

ERASMO ANDRADE DA SILVA

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DO COMPLEXO DE ESPÉCIES *Thamnophilus punctatus* (AVES, THAMNOPHILIDAE): UMA LINHAGEM DE FLORESTAS SECAS DOS NEOTRÓPICOS.

SERRA TALHADA,

2018



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DO COMPLEXO DE ESPÉCIES *Thamnophilus punctatus* (AVES, THAMNOPHILIDAE): UMA LINHAGEM DE FLORESTAS SECAS DOS NEOTRÓPICOS.

Erasmio Andrade da Silva

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Universidade Federal Rural de Pernambuco como exigência para obtenção do título de Mestre.

Linha de pesquisa: Ecologia, Conservação e uso da Biodiversidade de Ambientes Terrestres.

Prof. Dr. Alexandre Mendes Fernandes
Orientador

Prof. Dr. Helder Farias Pereira de Araújo
Co-orientador

SERRA TALHADA,

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca da UAST, Serra Talhada-PE, Brasil

S586m Silva, Erasmo Andrade da

Modelagem de distribuição do complexo de espécies
Thamnophilus punctatus (aves, thamnophilidae): Uma
linhagem de florestas secas dos neotrópicos / Erasmo Andrade
da Silva. – Serra Talhada, 2018.

44 f. : il.

Orientador: Alexandre Mendes Fernandes.

Coorientadores: Helder Farias Pereira de Araújo.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade
e Conservação, Serra Talhada, PE, 2018.

Inclui referências.

1. Mudanças climáticas. 2. Climatologia - América do Sul
. 3. Pássaros - *Thamnophilus punctatus*. I. Fernandes,
Alexandre Mendes, orient. II. Araújo, Helder Farias Pereira
de, coorient. III. Título.

CDD

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DO COMPLEXO DE ESPÉCIES *Thamnophilus punctatus* (AVES, THAMNOPHILIDAE): UMA LINHAGEM DE FLORESTAS SECAS DOS NEOTRÓPICOS.

ErasmO Andrade da Silva

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de mestre em Biodiversidade e Conservação. Defendida e aprovada em ___/___/___ pela seguinte Banca Examinadora.

Prof. Dr. Alexandre Mendes Fernandes
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE
Unidade Acadêmica de Serra Talhada - UAST

Prof^a. Dr^a. Maria das Graças Santos das Chagas– Membro Externo
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE
Unidade Acadêmica de Serra Talhada - UAST

Prof. Dr. Martinho Cardoso de Carvalho Junior– Membro Externo
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE
Unidade Acadêmica de Serra Talhada - UAST

Prof. Dr. Edgar Alberto do Espírito Santo Silva - Membro Externo – (Suplente)
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE
Unidade Acadêmica de Serra Talhada - UAST

Prof. Dr. Airton Torre Carvalho– Membro Interno (Suplente)
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE
Unidade Acadêmica de Serra Talhada - UAST

Dedicatória

A todos os meus familiares e amigos, dedico.

Agradecimentos

Ao meu orientador Alexandre, por toda dedicação e ensinamentos durante esses dois anos.

Ao meu Co-orientador Helder, pela acolhida em Areia e por sua orientação e dedicação para comigo.

À banca examinadora do trabalho, Prof. Dr^a. Maria das Graças Santos das Chagas, Prof. Dr. Edgar Alberto do Espírito Santo Silva, bem como os suplentes Prof. Dr. Martinho Cardoso de Carvalho Junior e ao Prof. Dr. Airton Torre Carvalho pela disponibilidade e importantes contribuições concedidas.

Aos amigos que fiz em Areia- PB Wylde, Caio, Ítalo e André pela acolhida durante as minhas visitas à UFPB.

Por fim, agradeço a minha família que estiveram sempre ao meu lado me apoiando desde sempre e que são o motivo de eu está onde estou hoje. E a todos que fizeram parte direto ou indiretamente dessa minha etapa da vida que está sendo concluída.

À Fundação Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de mestrado.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco/Unidade Acadêmica de Serra Talhada e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação.

