



**UFG**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO



Programa de Pós-Graduação em  
**ECOLOGIA E EVOLUÇÃO**  
ICB - UFG

Túlio Max de Oliveira Guimarães

**Modelos de nicho ecológico, registros fósseis e o pressuposto de equilíbrio das distribuições das espécies com o clima**

Orientador: Dra. Levi Carina Terribile

Goiânia, Goiás

Abril de 2014

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS (TEDE) NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

**1. Identificação do material bibliográfico:**       **Dissertação**       **Tese**

### 2. Identificação da Tese ou Dissertação

Autor (a):	Túlio Max de Oliveira Guimarães		
E-mail:	tul_max@hotmail.com		
Seu e-mail pode ser disponibilizado na página?	<input type="checkbox"/> Sim	<input checked="" type="checkbox"/> Não	
Vínculo empregatício do autor	Estudante de Mestrado		
Agência de fomento:	Fapeg/Capes	Sigla:	
País:	Brasil	UF:GO	CNPJ:
Título:	Modelos de nicho ecológico, registros fósseis e o pressuposto de equilíbrio das distribuições das espécies com o clima		
Palavras-chave:	Modelos de nicho, Registro fóssil		
Título em outra língua:	Ecological Niche Models, fossil records and the assumption of climate equilibrium with species distribution		
Palavras-chave em outra língua:	Niche models, Fossil records		
Área de concentração:	Ecologia e Evolução		
Data defesa: (dd/mm/aaaa)	23/04/2014		
Programa de Pós-Graduação:	Ecologia e Evolução		
Orientador (a):	Dra. Levi Carina Terribile		
E-mail:	levicarina@gmail.com		
Co-orientador (a):*			
E-mail:			

\*Necessita do CPF quando não constar no SisPG

### 3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento  SIM       NÃO<sup>1</sup>

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF ou DOC da tese ou dissertação.

O sistema da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações garante aos autores, que os arquivos contendo eletronicamente as teses e ou dissertações, antes de sua disponibilização, receberão procedimentos de segurança, criptografia (para não permitir cópia e extração de conteúdo, permitindo apenas impressão fraca) usando o padrão do Acrobat.

Túlio Max de O. Guimarães  
Assinatura do (a) autor (a)

Data: 06 / 02 / 14

<sup>1</sup> Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.



**UFG**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO



Programa de Pós-Graduação em  
**ECOLOGIA E EVOLUÇÃO**  
ICB - UFG

Túlio Max de Oliveira Guimarães

**Modelos de nicho ecológico, registros fósseis e o pressuposto de equilíbrio das distribuições das espécies com o clima**

Orientador: Dra. Levi Carina Terribile

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre.

Goiânia, Goiás

Abril de 2014

Ficha catalográfica elaborada automaticamente  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a), sob orientação do Sibi/UFG.

Guimarães, Túlio Max de Oliveira

Modelos de nicho ecológico, registros fósseis e o pressuposto de equilíbrio das distribuições das espécies com o clima [manuscrito] / Túlio Max de Oliveira Guimarães. - 2014.

v, 33 f.: il.

Orientador: Profa. Dra. Levi Carina Terribile.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB) , Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2014.

Bibliografia.

Inclui mapas, gráfico, tabelas.

1. Modelos de nicho. 2. Registro fóssil. 3. *Mauritia flexuosa*. 4. *Tapirus terrestris*. I. Terribile, Levi Carina, orient. II. Título.

Túlio Max de Oliveira Guimarães

**Modelos de nicho ecológico, registros fósseis e o pressuposto de equilíbrio das distribuições das espécies com o clima**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre.

Banca avaliadora:

Dr. João Carlos Nabout

Dr. Crisóforo Fabrício Villalobos Camacho

Dra. Levi Carina Terribile (orientador)

Goiânia, Goiás

Abril de 2014

“Divided soul of a troubled man  
The final fight  
The final need to understand  
These tangled roots ripped  
from the ground  
Abandonment and worry  
Forever to be found  
Rain. Rain. Rain. Rain  
Take this hand of sorrow  
Take away my darkest days  
Rain. Rain. Rain. Rain.  
Take away my darkest days  
Return me for I feel I'm here to stay...”  
**Darkest Days - Black Label Society**

## AGRADECIMENTOS

A Levi Carina Terribile, por aceitar o desafio de me orientar, mesmo sabendo que eu não possuía nenhuma experiência prévia no assunto que abordamos durante o trabalho. Ao Matheus Souza Lima-Ribeiro por sempre ter agido como um orientador (e assim o considero), além de um amigo. Agradeço muito a vocês por toda ajuda, pelas discussões, pela paciência durante todo esse período, mesmo que eu tenha falhado por diversas vezes. Levarei comigo tudo que disseram como um aprendizado para minha vida.

Ao Guilherme de Oliveira, por ter pacientemente me ensinado a utilizar o *software* Bioensembles. Ao meu amigo Bruno Vilela (vulgo Macaxeira), por sempre me acudir, tenha sido com funções no R, mapas, ou apenas conselhos e tentativa de me colocar pra cima quando eu não via boas perspectivas (e isso ocorreu bastante). A Andressa Gatti, em nome do *Tapir Specialist Group*, por nos fornecer dados revisados de *T. terrestris*. Ao professor Dr. Paulo De Marco Jr., por ter me dado apoio em um momento de desespero total, me tranquilizando com palavras de quem já vivenciou a trajetória acadêmica. Muito obrigado mesmo! Ao Fabrício Villalobos, que como o Bruno e Paulo, também viu que eu passava por dificuldades e tentou me ajudar, mesmo que por poucas vezes eu tivesse coragem de pedir ajuda.

Aos colegas e amigos que fiz durante esse processo de formação, conhecendo as particularidades de alguns, e sabendo aproveitar aquilo de bom que cada um me transmitiu, mesmo que nas conversas “inúteis” que tivemos durante esses dois anos.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução e Universidade Federal de Goiás, por oferecer um ambiente de excelência em conhecimento, de forma gratuita.

A Fundação de Amparo a Pesquisa no Estado de Goiás (FAPEG) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento ao projeto que desenvolvi.

À minha família, por estar ao meu lado, me apoiando integralmente, mesmo sem saber das dificuldades e turbulências que passei durante esta fase. A Deus por me dar a capacidade de lutar, de tentar fazer o meu melhor e de não desistir. Agradeço ao senhor por me guiar durante toda a minha vida.



## **SUMÁRIO**

RESUMO .....	2
ABSTRACT .....	3
INTRODUÇÃO .....	4
MÉTODOS.....	6
Dados de ocorrência das espécies.....	6
Dados Climáticos.....	8
Construção dos Modelos .....	9
Avaliação dos Modelos .....	11
RESULTADOS .....	12
DISCUSSÃO.....	16
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	28

## RESUMO

Entender como as espécies estão espacialmente distribuídas pelo planeta tem sido um assunto exaustivamente discutido em ecologia ao longo das últimas décadas. Recentemente, abordagens baseadas nos Modelos de Nicho Ecológico têm surgido com o intuito de eliminar problemas relacionados à lacuna de informação geográfica sobre as espécies, uma vez que identifica locais no espaço geográfico que apresenta as condições ambientais favoráveis à persistência das mesmas. Vários fatores limitam o nicho fundamental das espécies e informações geográficas enviesadas acerca de sua distribuição podem levar a uma subestimativa das condições adequadas à ocorrência, revelando um desequilíbrio com o clima. Deste modo, a utilização de registros fósseis na construção dos Modelos de Nicho Ecológico pode ser uma maneira de melhorar as predições dos modelos, já que adiciona novas informações ambientais que não haviam sido encontradas atualmente. Deste modo, nosso objetivo foi investigar se os Modelos de Nicho Ecológico construídos para *Mauritia flexuosa* e *Tapirus terrestris* apresentaram melhora no poder preditivo pela adição de informação fóssil. Para isso, foram construídos diferentes modelos utilizando dados atuais apenas e modelos utilizando tanto informação atual quanto informação fóssil, em diferentes porcentagens. Através de uma Análise de Variância Fatorial, medimos se a adição de informação fóssil apresentava melhora significativa no poder preditivo dos modelos. Nossos resultados mostram que quando há pouca variação na informação ambiental adicionada (*M. flexuosa*), os modelos apresentam uma melhora significativa no poder preditivo, ao passo que para aqueles dados com maior variação (*T. terrestris*) o efeito é inverso. Isso se deve pela variação dos erros de omissão e comissão gerados durante o processo de modelagem.

**Palavras Chave:** Modelos de Nicho, Registro Fóssil, *Mauritia flexuosa*, *Tapirus terrestris*

## ABSTRACT

Understand how species are spatially distributed has been exhaustively discussed in ecology over the last decades. Recently, frameworks based on Ecological Niche Models (ENM) have emerged to avoid problems related to the lack of species geographical information, once it identifies which environmental suitable conditions of geographic space enable the persistence of species. Recently this approach has become a significant component in Systematic Conservation Planning, helping managers to select better areas to create reserves. Several factors limit the fundamental niche of species and poor geographical information about species distribution may lead to be an underestimation of suitable conditions that one species occurs, revealing a non-equilibrium with climate. Thus, using good fossil records to construct ecological niche models can be a better way to evaluate and improve ENM predictions and it allows us to estimate other suitable conditions not seen before. Thereby, our aim was to investigate if ENMs built for *Mauritia flexuosa*, and *Tapirus terrestris* improve with the addition of fossil information. So, different ENMs were built using, first, current records and, second, using different proportions of fossil data. The results showed that species closer to equilibrium with climate (*M. flexuosa*) had an improvement in model's performance with the addition of fossil records, while species with higher non-equilibrium (*T. terrestris*) decreased the model's performance.

**Keywords:** Ecological Niche Modeling, Fossil record, *Mauritia flexuosa*, *Tapirus terrestris*

## INTRODUÇÃO

A busca por padrões de distribuição e a compreensão sobre como e porque as espécies estão distribuídas de determinadas formas pelo planeta são um tema bastante antigo entre ecólogos e biogeógrafos (Guisan & Thuiller, 2005; Peterson & Soberón, 2012). Pesquisadores têm observado, ao longo dos anos, fortes relações entre o ambiente físico e as localidades em que as espécies ocorrem (Elith and Leathwick, 2009; Soberon and Peterson, 2005), reforçando a ideia proposta por Joseph Grinnell, em 1917, que se referia às condições abióticas como unidade de restrição da ocorrência das espécies (Grinnell, 1917). Posteriormente, George Evelyn Hutchinson, em 1957, propôs o conceito de nicho como sendo um conjunto de condições em um espaço multidimensional que seriam necessárias para que a espécie persistisse com taxas positivas de crescimento populacional (Hutchinson, 1957). Assim, um ambiente que não apresentasse interações bióticas desfavoráveis tais como competição, predação, dentre outros, caracterizaria o nicho fundamental das espécies, enquanto o nicho realizado seria uma porção do nicho fundamental na qual a espécie persistiria por ser competitivamente dominante (Pulliam, 2000).

