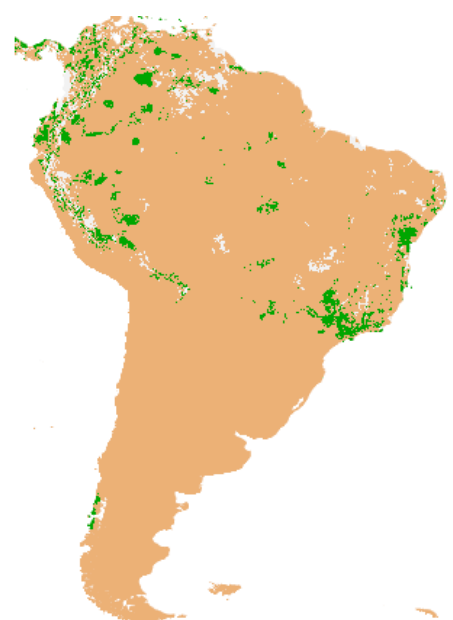
LGM - Pres

LIG - LGM

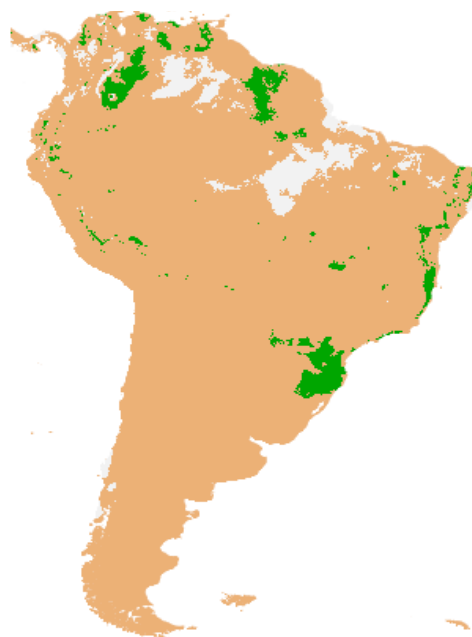
*Saltator atricollis*



*Sporophila nigricollis*



*Sporophila plumbea*



LGM - Pres

LIG - LGM

*Suiriri islerorum*



*Synallaxis simoni*



*Taoniscus nanus*