Resumo

Vários estudos mostram que as mudanças climáticas vêm sendo acelerada devido à atividades antrópicas e isso tem causado grande perda da biodiversidade. Estudos de modelagem fornecem informações de como as espécies reagiram no passado frente às alterações climáticas intensas e podem ser usados para compreender o grau de suscetibilidade e resposta da biota às mudanças climáticas atuais e do futuro. Este trabalho teve como objetivo determinar efeitos de mudanças climáticas e modificações da paisagem na distribuição geográfica do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus*, uma linhagem de pássaro com ampla distribuição em florestas secas na região Neotropical. Para isso, modelamos a distribuição geográfica dessa ave durante o Último Máximo Glacial e durante o período atual. Além disso, foram sequenciados dois genes mitocondriais (CO1 e ND2) para determinar parâmetros de demografia populacional e diversidade genética. Foi gerado um total de 10 modelos de adequabilidade climática levando em consideração os dois cenários climáticos a partir do programa Maxent. Os modelos gerados obtiveram valores de $AUC > 0,9$. Quando comparado os dois cenários podemos concluir que houve aumento das áreas climaticamente adequadas para duas espécies do complexo (*Thamnophilus pelzelni* e *Thamnophilus sticturus*) e diminuição para as demais espécies (*Thamnophilus ambiguus*, *Thamnophilus punctatus* e *Thamnophilus stictocephalus*). As análises de demografia populacional dos testes de neutralidade, índices de F_s de F_u e D de Tajima, e *Mismatch Distribution* sugerem que *T. ambiguus*, *T. pelzelni* e *T. punctatus* passaram por eventos de expansões populacionais, já para *T. stictocephalus* e *T. sticturus* apontaram populações estáveis. Isso sugere que dependendo do ambiente em que cada espécie ocorre às respostas frente às mudanças climáticas podem diferir. Os resultados desse estudo podem ser usados para entender como as espécies do complexo *T. punctatus* irão responder aos eventos climáticos futuros, além de servir de auxílio para melhor compreender os eventos biogeográficos e auxiliar a traçar planos de manejo futuros na implementação de áreas de conservação mais eficientes.

Palavras-chave: Adequado climático, América do Sul, Demografia populacional, Maxent, Mudanças climáticas.

Abstract

Several studies show that climate change has been accelerating due to human activities and this has caused great loss of biodiversity. Modeling studies provide information on how species have reacted in the past to intense climate change and can be used to understand the degree of biota susceptibility and response to current and future climate change. This work aimed to determine the effects of climate changes and landscape modifications on the geographic distribution of the species complex *Thamnophilus punctatus*, a bird line with wide distribution in dry forests in the Neotropical region. For this, we model the geographical distribution of this bird during the Last Glacial Maximum and during the current period. In addition, two mitochondrial genes (CO1 and ND2) were sequenced to determine population demographic and genetic diversity parameters. A total of 10 climate suitability models were generated taking into account the two climatic scenarios from the Maxent program. The generated models obtained values of $AUC > 0.9$. When comparing the two scenarios we can conclude that there was an increase in climatically adequate areas for two species (*Thamnophilus pelzelni* and *Thamnophilus sticturus*) and decrease for other species (*Thamnophilus ambiguus*, *Thamnophilus punctatus* and *Thamnophilus stictocephalus*). Population demography analyzes of the neutrality tests, F_u and $D F_s$ indices of Tajima, and Mismatch Distribution suggest that *T. ambiguus*, *T. pelzeni* and *T. punctatus* underwent population expansion events, already for *T. stictocephalus* and *T. sticturus* showed stable populations. This suggests that depending on the environment in which each species occurs responses to climate change may differ. The results of this study can be used to understand how species of the *T. punctatus* complex will respond to future climatic events, as well as help to better understand the biogeographic events and help to plan future management plans in the implementation of conservation areas more efficient.

Keywords: Climate suit, South America, Population demographics, Maxent, Climate change

Lista de figuras

	Página
Figura 1- Modelos de distribuição potencial do complexo <i>Thamnophilus punctatus</i> durante o Último Máximo Glacial e o presente	34
Figura 2- Distribuição Mismatch das sequências CO1 e ND2 de DNA das espécies do complexo <i>Thamnophilus punctatus</i>	35
Figura 3- Mapas de distribuição potencial do complexo <i>Thamnophilus punctatus</i> durante Último Interglacial Máximo e o presente, baseados no <i>Equate entropy of thresholded and original distributions logistic threshold</i>	36

Lista de tabelas

	Página
Tabela 1- <i>AUCs</i> de treinamento média para as corridas de repetição com desvio padrão é 0,003. <0,5= modelo aleatório, >5 <9= modelo bom e >9= modelo excelente.....	32
Tabela 2- Comparação dos mínimos valores de probabilidade de um habitat adequado para ocorrência do complexo de espécies <i>Thamnophilus punctatus</i> com a modelagem de distribuição do presente. Em negrito o <i>threshold</i> (limiar) selecionado.....	32
Tabela 3- Fragmentação de área entre o Último Máximo Glacial e o presente a partir dos mapas de distribuição potencial do complexo <i>Thamnophilus punctatus</i> baseados nos valores <i>threshold</i>	32
Tabela 4: Tabela 4: Diversidade nucleotídica (π), Diversidade haplotípica (h) e Testes de Neutralidade D de Tajimas e Fu and Li's Tests das sequências CO1 e ND2 de DNA das espécies do complexo <i>Thamnophilus punctatus</i> . A- <i>Thamnophilus ambiguus</i> ; B- <i>Thamnophilus pelzelni</i> ; C- <i>Thamnophilus punctatus</i> ; D- <i>Thamnophilus stictocephalus</i> ; E- <i>Thamnophilus sticturus</i>	33