Baseado na teoria do nicho, os modelos de nicho ecológico (*Ecological Niche Models* - ENM) surgiram como uma importante ferramenta para identificar localidades com condições adequadas para persistência de populações, com base em seus requerimentos ambientais (correlação entre ocorrência conhecida e preditores climáticos) (Soberón & Nakamura, 2009). Essa abordagem, ultimamente, tem se tornado componente significativo no planejamento sistemático de conservação (Austin, 2002). Assim, foi observado um acelerado aumento no uso dessas metodologias, com centenas de artigos sendo publicados a cada ano (Peterson & Soberón, 2012), e um aumento nas citações estimado em cinquenta vezes, nos últimos anos (Varela et al., 2014).

Existem, atualmente, diversas técnicas para descrever o nicho ecológico de uma espécie, através de ajustes baseados na correlação entre condições ambientais e localidades nas quais as espécies se encontram (Segurado & Araújo 2004; Elith et al. 2006), e suas projeções no espaço geográfico geram sua distribuição geográfica potencial. Essas técnicas têm sido amplamente utilizadas para discutir padrões e processos biogeográficos e estabelecer estratégias de conservação. Todavia, é importante considerar que tais técnicas variam em suas propriedades e pressupostos, havendo incertezas sobre quais delas são as mais adequadas (Araújo & Rahbek, 2006; Diniz-Filho et al., 2009).

Muitos estudos têm mostrado que diferentes métodos geram resultados contrastantes nas distribuições potenciais e também diferenças na adequabilidade ambiental para as espécies modeladas (Buisson et al., 2010; Pearson, 2007). Além disso, vários fatores podem limitar porções do nicho fundamental das espécies, como interações bióticas (competidores, predadores, etc) e barreiras para dispersão. Assim, as localidades onde observamos as espécies no presente podem não refletir todas as condições ambientais em que elas são capazes de persistir, revelando um desequilíbrio com o clima (Araujo & Pearson, 2005). Somado a isso, existem também vieses de amostragem dos dados (amostragem em regiões de mais fácil acesso; próximas a grandes centros de pesquisa, com tradição em estudos de história natural; amostragem em unidades de conservação) os quais aumentam essa lacuna no conhecimento sobre os requerimentos ambientais das espécies (Boakes et al., 2010; Hortal et al., 2008). Desta forma, os ENMs podem fornecer estimativas irreais sobre a distribuição das espécies, visto que a utilização de tais informações para a calibragem dos modelos fornece uma descrição incompleta do nicho (Hortal et al., 2008).

Visto que o nicho ocupado das espécies possui uma “janela” temporal, podendo mudar ao longo do tempo (Nogués-Bravo, 2009), a utilização de bons registros fósseis para a inferência

do nicho potencial (Peterson & Soberón, 2012) das espécies pode ser uma boa abordagem para validar e melhorar as predições dos ENMs, já que isso permite uma melhor representação das diferentes condições climáticas que delimitaram a ocorrência das espécies no passado, somando às informações do período atual (calibragem multitemporal), e desta maneira, possibilitando uma melhor representação de todas os requerimentos e tolerâncias climáticas das espécies estudadas (Nogués-Bravo, 2009). Deste modo, esperamos que a adição de informações fósseis forneça uma melhor representação do nicho para aquelas espécies que se encontram em desequilíbrio com o clima, refletindo posteriormente projeções mais realistas no espaço geográfico. Assim, o objetivo de nosso trabalho foi verificar como os ENMs criados para dois organismos (*Mauritia flexuosa* L.f., Plantae, Arecaceae – Buriti, e *Tapirus terrestris* L., Animalia, Tapiridae– Anta) respondem à adição de informações fósseis, e ainda, como os ENMs respondem à qualidade dos dados utilizados (informações revisadas por especialistas *versus* informações de bancos de dados) para a mesma espécie (Anta).

## MÉTODOS

### *Dados de ocorrência das espécies*

As ocorrências das espécies (*T. terrestris* e *M. flexuosa*) foram obtidas para o presente (Pontos de Ocorrência Atual – POA) e passado (Pleistoceno Tardio, últimos 50 mil anos; Pontos de Ocorrência Fóssil - POF), à partir dos bancos de dados (*Global Biodiversity Information Facility* – GBIF: <<http://www.gbif.org>>; *speciesLink*: <<http://slink.cria.org.br>>) e registros fósseis publicados na literatura, respectivamente. POA de *T. terrestris* também foram cedidos pelo "*Tapir Specialist Group*" (TSG/IUCN-SSC) e utilizados como um banco de dados de “especialistas” (dados mais completos e com menor erro associado à amostragem e

identificação) para analisar o desempenho dos modelos de nicho calibrados com diferentes tipos de dados (veja seção "Construção dos Modelos"). Para garantir a abordagem multitemporal durante a calibragem dos modelos de nicho, os POF foram divididos pela idade, formando dois conjuntos: o primeiro relacionado ao cenário climático do Último Máximo Glacial (UMG, 21 mil anos), e o segundo relacionado ao cenário climático do Holoceno Médio (HM, 6 mil anos) (veja próxima seção sobre os dados climáticos) (Figuras 1 e 2).

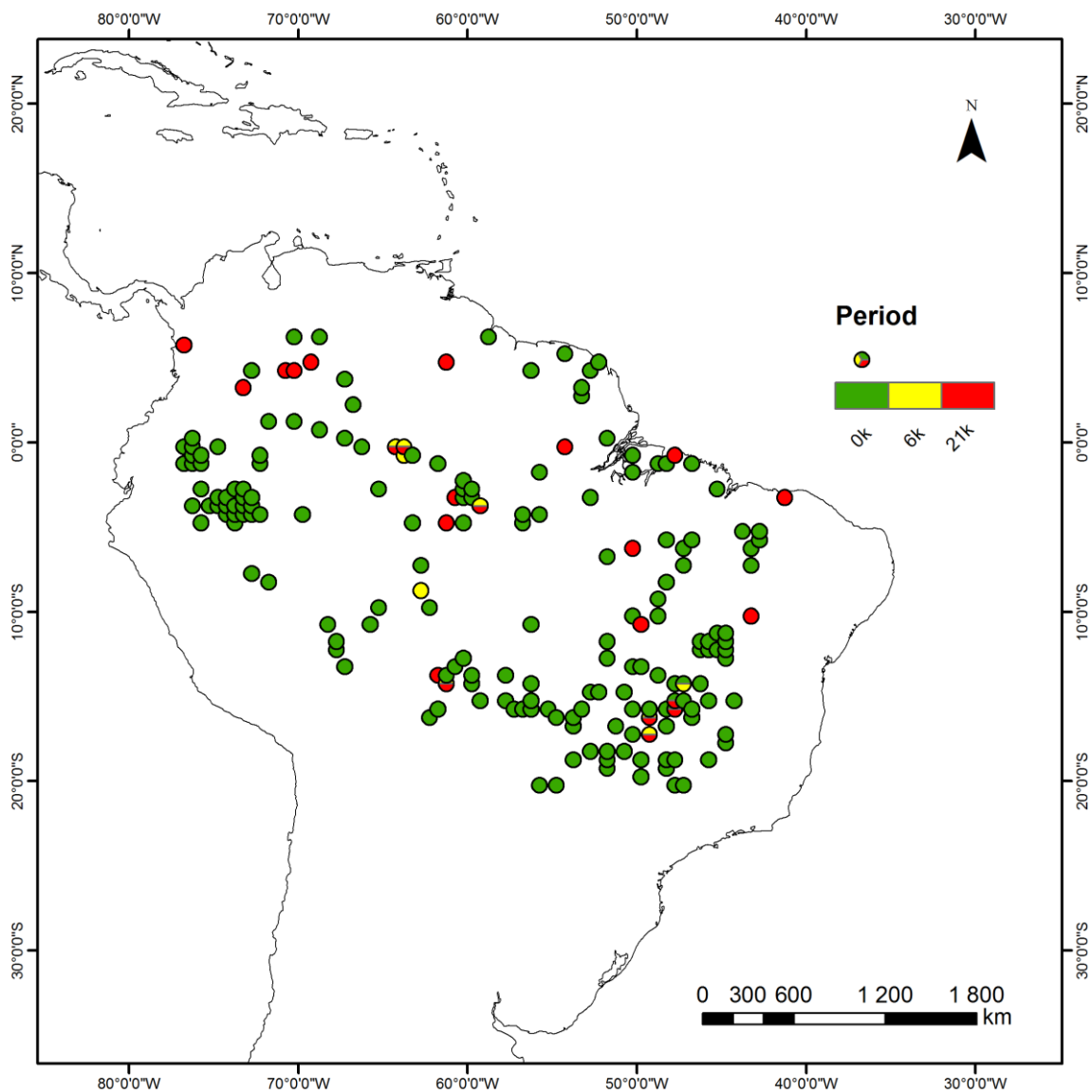


Figura 1: Pontos de Ocorrência Atual e Pontos de Ocorrência Fóssil de *M. flexuosa*.

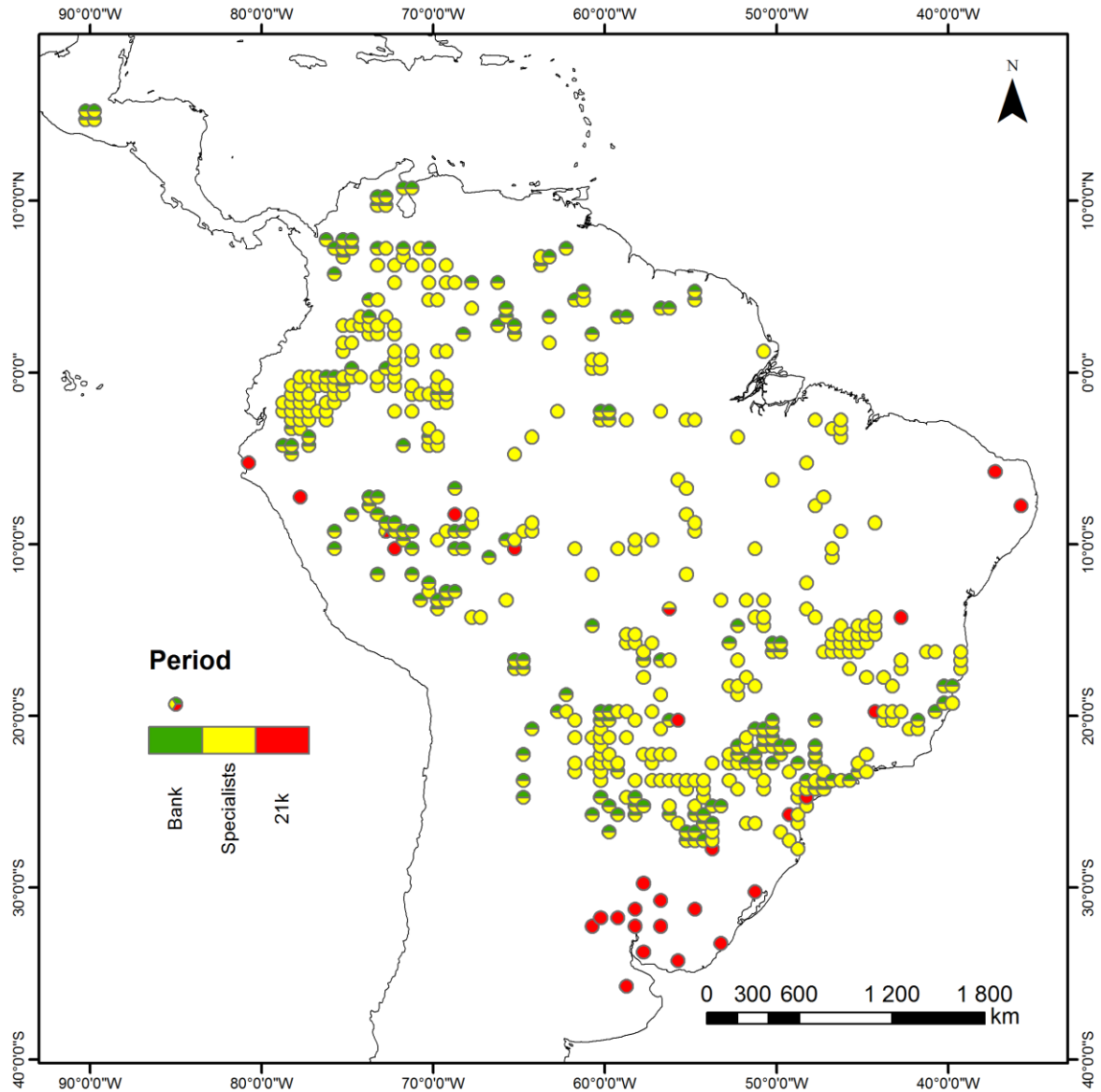


Figura 2: Pontos de Ocorrência Atual e Pontos de Ocorrência Fóssil de *T. terrestris*.

### *Dados Climáticos*

Os dados climáticos utilizados na construção dos modelos de nicho ecológico foram obtidos a partir de simulações climáticas que representam as condições de clima atual (simulações do período pré-industrial), HM (6 mil anos) e UMG (21 mil anos). Essas simulações foram derivadas de quatro modelos de circulação atmosférica-oceânica (*Coupled Atmosphere-Ocean*



*General Circulation Models*, AOGCMs), sendo CCSM4, CNRM-CM5, MIROC-ESM e MRI-CGCM3. Utilizamos esses AOGCMs, pois eles contêm variáveis ambientais contemporâneas aos pontos de ocorrência das espécies aqui utilizadas, tanto atuais quanto fósseis. Assim, as variáveis climáticas (temperatura média, máxima e mínima, e precipitação) mensalmente simuladas, foram obtidas e interpoladas para a mesma *Grid* de resolução 0.5° de latitude e longitude utilizada para mapear os registros de ocorrência, como pode ser visto na próxima sessão. Posteriormente, esses preditores climáticos foram utilizados para calcular todas as 19 variáveis bioclimáticas definidas na base de dados *WorldClim* (<<http://www.worldclim.org/bioclim>>). Com o intuito de reduzir a colinearidade entre os preditores utilizados para construir os ENMs, selecionamos cinco variáveis (média de temperatura anual, amplitude de temperatura anual, precipitação no mês mais úmido, precipitação no mês mais seco e precipitação no trimestre mais quente) a partir de uma análise fatorial com rotação ortogonal Varimax, do qual as variáveis com maior comunalidade em cada um dos cinco primeiros fatores foram selecionadas (veja Terribile et al. 2012 para maiores informações).

### ***Construção dos Modelos***

Os POA (*M. flexuosa* – 169 registros; *T. terrestris* – Banco – 174 registros; *T. terrestris* – Especialistas – 457 registros) e POF (*M. flexuosa* – HM - 27 registros; *M. flexuosa* – UMG - 9 registros; *T. terrestris* – UMG – 34 registros) das duas espécies foram plotados em uma *Grid* sobre toda a região neotropical, com cada célula medindo 0.5° latitude por 0.5° de longitude. Deste modo, obtivemos uma planilha com a informação de ocorrência (presença ou ausência) das espécies por toda a região Neotropical. Para analisar o efeito do incremento de novas informações ambientais aos ENMs (i.e. condições climáticas às quais as espécies

sobrevivem), selecionamos aleatoriamente diferentes proporções dos POF (25%, 50%, 75% e 100%), repetindo esse procedimento dez vezes, e os adicionamos aos POA, de forma que cada período a que pertencia os pontos de ocorrência das espécies ficassem contemporâneos às respectivas informações climáticas.

Esse mesmo procedimento foi realizado duas vezes para *T. terrestris*, com um grupo de ocorrências construído utilizando dados de bancos *online* e outro com dados provenientes de especialistas. Feito isso, obtivemos 5 conjuntos de ocorrência para cada organismo (*M. flexuosa*, *T. terrestris* – banco, *T. terrestris* – especialistas): A) POA; B) POA + 25% POF; C) POA + 50% POF; D) POA + 75% POF; E) POA + 100% POF (Figura 3).

Apenas Dados Atuais						
P/A	Var1	Var2	Var3	Var4	Var5	
0k	0k	0k	0k	0k	0k	

Dados Atuais e Dados Fósseis em diferentes porcentagens						
	P/A	Var1	Var2	Var3	Var4	Var5
100%	0k	0k	0k	0k	0k	0k
25%-100%	6k	6k	6k	6k	6k	6k
	21k	21k	21k	21k	21k	21k

**Figura 3: Estruturação dos dados de Ocorrência e das variáveis ambientais para a construção dos Modelos. P/A - Presença/ Ausência; Var- Variável Ambiental; 0k - Dados Atuais; 6k - Dados do HM; 21k - Dados do UMG.**

Para que obtivéssemos informações de ausência de espécies (pseudo-ausências) nós sorteamos células em que as espécies não foram registradas (*background*) dentro da grid do neotrópico, através de um método de distância (Mahalanobis), no qual localidades caracterizadas por condições ambientais mais próximas daquelas onde as espécies foram

amostradas possuíam menor chance de serem caracterizadas como ausências do que localidades com condições ambientais bastante distintas. Mantivemos a prevalência igual a 0,25 (Santika, 2011). Utilizamos doze algoritmos (métodos de presença e métodos de presença e ausência) para construção dos ENMs, que estão implementados na plataforma BIOENSEMBLES (Rangel et al. 2009). Os algoritmos foram *Bioclim*, *Ecological Niche Factor Analysis* (ENFA), *Distância Euclidiana* (DE), *Flexible Discriminant Analysis* (FDA), *Generalized additive models* (GAM), *Generalized Linear Models* (GLM), *Distância de Gower* (DG), *Distância de Mahalanobis* (DM), *Multivariate adaptive regression splines* (MARS), *Maximum Entropy* (Maxent), *Neural Networks* (NNet) e *Random Forest* (RndFor).

Nós dividimos aleatoriamente o conjunto de dados em duas porções: 75% das presenças como dados de treino, os quais foram utilizados para calibrar os modelos, e 25% das presenças como dados de teste, que posteriormente foram utilizados para avaliar os modelos. Este processo foi realizado 50 vezes e os 50 modelos gerados foram utilizados para construir mapas de ocorrência baseados nos limiares de corte estabelecidos pela curva ROC. Deste modo, obtivemos um gradiente de adequabilidade ambiental para cada espécie em toda a região Neotropical.

### ***Avaliação dos Modelos***

Para medir o desempenho preditivo dos ENMs, utilizamos o *True Skill Statistics* (TSS, Allouche, Tsoar, & Kadmon, 2006) e a *Area Under The Receiver Operating Characteristic* (ROC) *Curve* (AUC, Hanley & McNeil, 1982). Essas métricas são obtidas à partir da comparação entre os modelos gerados pelo conjunto de treino e os pontos observados presentes no conjunto de teste. Como o TSS é uma métrica dependente de um limiar de corte

previamente estipulado, selecionamos este com o valor de 0.5, onde valores de adequabilidade abaixo desse limiar eram considerados como ausência da espécie. Utilizamos também uma Análise de Variância (ANOVA) Fatorial, com o intuito de medir se o incremento de dados fósseis representa uma melhora significativa no desempenho dos modelos, baseado nos valores preditos por todos os modelos de nicho, modelos de circulação atmosférica global e pelos dados de ocorrência.

## RESULTADOS

Houve efeito significativo da adição de dados de ocorrência fóssil aos dados de ocorrência atuais para as duas espécies analisadas (Tabelas 1-3).