Sumário

	Página
Dedicatória.....	5
Agradecimento.....	6
Resumo.....	7
Abstract.....	8
Lista de Figuras.....	9
Lista de Tabelas.....	10
1- Introdução.....	12
2- Referências bibliográficas.....	15
3-Artigo científico.....	18
4-Normas da Revista.....	37
5- Conclusão.....	44

1- Introdução

A região Neotropical abriga mais espécies do que qualquer outra região no planeta (MYERS et al., 2000). No entanto, tornou-se evidente que a alta biodiversidade Neotropical não é o resultado de um único evento histórico ou processo de diversificação (CARVALHO e ALMEIDA, 2010; TUNDISI e MATSUMURA-TUNDISI, 2008). Muitos estudos demonstram que diversas variáveis são responsáveis por moldar os ecossistemas terrestres. A distribuição das espécies e as mudanças ao longo dos períodos determinam respostas a essas variações (LEDO e COLI, 2017; ARRUDA et al. 2018; COSTA et al. 2017; HÄGGI et al., 2017; JARAMILLO e CÁRDENAS 2013; QUIJADA-MASCAREÑAS et al. 2007).

Recentemente alguns trabalhos, através de simulações feitas com base em dados do passado como registros fósseis e variáveis climáticas, tentaram explicar a influência e os efeitos das mudanças climáticas sobre os biomas, as espécies e os processos de diversificação na América do Sul, além de fazer previsões de como as espécies podem ser afetadas no futuro a partir das respostas às alterações passadas (LEDO e COLI, 2017; ARRUDA et al. 2018; COSTA et al. 2017; HÄGGI et al., 2017; JARAMILLO e CÁRDENAS, 2013; QUIJADA-MASCAREÑAS et al. 2007). O entendimento das inúmeras variáveis determinantes das respostas dos organismos frente às alterações climáticas tem uma importância fundamental no contexto do aquecimento global já verificado e previsto para várias regiões do planeta (MARENGO et al., 2009; IPCC, 2014), podendo o aumento da temperatura ser um fator de desequilíbrio no metabolismo das espécies, interferindo fisiologicamente e afetando as mais sensíveis a esse aumento (BICKFORD et al., 2010). Isso pode influenciar padrões de migração, expansão e distribuição ou causar extinções de populações e espécies (GRANT e BOWEN, 1998).

O *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC) em seu último relatório em 2014, apresentou projeções baseadas em cenários de mudanças climáticas que levaram em conta os impactos das emissões de gases do efeito estufa, ou seja, o quanto haverá de alteração no balanço de radiação do sistema terrestre. No seu pior cenário a temperatura da terra poderá ter um aumento de 4,8 C e elevação no nível dos oceanos de 45 a 82 cm até o ano de 2100 (IPCC, 2014).

Com esse cenário os modelos de distribuição de espécies, que identificam regiões com condições ambientais semelhantes onde as espécies atualmente mantêm populações tem apontado que diferentes espécies de aves respondem de formas distintas frente a alterações climáticas (PHILLIPS et al. 2006; PEARSON, 2007; BONACCORSO e PETERSON, 2007;

COLLEVATTI et al., 2011; RIBAS et al., 2012). Assim, a modelagem de distribuição tem se mostrado uma ferramenta muito útil para se definir estratégias de conservação em áreas prioritárias, planejamento e gestão de recursos (MATHIAS e COELHO, 2013; FERNANDES, 2013) e no entendimento de cenários de paleodistribuição de espécies (CARSTENS e RICHARDS, 2007; WALTARI, 2007), em como prever o grau de suscetibilidade e resposta da biota às mudanças climáticas atuais e do futuro (HAFFER e PRANCE, 2002; TÖPEL et al. 2012)

Um problema encontrado na gestão de recursos é que muitas espécies raras ocorrem fora da área de preservação, mostrando a ineficiência de alguns programas de proteção ambiental, já outras espécies são encontradas em locais densamente populosos e de grande desenvolvimento, dificultando sua proteção (COLLEVATTI et al., 2011; URBINA-CARDONA, 2008). Portanto, a modelagem de distribuição também é útil para traçar planos de manejos para conservação de áreas de interesse biológico (URBINA-CARDONA, 2008) a partir da potencial distribuição de espécies raras ou ameaçadas. Além disso, pode servir de auxílio no planejamento de áreas para futuras amostragens de pesquisas (PETERSON et al., 2007).

O complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* pertence à Família Thamnophilidae, está restrita a região Neotropical (ISLER et al., 1997; PETERS, 1951; SICK, 1997), anteriormente composto por uma única espécie, foi recentemente revisado com base em caracteres morfológicos, vocais e mais recentemente moleculares, sendo dividido em cinco diferentes espécies. As espécies desta família locomovem-se predominantemente saltando e pulando, na vegetação ou no solo, com asas em formato geralmente elíptico e de comprimento relativamente curto, adequadas ao voo em áreas densamente vegetadas (SICK, 1997; ZIMMER e ISLER, 2003).