**Tabela 1: Significância das estatísticas AUC e TSS de *M. flexuosa*. SQ – Soma dos Quadrados; GL – Graus de liberdade; QM – Quadrado Médio.**

	AUC					TSS				
	SQ	GL	QM	F	p	SQ	GL	QM	F	p
<b>ENMs</b>	1,128	11	0,102	155,4	<b>&lt;0,001</b>	1,325	11	0,120	32,68	<b>&lt;0,001</b>
<b>AOGCMs</b>	0,009	3	0,003	4,6	<b>0,003</b>	0,274	3	0,091	24,77	<b>&lt;0,001</b>
<b>Dados</b>	0,011	4	0,003	4,5	<b>0,001</b>	0,297	4	0,074	20,15	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*AOGCMs</b>	0,075	33	0,002	3,5	<b>&lt;0,001</b>	0,438	33	0,013	3,6	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*Dados</b>	0,028	44	<0,001	1,0	0,506	0,184	44	0,004	1,14	0,251
<b>AOGCMs*Dados</b>	0,009	12	<0,001	1,2	0,313	0,051	12	0,004	1,15	0,311
<b>ENMs*AOGCMs*Dados</b>	0,067	132	<0,001	0,8	0,969	0,471	132	0,003	0,97	0,580
<b>Resíduo</b>	0,918	1392	<0,001			5,132	1392	0,003		

**Tabela 2: Significância das estatísticas AUC e TSS de *T. terrestris* - banco de dados. SQ – Soma dos Quadrados; GL – Graus de liberdade; QM – Quadrado Médio.**

	AUC					TSS				
	SQ	GL	QM	F	p	SQ	GL	QM	F	p
<b>ENMs</b>	2,476	11	0,225	165,7	<b>&lt;0,001</b>	1,491	11	0,135	28,94	<b>&lt;0,001</b>
<b>AOGCMs</b>	0,099	3	0,033	24,5	<b>&lt;0,001</b>	0,959	3	0,319	68,24	<b>&lt;0,001</b>
<b>Dados</b>	0,051	4	0,012	9,5	<b>&lt;0,001</b>	0,299	4	0,074	15,99	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*AOGCMs</b>	0,235	33	0,007	5,2	<b>&lt;0,001</b>	0,571	33	0,017	3,69	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*Dados</b>	0,071	44	0,001	1,2	0,185	0,301	44	0,006	1,46	<b>0,026</b>
<b>AOGCMs*Dados</b>	0,017	12	0,001	1,1	0,391	0,114	12	0,009	2,04	<b>0,018</b>
<b>ENMs*AOGCMs*Dados</b>	0,146	132	0,001	0,8	0,930	0,495	132	0,003	0,80	0,949
<b>Resíduo</b>	1,891	1392	0,001			6,522	1392	0,004		

**Tabela 3: Significância das estatísticas AUC e TSS de *T. terrestris* – especialistas. SQ – Soma dos Quadrados; GL – Graus de liberdade; QM – Quadrado Médio.**

	AUC					TSS				
	SQ	GL	QM	F	p	SQ	GL	QM	F	p
<b>ENMs</b>	2,640	11	0,240	405,4	<b>&lt;0,001</b>	1,182	11	0,107	54,75	<b>&lt;0,001</b>
<b>AOGCMs</b>	0,194	3	0,064	109,5	<b>&lt;0,001</b>	0,814	3	0,271	138,22	<b>&lt;0,001</b>
<b>Dados</b>	0,024	4	0,006	10,5	<b>&lt;0,001</b>	0,167	4	0,041	21,33	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*AOGCMs</b>	0,153	33	0,004	7,9	<b>&lt;0,001</b>	0,494	33	0,015	7,63	<b>&lt;0,001</b>
<b>ENMs*Dados</b>	0,029	44	<0,001	1,1	0,270	0,104	44	0,002	1,21	0,167
<b>AOGCMs*Dados</b>	0,005	12	<0,001	0,8	0,644	0,039	12	0,003	1,66	0,070
<b>ENMs*AOGCMs*Dados</b>	0,086	132	<0,001	1,1	0,214	0,273	132	0,002	1,06	0,322
<b>Resíduo</b>	0,824	1392	<0,001			2,734	1392	0,002		

A variância dos índices é sempre maior quando utilizamos apenas dados contemporâneos para calibrar os modelos. Ao adicionarmos uma pequena porcentagem de dados fósseis (25%) aos dados atuais de *M. flexuosa*, há um aumento nos valores TSS e AUC, e uma menor variância (Figura 4).

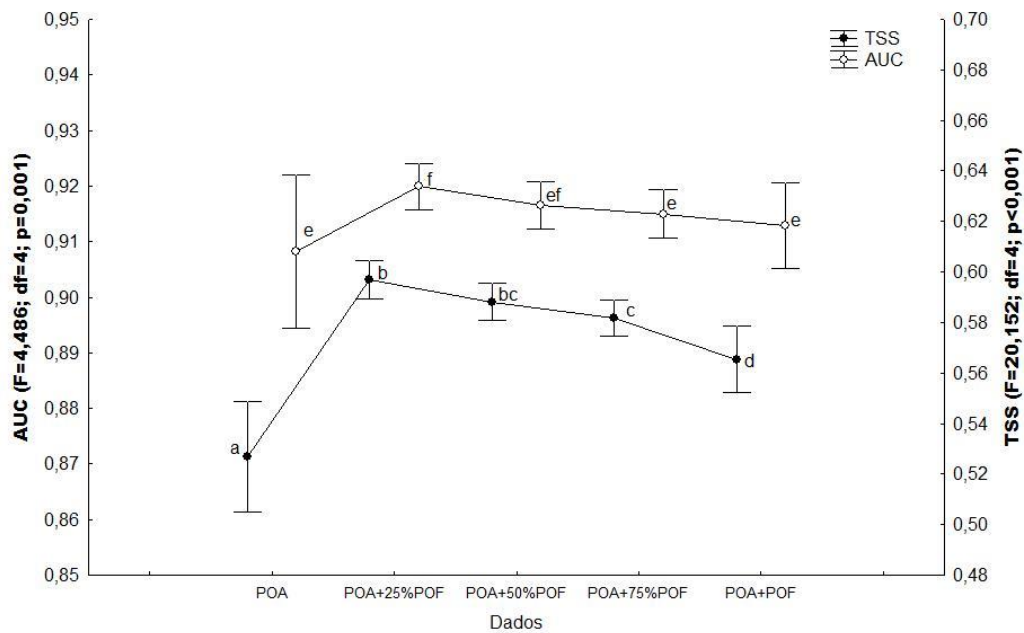


Figura 4: AUC e TSS de *M. flexuosa*. Letras iguais significam médias iguais em um teste *a posteriori* de Tukey ao nível de 5%.

Porém, quando a quantidade de informação fóssil se torna maior, é observada uma queda dos valores de TSS e AUC, seguido de um aumento da variância. Apesar disso, observamos que mesmo após essa queda, os índices permanecem superiores àqueles baseados apenas em ocorrências contemporâneas. Nota-se também um comportamento similar de ambas as estatísticas ( $r=0,592$ ;  $p<0,05$ ).

Ao contrário do que foi observado para *M. flexuosa*, a adição de POF aos POA implica em uma queda contínua dos valores de TSS e AUC para os dois conjuntos de dados de *T. terrestris* (Figuras 5 e 6), mantendo o padrão de menor variância dentro dos índices.

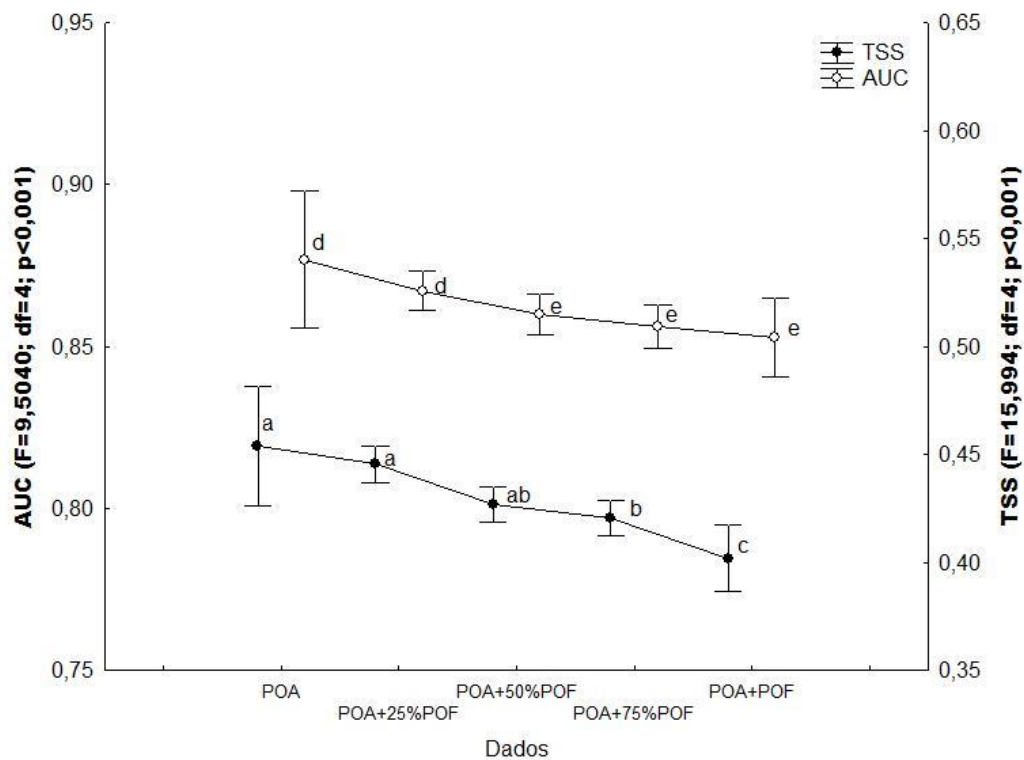


Figura 5: AUC e TSS de *T. terrestris* – banco de dados. Letras iguais significam médias iguais em um teste *a posteriori* de Tukey ao nível de 5%.