Esse complexo de espécies é composto por aves insetívoras de pequeno porte associadas a ambientes de sub-bosque e possui ampla distribuição na América do Sul em diferentes biomas como nas campinas da Amazônia, Cerrado, Pantanal, Caatinga e borda de floresta na Mata Atlântica, ocupando, portanto, áreas dos principais hotspots de biodiversidade da região Neotropical (ISLER et al., 1997; PETERS, 1951; SICK, 1997; MYERS et al., 2000; ZIMMER E ISLER, 2003):

Thamnophilus ambiguus conhecido popularmente como choca-de-sooretama, tem ampla distribuição, sendo restrita para o Brasil, com ocorrência no sul do estado de Sergipe, na região costeira nas proximidades de campos a partir do sudoeste da Bahia, oeste de Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro (PETERS, 1951). Também é encontrado nos vales do

Rio Doce no estado de Minas Gerais em áreas de elevação de até 400 metros de altitude (SICK, 1997; ZIMMER E ISLER, 2003).

Thamnophilus pelzelni tem distribuição na região do planalto Brasileiro nos estados de Maranhão, Piauí, Ceará, sul da Paraíba até o sul da Bahia (exceto zona costeira na Bahia e sul de Sergipe), noroeste de Minas Gerais e São Paulo e do oeste ao leste, nordeste de Goiás, no sul e centro do Mato Grosso sendo observado em áreas que vão de 400 a 800 m de altitude (PETERS, 1951; ISLER et al., 1997; ZIMMER e ISLER, 2003).

Thamnophilus punctatus tem registro de ocorrência desde a margem alta do Amazonas entre o Tapajó e o Xingú, matas secas dos Andes e ao norte no Escudo das Guianas (PETERS, 1951; ZIMMER E ISLER, 2003).

Thamnophilus stictocephalus tem registro de ocorrência desde o centro do Brasil, ao sul da Amazônia, com populações, possivelmente isoladas que se estendem de ambas as margens mais baixas Rio Tapajós, leste até a Ilha de Marajó, baixo oeste do Rio Tocantins, Serra dos Carajás e Serra do Cachimbo. Também tem distribuição no norte do estado do Mato Grosso no Rio Roosevelt e Rio Papagaio, a partir do norte do Rio Cristalino e do Rio Teles Pires ocupando áreas com 700 m de altitude no Mato Grosso (PETERS, 1951; ISLER et al., 1997; ZIMMER E ISLER, 2003).

Thamnophilus sticturus tem registro de ocorrência ao leste Cochabamba e Santa Cruz (exceto norte), na Bolívia, a leste, também na divisa em Beni (na boca do Rio Chapare) até extremo sudoeste do Mato Grosso no Brasil, sendo encontrado em áreas que variam de 300-900 m de altitude (PETERS, 1951; ISLER et al., 1997; ZIMMER E ISLER, 2003).

Devida à sua ampla distribuição com diferentes espécies ocorrendo em diferentes biomas e com espécies distribuídas em parapátria ou alopátria, o complexo *T. punctatus* é um bom modelo ideal para testar efeitos de mudanças climáticas utilizando modelagens com objetivos de fazer previsões de distribuição geográfica dentro de um cenário de mudanças climáticas e desmatamento e comparar as respostas das espécies entre os diferentes biomas analisados.

2- Referências

ARRUDA M.D.; SCHAEFER C.G.R.; FONSECA R.U. S.; SOLAR R.R.U.S; FILHO E.I.F. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. **Global Ecology and Biogeography**. 2018. 27:47–56.

BICKFORD D.; HOWARD S.D.; DANIEL J.J.N.G.; SHERIDAN J.A.; Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. **Biodivers Conserv**. 2010. V.19. p.1043–1062.

BONACCORSO, E.; PETERSON, A.T. A multilocus phylogeny of New World jay genera, **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 2007. V.42. p.467–476.

CARSTENS B. C.; RICHARDS, C. L. Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. **Journal compilation. The Society for the Study of Evolution. Evolution**. 2007. 61-6: p.1439–1454.

CARVALHO, C.J.B.; ALMEIDA, E.A.B. **Biogeografia da América do Sul**. Análise de tempo, espaço e forma. Biogeografia Neotropical-Possíveis metas e desafios para os próximos dez anos. Rio de Janeiro: Roca. 2016. p.279-287.

COLLEVATTI, G.R.; NABOUT, J.C.; DINIZ-FILHO, J.A.F. Range shift and loss of genetic diversity under climate change in *Caryocar brasiliense*, a Neotropical tree species. **Springer-Tree Genetics & Genomes**. 2011. 7. p.1237–1247.

COSTA G.C.; LEDRU H.A.M.-P.; MARTINEZ P.A.; MAZZOCHINI G.G.; SHEPARD D.B.; WERNECK F.P.; MORITZ C.; CARNAVAL A.C. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modeling. **Global Ecology and Biogeography**. 2017. 1–13.

FERNANDES, A.M. Fine-scale endemism of Amazonian birds in a threatened Landscape. **Biodivers Conserv**. 2013. 22: p.2683–2694.

GRANT, W.A.S., BOWEN, B.W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation, **Journal of Heredity**. 1998. V.89. p.415–426.

HAFFER, J. & PRANCE, G.T. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos Avançados**. 2002. 16, p.175–206.

HÄGGIA C.; CHIESSIB C.M.; MERKELA U.; MULITZAA S.; PRANGEA M.; SCHULZA M.; SCHEFU E. Response of the Amazon rainforest to late Pleistocene climate variability. **Earth and Planetary Science Letters**, 2017. 50–59.

IPCC 2014, Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. **Geneva, Switzerland**. p.2-112.

ISLER, M.L.; ISLER, P.R.; WHITNEY, B.M. Biogeography and systematics of the *Thamnophilus punctatus* (Thamnophilidae) complex. **Ornitological Monographs**, V.48 1997, p. 355-381.

JARAMILLO C. e CÁRDENAS A. **Global Warming and Neotropical Rainforests: A Historical Perspective**. The Annual Review of Earth and Planetary Science. 2013. p.741-759.

LEDO R.M.D.; COLLI G.R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of Biogeography**. 2017;1–13.

MARENGO, J.A.; AMBRIZZI, T.; DA ROCHA, R.P.; ALVES, L.M.; CUADRA, S.V.; VALVERDE, M.C.; TORRES, R.R.; SANTOS, D.C.; FERRAZ, S.E.T. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. **Springer, Climate Dynamics**. 2009. 35, p.1073–1097.

MATHIAS, L.B.; COELHO, A.L.N. Modelagem Ecológica e Ferramentas de SIG Aplicadas à Conservação de *Drymophila genei*. **Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR**. Foz do Iguaçu, PR, Brasil. 2013. p.6735 -6742.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; DA FONSECA, G.A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**. 2000. 403, p.853–858.

- PEARSON R.G.; RAXWORTHY C.J.; NAKAMURA M. A.; PETERSON A.T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of Biogeography**, 2007. 34, 102–117
- PETERS, J.L. Check-list of birds of the world. V. 7. **Museum of Comparative Zoology**. 1951.
- PETERSON A.T.; PAPES M.; EATON M. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. **Ecography**, 2007. V.30: p.550-560.
- PHILLIPS, S.J.; ANDERSON, R.P.; SCHAPIRE, R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, 2006. V. 190, p.231-259.
- QUIJADA-MASCAREÑAS J. A.; FERGUSON J.E.; POOK C. E.; SALOMÃO M.G., THORPE R.S.; WUSTER W. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. **Journal of Biogeography**. 2007. 34, 1296–1312.
- SICK, H. **Ornitologia Brasileira. Nova Fronteira**, Rio de Janeiro, Brasil. 1997. p.863.
- TÖPEL, M.; ANTONELLI, A.; YESSON, C.; ERIKSEN, B. Past climate change and plant evolution in Western North America: a case study in Rosaceae. **PLoS One**, 2002. V.7, p.1-16.
- TUNDISI, J.G.E.; MATSUMURA-TUNDISI, T. Biodiversity in the Neotropics: ecological, economic and social values. Instituto Internacional de Ecologia – IIE, Braz. J. Biol., 2008. 68, 913-915.
- URBINA-CARDONA, J.N.; LOYOLA, R.D. Applying niche-based models to predict endangered-hylid potential distributions: are Neotropical protected areas effective enough? **Tropical Conservation Science**. 2008.V.1. p.417-445.
- WALTARI E.; HIJMANS R. J.; PETERSON A. T.; NYARIA S.; PERKINS S.L. Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. **PLoS ONE**, 2007. V.2 (7): e563. p.1-11.
- ZIMMER K.J. e ISLER M.L. **Amazonian Streaked Antwren Myrmotherula multostriata- Handbook of the birds of the world**, vol. 8. Lynx Edicions, Barcelon, 2003.

3- Artigo científico

Artigo científico em preparação a ser submetido à Revista
Journal of Ornithology.

Todas as normas de redação e citação, doravante, atendem as estabelecidas pela referida revista, exceto o idioma.

Declaração sobre plágio

Eu Erasmo Andrade da Silva, autor da dissertação intitulada “Modelagem de Distribuição e Diversidade Genética do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* (aves, Thamnophilidae) uma linhagem de Florestas secas dos Neotrópicos”, vinculado ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Unidade Acadêmica de Serra Talhada da Universidade Federal Rural de Pernambuco, declaro que:

- O trabalho de pesquisa apresentada nesta dissertação, exceto onde especificado, representa uma pesquisa original desenvolvida por mim;
- Esta dissertação não contém material escrito ou dados de terceiros, de qualquer fonte bibliográfica, a menos que devidamente citada e referenciada no item “Referências Bibliográficas”.