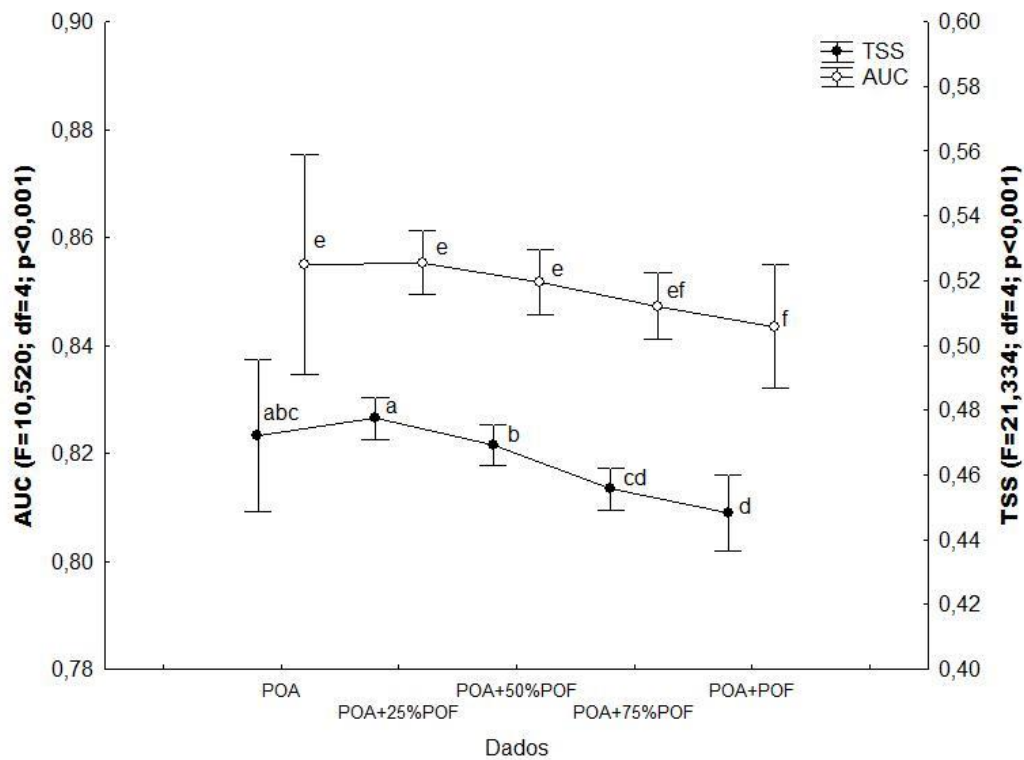


Figura 6: AUC e TSS de *T. terrestris* – especialistas. Letras iguais significam médias iguais em um teste *a posteriori* de Tukey ao nível de 5%.

O comportamento similar entre TSS e AUC também é mantido para *T. terrestris* (Banco de Dados:  $r=0,607$ ;  $p<0,05$  e Especialistas:  $r=0,701$ ;  $p<0,05$ ). Observamos ainda que para os valores de TSS de *T. terrestris* - Banco de dados houve interação significativa entre as porcentagens de POF inseridos no modelo com os algoritmos responsáveis pela criação dos modelos de nicho ecológico e com os modelos climáticos (Tabela 2).

## **DISCUSSÃO**

Durante a modelagem de nicho, um passo essencial à continuação do processo é a avaliação do desempenho dos modelos (Hirzel et al., 2006; Pearce and Ferrier, 2000; Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013), de forma que as predições geradas ao final do processo podem perder credibilidade caso esta fase seja ignorada (Fielding and Bell, 1997; Pearson, 2007). Basicamente, esse processo tem por objetivo avaliar a capacidade dos modelos em distinguir condições em que uma espécie está presente (Sensibilidade) daquelas em que ela está ausente (Especificidade) e, a partir daí, se a projeção do seu nicho climático no espaço geográfico representa uma predição diferente daquelas geradas ao acaso (Allouche et al. 2006; Fielding & Bell, 1997; Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013). Desta forma, a avaliação de desempenho dos modelos se torna uma importante fonte de explicações, podendo ser utilizada para comparar técnicas de modelagem (visto a grande quantidade de algoritmos disponíveis), para verificar fragilidades no arcabouço do trabalho, e assim desenvolver melhorias (Elith & Graham, 2009), permitindo também que as propriedades e particularidades dos dados biológicos possam ser utilizadas para medir diferenças de desempenho entre as predições (Allouche et al., 2006; Pearce and Ferrier, 2000).



Existem várias formas para se calcular o desempenho dos modelos. A estatística AUC (Hanley & McNeil, 1982) se tornou uma técnica largamente utilizada (Fielding and Bell, 1997; Lobo et al., 2008) e é caracterizada pela independência de um fator de corte subjetivo (*threshold*) (Allouche et al., 2006; Fielding and Bell, 1997; Franklin, 2009). O AUC é uma importante medida de acurácia dos modelos, pois confronta todos os valores de Sensibilidade (positivos verdadeiros) contra aqueles que são preditos como verdadeiros, mas na realidade não são observados (falsos positivos ou “1-Especificidade”) (Pearce and Ferrier, 2000), fornecendo um único valor de desempenho total do modelo (Allouche et al., 2006; Fielding and Bell, 1997; Lobo et al., 2008). Além disso, esta métrica se mostra independente de valores de prevalência (proporção de localidades em que a espécie encontra-se presente) (Manel et al., 2001).

Por outro lado, é importante que mais de uma métrica de avaliação seja utilizada, já que os ajustes estatísticos de cada algoritmo são diferentes, de modo que apenas uma métrica não consiga avaliar os importantes aspectos gerados por cada modelo (Elith & Graham, 2009; Hirzel et al., 2006). Visto isso, o TSS (Allouche et al., 2006) é utilizado como uma métrica de avaliação de modelos dependente de um fator de corte. Comparado aos seus relativos, o TSS possui a vantagem de não ser sensível aos valores de prevalência especificados durante o processo de modelagem (Allouche et al., 2006).

Nossos resultados de AUC e TSS mostram que os modelos construídos para *M. flexuosa* apresentam uma melhora significativa em suas predições ao adicionarmos uma pequena proporção das novas informações climáticas ao conjunto de dados, referentes aos dados de ocorrência fóssil (25% de POF), fazendo com que os modelos passem a acertar mais as localidades onde a espécie é realmente encontrada. Por consequência, há uma diminuição do erro de comissão, e sugere que a espécie possa estar em equilíbrio com o clima, já que o

ajuste entre os dados do conjunto de calibração e avaliação se torna maior (observado pelo aumento das estatísticas AUC/TSS), revelando que a espécie é encontrada nas áreas que são a ela adequadas. Porém, à medida que mais informações são adicionadas (50%, 75% e 100% de POF), os modelos começam a apresentar redução no desempenho preditivo. Isso se dá porque o modelo deixa de prever as novas localidades onde a espécie é observada pela adição de POF, aumentando o erro de omissão (aumento pouco significativo) (Figura 7).

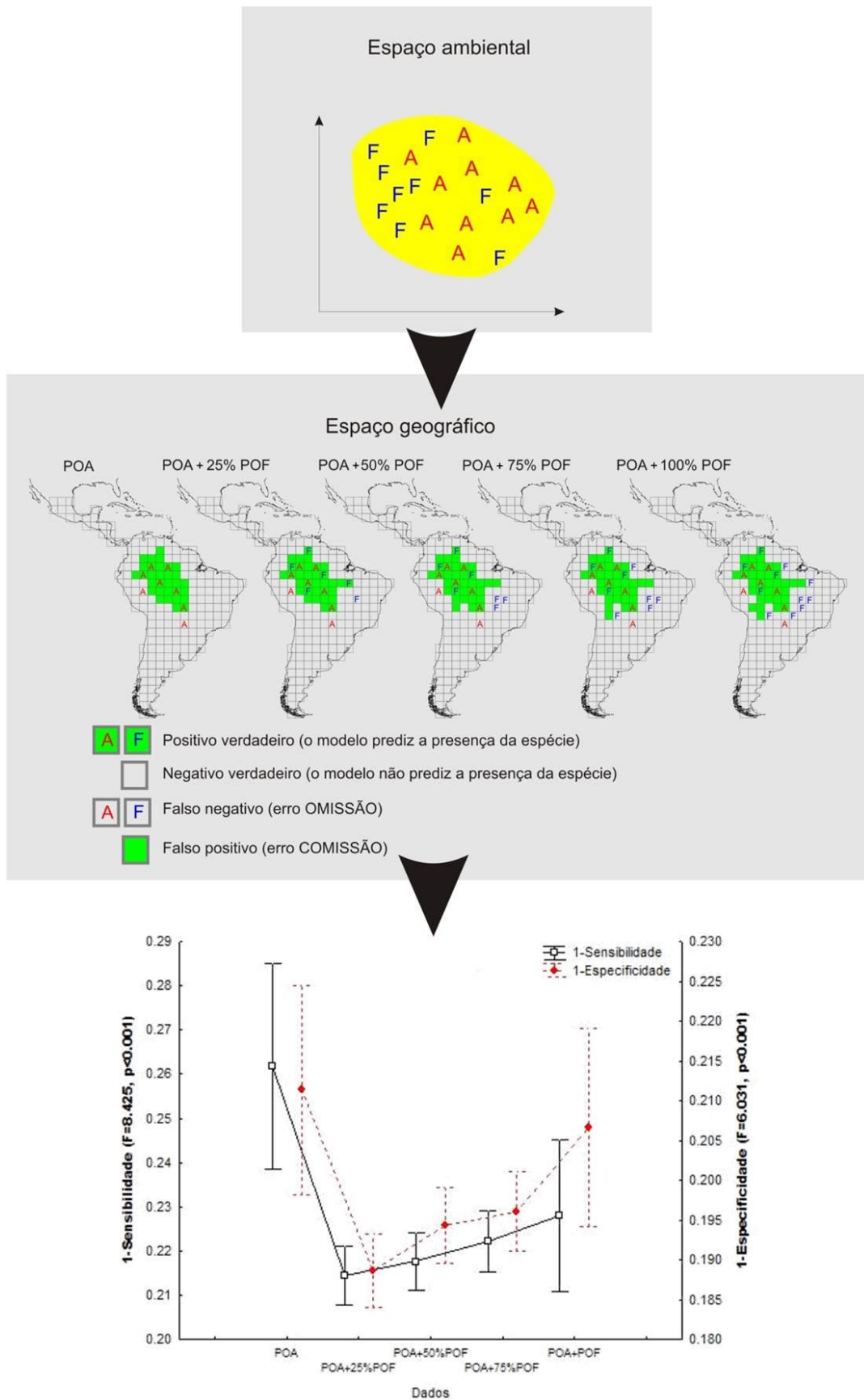


Figura 7: Efeito da adição de dados fósseis de *M. flexuosa* sobre os erros de Omissão e Comissão. A – Atual; F – Fóssil.

Esse comportamento reflete que não existem grandes diferenças entre a distribuição (no espaço ambiental) da espécie no passado e no presente, indicando que a ela continua ocorrendo em regiões climaticamente similares entre todos os períodos analisados (Figura 8).