Serra Talhada, ____ de _____ de _____

(assinatura)

Modelagem de Distribuição e Diversidade Genética do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* (aves, Thamnophilidae) uma linhagem de Florestas secas dos Neotrópicos.

Erasmio Andrade da Silva¹, Helder Farias de Araújo², Alexandre Mendes Fernandes¹

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco/Unidade Acadêmica de Serra Talhada - Serra Talhada / PE, Brasil

²Departamento de Ciências Biológicas, CCA/Universidade Federal da Paraíba/Campos II-Areias, Paraíba, Brasil

RESUMO

Vários estudos mostram que as mudanças climáticas vêm sendo acelerada devido à atividades antrópicas e isso tem causado grande perda da biodiversidade. Estudos de modelagem fornecem informações de como as espécies reagiram no passado frente às alterações climáticas intensas e podem ser usados para compreender o grau de suscetibilidade e resposta da biota às mudanças climáticas atuais e do futuro. Este trabalho teve como objetivo determinar efeitos de mudanças climáticas e modificações da paisagem na distribuição geográfica do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus*, uma linhagem pássaro com ampla distribuição em florestas secas na região Neotropical. Para isso, modelamos a distribuição geográfica dessa ave durante o Último Máximo Glacial e durante o período atual. Além disso, foi sequenciado dois genes mitocondriais (CO1 e ND2) para determinar parâmetros de demografia populacional e diversidade genética. Foi gerado um total de 10 modelos de adequabilidade climática levando em consideração os dois cenários climáticos a partir do programa Maxent. Os modelos gerados obtiveram valores de AUC > 0,9. Quando comparado os dois cenários podemos concluir que houve aumento das áreas climaticamente adequadas para duas espécies do complexo (*Thamnophilus pelzelni* e *Thamnophilus sticturus*) e diminuição para as demais espécies (*Thamnophilus ambiguus*, *Thamnophilus punctatus* e *Thamnophilus stictocephalus*). As análises de demografia populacional dos testes de neutralidade, índices de F_s de F_u e D de Tajima, e *Mismatch Distribution* sugerem que *T. ambiguus*, *T. pelzelni* e *T. punctatus* passaram por eventos de expansão populacional recente, já pra *T. stictocephalus* e *T. sticturus* apontaram populações estáveis. Isso sugere que dependendo do ambiente em que cada espécie ocorre às respostas frente às mudanças climáticas podem diferir. Os resultados poderão ser utilizados para confirmar a real distribuição das espécies do complexo, no entendimento de como elas irão responder aos eventos climáticos futuros, além de servir de auxílio para melhor compreender os eventos biogeográficos e auxiliar a traçar planos de manejo futuros na implementação de áreas de conservação mais eficientes.

Palavras-chave: Adequado climático, América do Sul, Demografia populacional, Maxent, Mudanças climáticas.

INTRODUÇÃO

Durante a história do planeta terra, ocorreram mudanças climáticas com períodos de aquecimento e resfriamento que fazem parte do ciclo natural da terra (Zachos et al., 2001). Esse processo está atualmente sendo acelerado por ações antrópicas, superando a capacidade das espécies de se adaptarem e sobreviverem (Bickford et al., 2010). Um das causas dessas mudanças climáticas aceleradas é o aumento dos gases de efeito estufa que são provenientes de combustíveis fósseis e do manejo inadequado dos recursos, alterando o balanço radiativo e causando o aquecimento global que conduzirão a mudanças em níveis globais e regionais de temperatura, precipitação e outras variáveis climáticas (IPCC, 2014).

As projeções feitas com diferentes cenários de mudanças climáticas pela *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC), no seu quinto relatório, baseado em um modelo climático e um cenário de emissões leva em conta os impactos das emissões de gases do efeito estufa, ou seja, o quanto haverá de alteração no balanço de radiação do sistema terrestre. No seu pior cenário a temperatura da terra poderá ter um aumento de 4,8 C e elevação no nível dos oceanos de 45 a 82 cm até o ano de 2100 (IPCC, 2014). Esse aumento da temperatura atuará no metabolismo das espécies onde as mais sensíveis a essa variação poderão ser mais afetadas em nível de indivíduos, populações e espécie influenciando padrões de distribuição, migração e taxas de reprodução (Bickford et al., 2010). Os modelos de distribuição vêm mostrando ser uma ferramenta bastante útil e, portanto, pode ser importante no entendimento de como os organismos responderam a essas variações e poderão auxiliar na compreensão de como elas irão responder frente a cenários de mudanças climáticas futuras.

A utilização da modelagem tem se mostrado eficiente em diferentes aplicações para diversos fins. Além de sua aplicação para prever distribuição geográfica de espécies (Phillips et al., 2006), a modelagem fornece dados biogeográficos de áreas não conhecidas em paisagens tropicais (Raxworthy et al. 2003), e fornece informações de como as espécies reagiram no passado frente às alterações climáticas intensas que podem ser usados para compreender o grau de suscetibilidade e resposta da biota às mudanças climáticas atuais e do futuro (Haffer e Prance, 2002; Töpel et al., 2012) investigando como as espécies poderão ser afetadas num cenário de mudanças climáticas (Cabanne, 2016; Rodrigues et al., 2015). Esse entendimento tem importância fundamental no contexto do aquecimento global já verificado e previsto para várias regiões do planeta (Marengo et al., 2009). A modelagem vem sendo utilizada para prever cenários futuros de distribuição de espécies (Rodrigues et al., 2015) mostrando como elas poderão ser afetadas também com base em cenários passados de paleodistribuição (Carstens e Richards, 2007; Waltari, 2007; Collevatti et al., 2011). Esse conhecimento poderá servir para fortalecer estudos de filogeografia e, portanto, para melhor compreender como os eventos biogeográficos atuaram na formação e diferenciação das espécies. Os modelos de distribuição possibilitam traçar planos de manejo para melhor conservação de áreas de interesse biológico (Urbina-Cardona e Loyola, 2008) identificando as áreas onde espécies raras ou ameaçadas podem estar ocupando além de auxiliar a planejar áreas para futuras amostragens (Peterson et al., 2007) por fornecer dados de adequabilidade climáticas inclusive de áreas onde não existem o registro de ocorrência da espécie em estudo.

A modelagem fornece informações sobre expansão e retração potencial da distribuição geográfica das espécies em diferentes cenários climáticos (Phillips, 2006; Merow et al., 2013; Vieira et al. 2015). Estudos de genética de populações podem auxiliar a modelagem para entender como está sendo a resposta das populações frente às variações climáticas.

O complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* (Thamnophilidae) possui ampla distribuição em áreas abertas e vegetação seca na região Neotropical e seus representantes possuem diferenças vocais, morfológicas e moleculares (Isler et al., 1997). Ocupam diferentes ambientes de florestas semi decíduas de diversos biomas, com exceção de uma das espécies que ocorre em borda de Mata Atlântica (Peters, 1951). Portanto, é um modelo ideal para testar hipóteses de especiação parapátrica e modelagens de distribuição com objetivos de fazer previsões de distribuição geográfica no futuro dentro de um cenário de desmatamento e mudanças climáticas, além de permitir fazer comparações entre as respostas das espécies frente às mudanças climáticas nos diferentes biomas onde ela ocupa.

Este trabalho teve como objetivo investigar eventos de expansão demográfica do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* através da modelagem de distribuição geográfica atual e no passado associado à dados de genética de populações com intuito de identificar como foi a resposta de cada uma das espécies com

distribuição em diferentes biomas frente às mudanças climáticas ocorridas desde o Último Máximo Glacial até o presente.

MATERIAL E MÉTODOS

Modelagem da distribuição geográfica

As variáveis que foram utilizadas para esse estudo fazem parte do conjunto de variáveis ambientais disponíveis no Worldclim (www.worldclim.org) e cada uma consiste em um mapa bioclimático. Foi utilizado um total de 19 variáveis composta pela temperatura e precipitação e uma combinação destas, com extremos máximos e mínimos, sazonalidade, variação anual, diárias e médias mensais com resolução em pixel de 30'', com cerca de 0,900 km² por pixel. A seleção das variáveis ambientais utilizadas nos modelos foi feita a partir do teste de Jackknife nos programas Maxent (Phillips e Dudik, 2008) e R para estimar o nível de significância de uma variável ambiental individualmente na análise da distribuição da espécie que permite selecionar as variáveis com maior ganho na modelagem (Phillips et al., 2006; Phillips e Dudik, 2008).

Para modelagem foi utilizado o software Maxent que vem sendo frequentemente utilizado como ferramenta para modelagem de distribuição de espécies e tem mostrado ser o melhor dentre uma gama de outros programas disponíveis para predição de cenários de distribuição (Phillips et al., 2006; Phillips 2008; Anderson e Raza, 2010). Uma matriz de correlação foi gerada para ambos os cenários, presente e Último Máximo Glacial, levando em consideração as 19 variáveis bioclimáticas (Bioclim, <http://www.worldclim.org/bioclim>) para um recorte feito na América do sul. A partir dessa matriz foram excluídas as variáveis altamente correlacionadas levando em consideração valores superiores a 0,8 restando as variáveis preditoras que foram utilizadas no presente estudo para modelagem.

As variáveis não correlacionadas foram selecionadas para que os modelos de distribuição fossem gerados pelo programa MAXENT (Phillips, 2006; Phillips et al., 2006). Para o tratamento dos dados, quando necessário, foi utilizado o Programa Qgis 2.18 e o R studio, e os resultados foram tratados no Programa Qgis 2.18 para posterior análise.