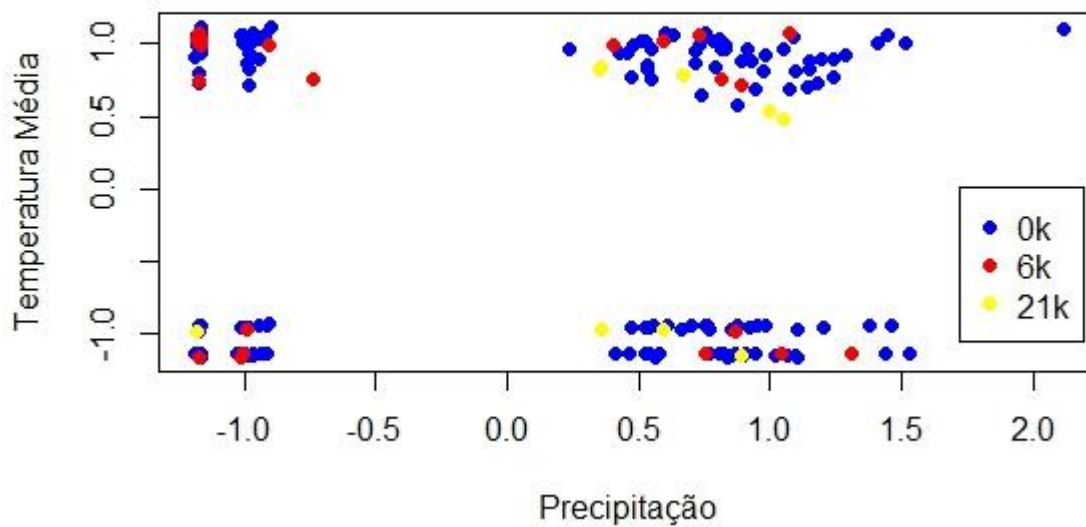


Figura 8: Ocorrência de *M. flexuosa* no espaço ambiental (apenas para duas variáveis). 0k - Atual; 6k - HM; 21k – UMG.

Deste modo, as condições climáticas em que os fósseis são encontrados foram bem semelhantes àquelas em que os indivíduos ocorrem atualmente (Figura 9), sustentando o pressuposto que deve ser assumido de que o nicho da espécie se mantém estável durante o intervalo de tempo em que os ENMs são construídos.

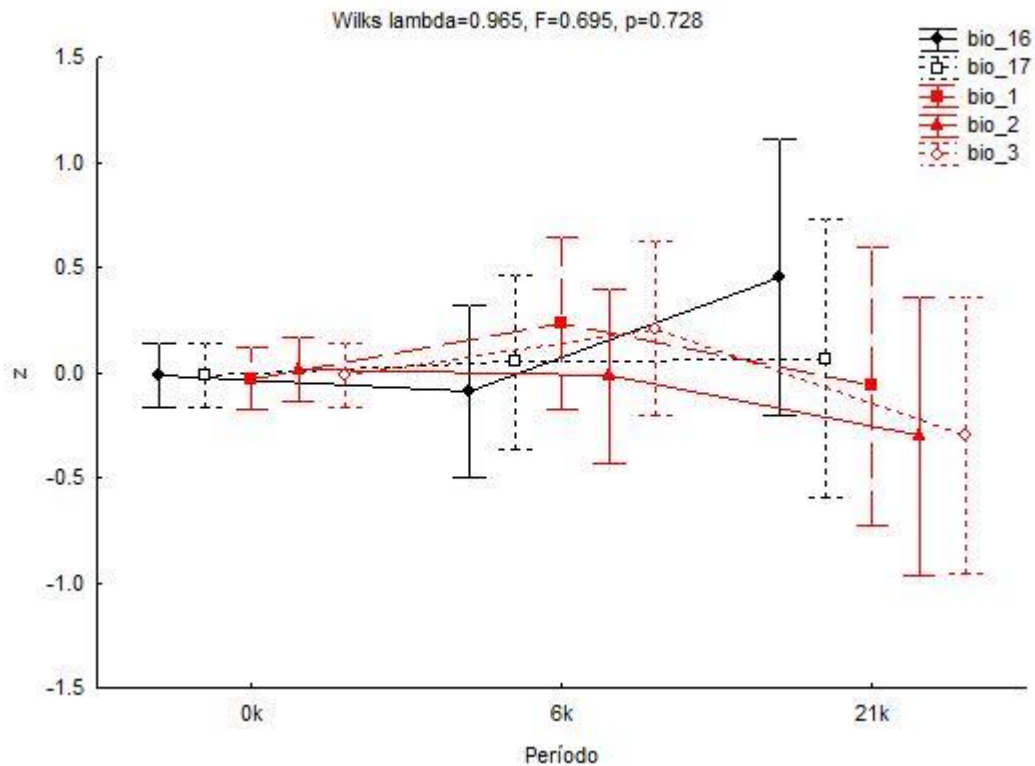


Figura 9: Variação dos preditores bioclimáticos de *M. flexuosa* no tempo atual (0k) e fóssil (6k – HM; 21k – UMG). As variáveis foram transformadas (transformação z) para que se apresentassem na mesma escala de medida.

Quando analisamos os modelos de nicho de *T. terrestris* com POA obtidos em bancos de dados, percebemos que o pressuposto de estabilidade do nicho da espécie ao longo do período modelado também é confirmado (Figura 10). Porém, uma parte das informações fósseis adicionadas aos modelos é caracterizada por condições diferentes das encontradas atualmente (Figura 11). Isso faz com que a área predita pelos modelos como ocorrência aumente bastante, passando a prever sua ocorrência em localidades onde de fato a espécie não é observada. Assim há um aumento no erro de COMISSÃO. Além disso, há um aumento na OMISSÃO, pois localidades em que a espécie se encontra também estão deixando de ser representadas, refletindo a perda de poder preditivo por parte dos ENMs (Figura 12).

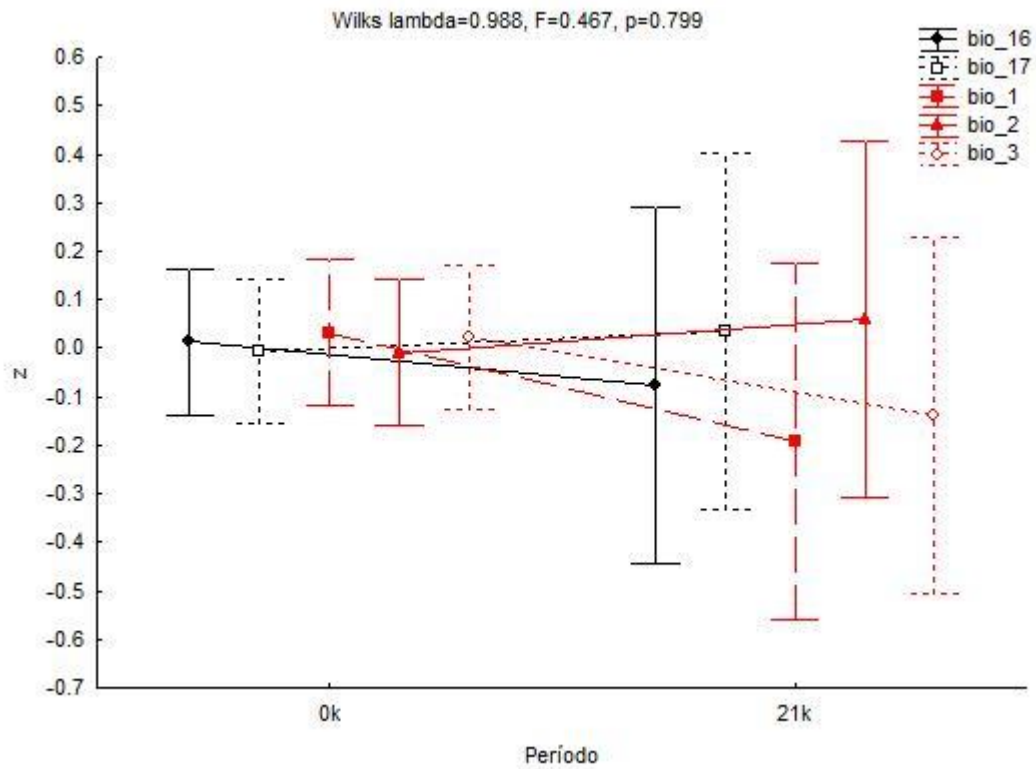


Figura 10: Variação dos preditores bioclimáticos de *T. terrestris* (banco de dados) no tempo atual (0k) e fóssil (6k – HM; 21k – UMG). As variáveis foram transformadas (transformação z) para que se apresentassem na mesma escala de medida.

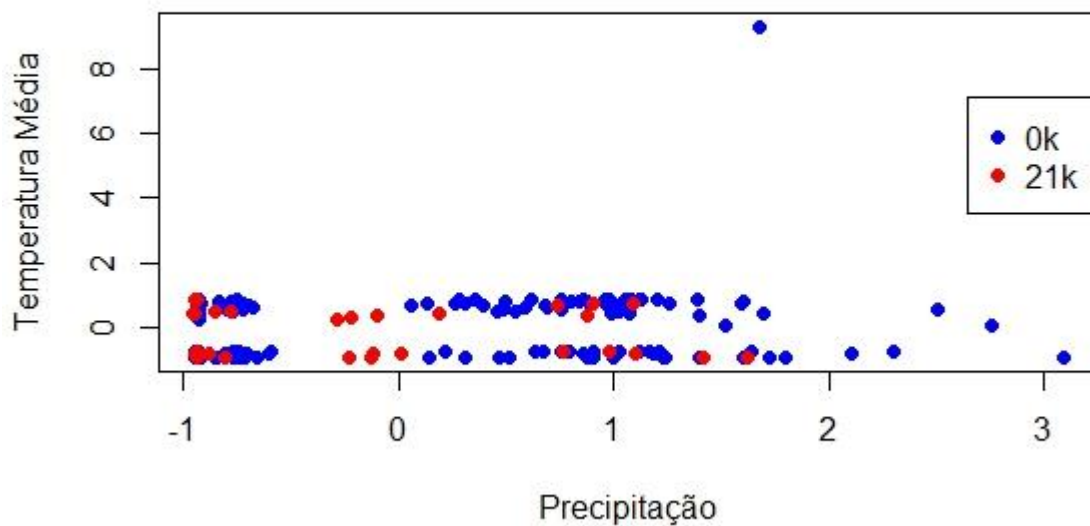


Figura 11: Ocorrência de *T. terrestris* (Banco de Dados) no espaço ambiental (apenas para duas variáveis). 0k - Atual; 21k – UMG.

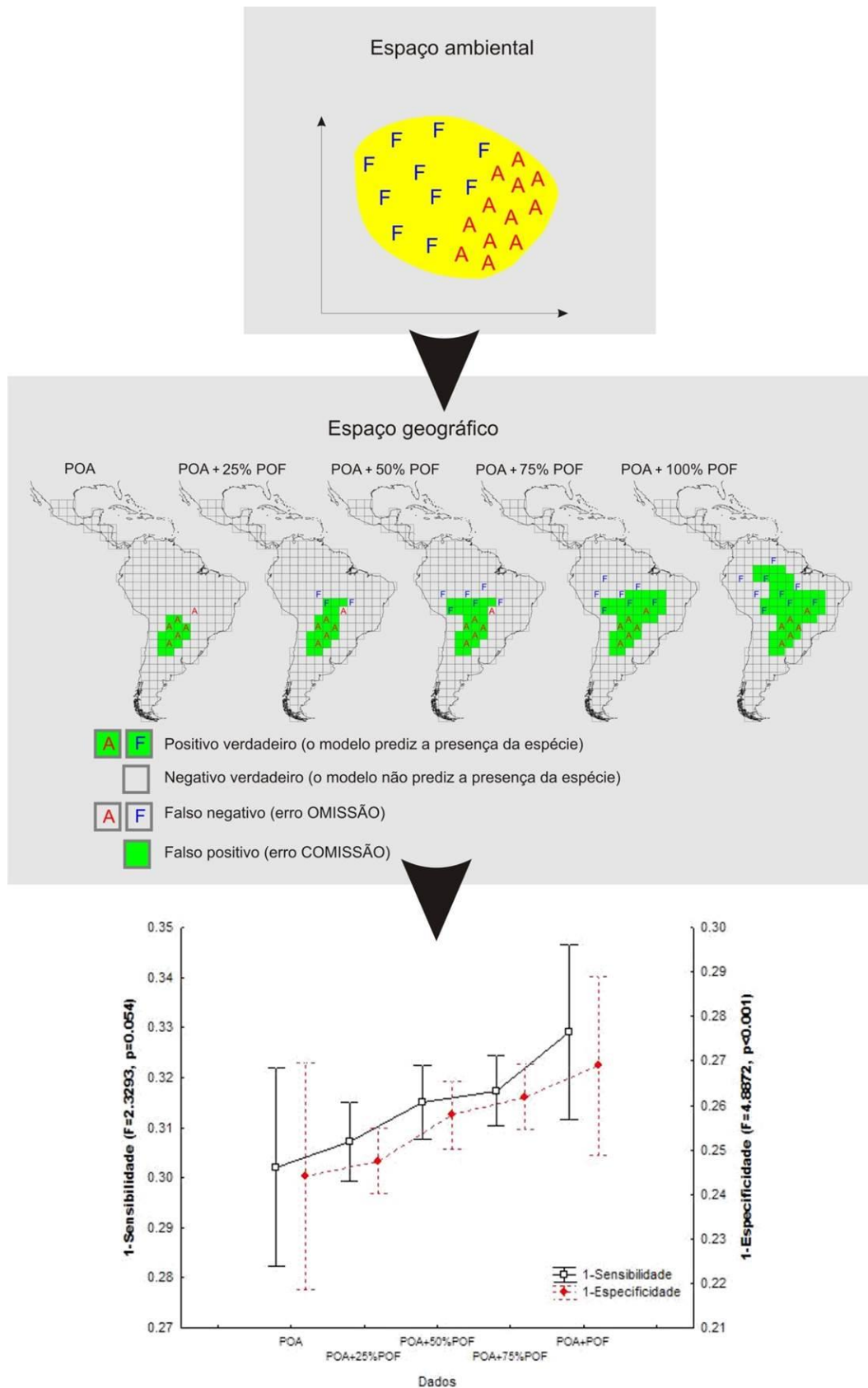


Figura 12: Efeito da adição de dados fósseis de *T. terrestris* (Banco de Dados) sobre os erros de Omissão e Comissão. A – Atual; F – Fósil.

Observamos pela comparação deste conjunto de dados com o proveniente de especialistas que as amostras são geograficamente e climaticamente enviesadas, pois não refletem grande parte das localidades onde *T. terrestris* é realmente observada (i.e. região Amazônica – Figura 2). Como a espécie não ocupa todas as regiões que são a ela climaticamente favoráveis, a mesma se caracteriza em desequilíbrio com o clima atualmente.

Os pressupostos relativos aos ENMs de *T. terrestris* construídos com dados de especialistas são confirmados de forma similar ao encontrado nos ENMs com informações de bancos de dados (estabilidade do nicho – Figura 13).

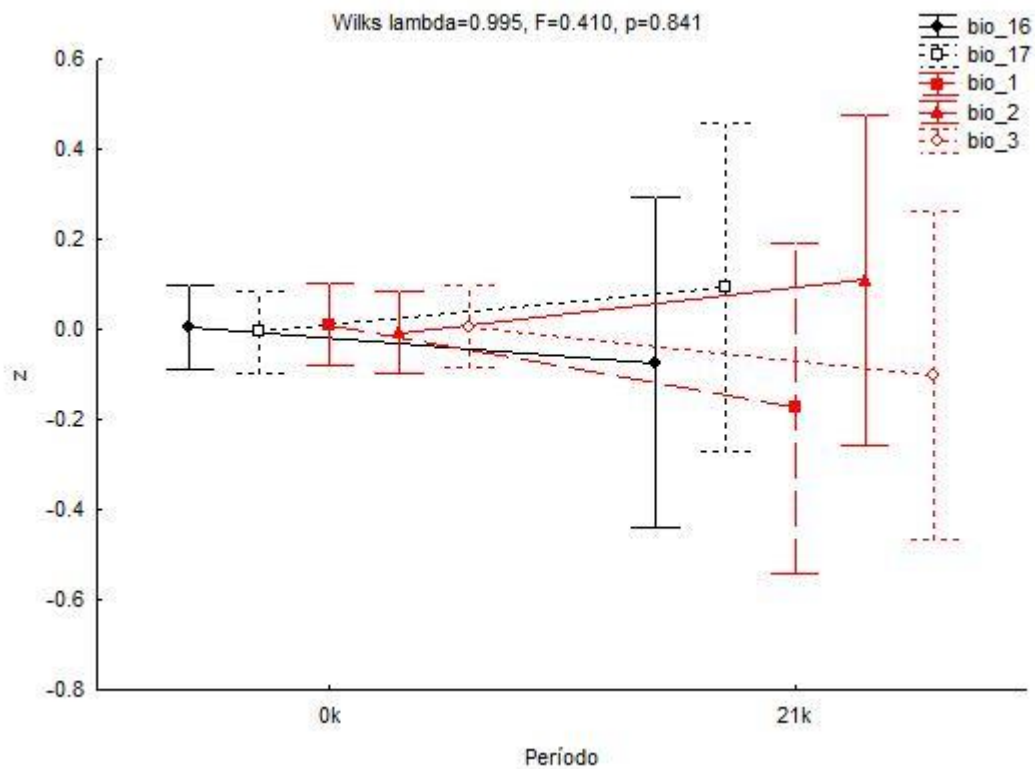


Figura 13: Variação dos preditores bioclimáticos de *T. terrestris* (especialistas) no tempo atual (0k) e fóssil (6k – HM; 21k – UMG). As variáveis foram transformadas (transformação z) para que se apresentassem na mesma escala de medida.



Quando avaliamos os modelos deste grupo, observamos uma melhora ao adicionarmos pequena informação fóssil (25% POF). Isso indica que a inserção de fósseis preenche as células preditas como presença que antes estavam vazias, diminuindo o erro de COMISSÃO (vale ressaltar que não se apresenta como uma melhora significativa) e, à medida que aumentamos a proporção de fósseis, alteramos a informação ambiental utilizada na construção dos ENMs (Figura 14).

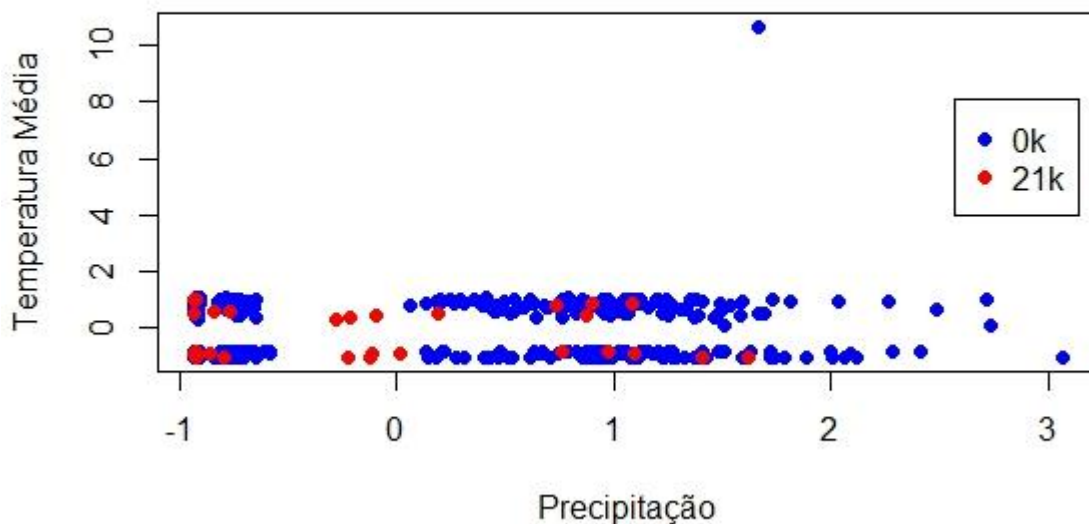


Figura 14: Ocorrência de *T. terrestris* (Especialistas) no espaço ambiental (apenas para duas variáveis). 0k - Atual; 21k – UMG.

Deste modo, a área predita pelos ENMs se torna maior (proveniente das novas condições ambientais), aumentando o erro de COMISSÃO, já que localidades onde a espécie não foi observada passem a ser preditas como presenças (Figura 15).

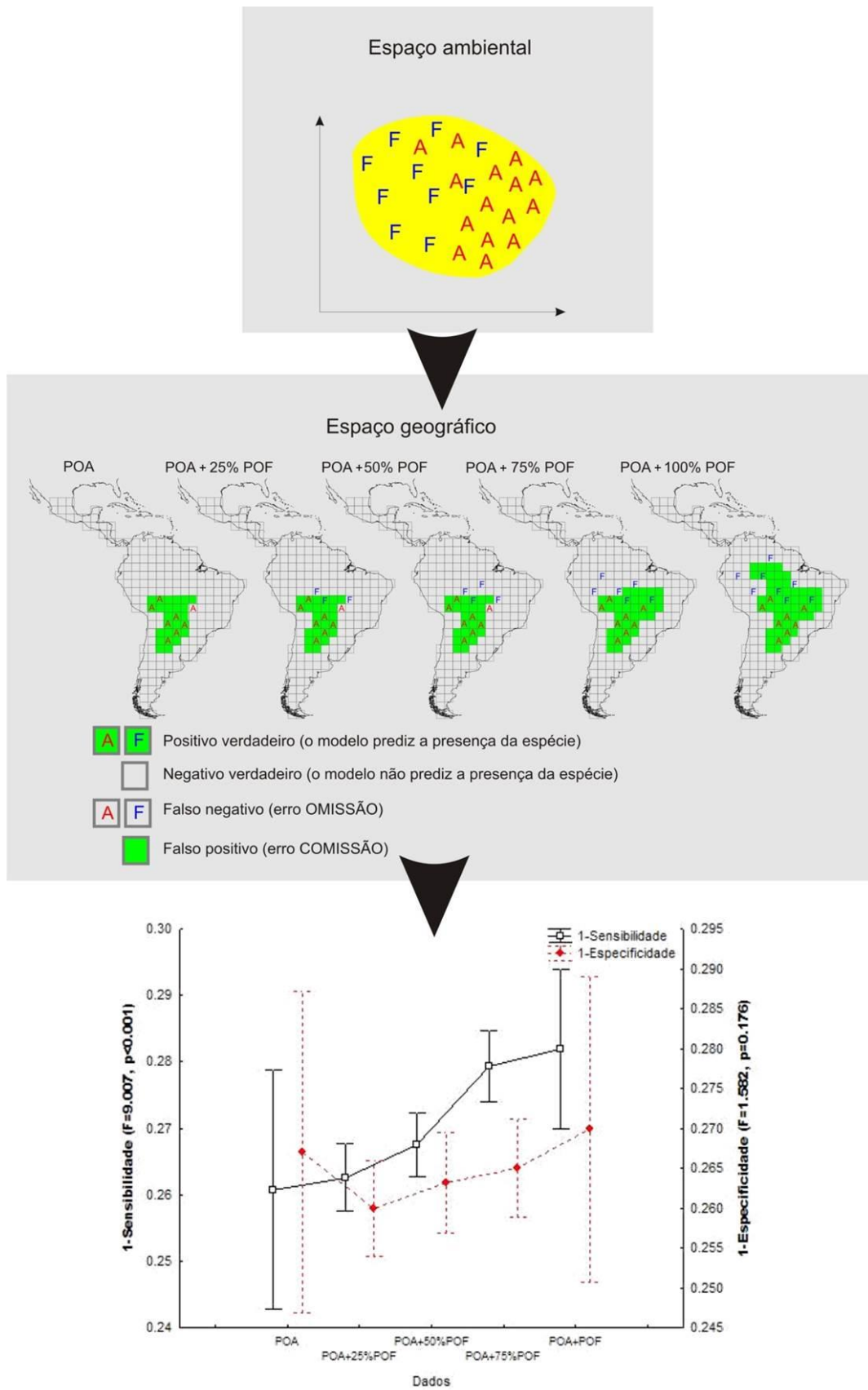


Figura 15: Efeito da adição de dados fósseis de *T. terrestris* (especialistas) sobre os erros de Omissão e Comissão. A – Atual; F – Fósil.

As projeções dos ENMs no espaço geográfico são de fundamental importância para o conhecimento das localidades climaticamente mais adequadas às espécies, já que elas refletem os requerimentos ambientais necessários para a persistência das mesmas. Desta forma, essa metodologia tem sido largamente utilizada no planejamento sistemático em conservação (Margules and Pressey, 2000), para auxiliar na seleção de áreas para criação de Unidades de Conservação (UC's). Porém, há muito têm sido notadas evidências de mudanças no clima, e alguns autores têm buscado analisar a eficiência dessas UC's em proteger as espécies frente a cenários de mudanças climáticas (Araujo et al., 2004; Marini et al., 2009). Visto que as áreas de ocorrência das espécies são naturalmente dinâmicas (devido a fatores climáticos, interações bióticas, pressões antrópicas, capacidade de dispersão), e que o clima tem mudado rapidamente, alterando regimes de precipitação e temperatura (Araújo and Rahbek, 2006; IPCC, 2002; Lovejoy, 2008; Parmesan, 2006; Williams and Jackson, 2007), há uma crescente preocupação de que as UC's existentes não consigam representar futuramente as espécies. Porém, esses trabalhos não consideram o fato de as espécies não estarem em equilíbrio com o clima atualmente. Na verdade, o que conhecemos acerca dos requerimentos ambientais das espécies representa apenas uma porção do seu nicho fundamental, e desta forma, todas elas possuem um certo grau de desequilíbrio com o clima (Araujo and Pearson, 2005; Munguía et al., 2012). Visto isso, os modelos construídos influenciados por esse viés poderiam apresentar uma subestimativa das regiões de potencial ocorrência das espécies, e as conclusões sobre a representatividade das UC's se tornariam mais pessimistas. Desta forma, nossa abordagem se torna especialmente útil já que a utilização de dados fósseis como complementação de informações sobre o nicho das espécies altera as predições dos ENMs, visto que o nicho fundamental se torna melhor representado (Nogués-Bravo, 2009). Assim, os ENMs, quando projetados no espaço geográfico, poderiam representar melhor as localidades onde as espécies possuem potencial de ocorrência.

Nossa abordagem mostra também que a distribuição dos preditores no espaço ambiental tem importância fundamental no desempenho preditivo dos modelos (Oliveira et al., 2014). Porém, para um completo entendimento acerca do comportamento dessas variáveis, faz-se necessário a construção de modelos com “espécies virtuais”, o que permitiria controlar todo o espaço ambiental que caracteriza o nicho das espécies em questão. Deste modo, ao aplicar filtros ambientais (Varela et al 2014) ou amostrar porções específicas do nicho da espécie, podemos observar o comportamento dos modelos, diminuindo os vieses inerentes aos dados utilizados na construção dos ENMs, e reduzindo as incertezas inerentes ao uso da ferramenta. Implementadas as melhorias provenientes dessa abordagem, acreditamos que a utilização de informação fóssil na construção de ENMs resultaria em modelos mais robustos, com predições mais confiáveis sobre as localidades climaticamente adequadas às espécies.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Araujo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P.H., 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Glob. Chang. Biol.* 10, 1618–1626. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00828.x
- Araujo, M.B., Pearson, R.G., 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography (Cop.)*. 693–695.

- Araújo, M.B., Rahbek, C., 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science* 313, 1396–7. doi:10.1126/science.1131758
- Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution : an interface between ecological theory and statistical modelling 157.
- Boakes, E.H., McGowan, P.J.K., Fuller, R. a, Chang-qing, D., Clark, N.E., O’Connor, K., Mace, G.M., 2010. Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS Biol.* 8, e1000385. doi:10.1371/journal.pbio.1000385
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Glob. Chang. Biol.* 16, 1145–1157. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x
- De Oliveira, G., Rangel, T.F., Lima-Ribeiro, M.S., Terribile, L.C., Diniz-Filho, J.A.F., 2014. Evaluating, partitioning, and mapping the spatial autocorrelation component in ecological niche modeling: a new approach based on environmentally equidistant records. *Ecography (Cop.)*. no–no. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00564.x
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rangel, T.F., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Diniz-filho, A.F., Nogue, D., Arau, M.B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography (Cop.)*. 32, 897–906. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x
- 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 (Cop.)*. 32, 66–77. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05505.x

- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 677–697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* 24, 38–49. doi:10.1017/S0376892997000088
- Franklin, J., 2009. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge Univ. Press.
- Grinnell, J., 1917. The Niche Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427–433.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., Guisan, A., 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecol. Modell.* 199, 142–152. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017
- Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J.F., Lobo, J.M., Baselga, A., 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos* 117, 847–858. doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16434.x
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–27. doi:10.1007/978-3-642-38007-5\_26
- IPCC, 2002. *CLIMATE CHANGE AND BIODIVERSITY*. Tech. Rep.

- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions 3, 385–393.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lovejoy, T., 2008. Climate change and biodiversity A changing environment : the effect on 27, 1–8.
- Manel, S., Williams, H.C., Ormerod, S.J., 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *J. Appl. Ecol.* 38, 921–931. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–53. doi:10.1038/35012251
- Marini, M.Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L.E., Jiguet, F., 2009. Major current and future gaps of Brazilian reserves to protect Neotropical savanna birds. *Biol. Conserv.* 142, 3039–3050. doi:10.1016/j.biocon.2009.08.002
- Munguía, M., Rahbek, C., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Araújo, M.B., 2012. Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *PLoS One* 7, e34420. doi:10.1371/journal.pone.0034420
- Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions 106.

- Nogués-Bravo, D., 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 521–531. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change 637–671. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pearce, J., Ferrier, S., 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression 133, 225–245.
- Pearson, R.G., 2007. Species ' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners 1–50.
- Peterson, a T., Soberón, J., 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. *Nat. Conserv.* 10, 102–107.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution 349–361.
- Santika, T., 2011. Assessing the effect of prevalence on the predictive performance of species distribution models using simulated data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 181–192. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00581.x
- Soberon, J., Peterson, A.T., 2005. INTERPRETATION OF MODELS OF FUNDAMENTAL ECOLOGICAL NICHES AND SPECIES ' DISTRIBUTIONAL AREAS. *Biodivers. Informatics* 2, 1–10.
- Varela, S., Anderson, R.P., García-valdés, R., Fernández-gonzález, F., 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models 1–8. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x



Williams, J.W., Jackson, S.T., 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Front. Ecol. Environ.* 5, 475–482. doi:10.1890/070037