Para modelagem de distribuição do complexo *T. punctatus*, foi considerado um mínimo de 10 localidades, mínimo necessário para a modelagem de nicho. Os dados de ocorrência foram obtidos a partir do Museu Paraense Emílio Goeldi, banco de dados do Species Link e Global Diversity Information. Os pontos de ocorrência de cada espécie foram combinados com as bases de dados ambientais para serem gerados os modelos de distribuição potencial através do Maxent (Phillips et al., 2006).

Foi utilizado um total de 10 modelos de adequabilidade climática, um para cada espécie do complexo *Thamnophilus punctatus*, levando em consideração dois cenários climáticos diferentes, cinco modelos foram gerados utilizando valores de variáveis bioclimáticas do presente (WorldClim 1960-1990) e cinco modelos com variáveis bioclimáticas do Último Máximo Glacial (aproximadamente 20.000 anos) disponíveis no Worldclim (<http://www.worldclim.org/bioclim>). Cada mapa foi feito a partir de um total de 10 repetições no Maxent dentro do ambiente do programa R, portanto, cada modelo reflete o valor médio das repetições para cada espécie.

Mapas binários com ausência e presença das populações estudadas foram construídos através de ajustes obtidos pelo Maxent, com os valores de threshold (mínimo valor de probabilidade de se representar um habitat adequado). Para isso, foram comparados seis diferentes valores de limiares de predição durante o modelo de distribuição do presente com a distribuição atual conhecida (Minimum training presence logistic threshold, 10 percentile training presence logistic threshold, Equal training sensitivity and specificity logistic threshold, Equal test sensitivity and specificity logistic threshold, Balance training omission, predicted area and threshold value logistic threshold e Equate entropy of thresholded and original distributions logistic threshold). Para escolher o mínimo valor de probabilidade de um habitat adequado, foi verificado o threshold com menor omissão, mas que também não excedeu excessivamente a área de distribuição atual. O threshold com melhor ajuste com a distribuição atualmente conhecida foi utilizado para produzir os mapas binários do presente e Último máximo Glacial (LGM) e a partir deles foi calculada a fragmentação de área entres os cenários climáticos.

Diversidade Genética e demografia populacional do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus*

Para se estimar eventos de expansão e redução da diversidade genética nas espécies do complexo *Thamnophilus punctatus* foram utilizadas sequências de DNA a partir de genes mitocondriais (CO1 e ND2). Foi calculada a diversidade haplotípica (h) que estima a probabilidade de amostrarmos dois haplótipos do total amostral e estes serem diferentes; a diversidade nucleotídica (π) que representa o número médio de diferenças entre duas sequências (por sítio) retiradas ao acaso da amostra total, testes de neutralidade Tajima's D (Tajima, 1983) e F_s (Fu, 1997), os quais evidenciam expansão populacional recente quando observados valores negativos significantes.

Adicionalmente foram feitos testes de *Mismatch distribution* no programa DNAsp (utilizando 1000 permutações) para cada espécie do complexo. Essa análise investiga a história demográfica das populações e tende a apresentar distribuição unimodal em populações que passaram por uma expansão populacional recente (Rogers e Harpending, 1992; Rozas et al., 2003).

RESULTADOS

Modelagem de Distribuição do complexo *Thamnophilus punctatus*

Foram obtidos um total de 594 pontos de ocorrência para as cinco espécies do complexo: *T. ambiguus*- 95 coordenadas, *T. pelzelni*- 271, *T. punctatus*- 73, *T. stictocephalus*- 65 e *T. sticturus*- 90, além das variáveis preditoras selecionadas a partir da matriz de correlação para a modelagem em ambos os cenários.

Os modelos gerados obtiveram valores de AUC (*Area Under the Curve*) de treinamento $> 0,9$ (Tab. 1), variando em ambos os cenários, com desvio padrão de 0,003. Esses resultados demonstram que os modelos tiveram um excelente desempenho e que não é previsão aleatória. Portanto, refletem o cenário real de distribuição de cada espécie com alta precisão e melhor discriminação de adequação (Phillips et al. 2006). Todos os modelos de distribuição gerados foram ajustados para valores mínimos de probabilidade de ocorrência (Tab. 2) e indicaram um cenário de distribuição semelhante com o atualmente conhecido para cada espécie, entretanto em ambos os cenários extrapolam essa distribuição, sugerindo novas áreas de adequação climática (Fig. 1).

Thamnophilis ambiguus

Os modelos de adequação climática de *Thamnophilis ambiguus* para o presente e passado excedem a sua área de distribuição conhecida na literatura, mas obedece a distribuição atual. As áreas de maior probabilidade de ocorrência para ambos os cenários se concentram na região litorânea da América do Sul, desde o sudeste até o nordeste do território brasileiro, mostrando uma alta relação com o bioma de Floresta Atlântica. Algumas áreas de menor adequação podem ser observadas a partir da região sudeste adentrando ao continente passando pelo centro-oeste brasileiro, no Paraguai e Bolívia, e quando comparado o atual cenário com o modelo Paleoclimático, essas áreas de adequação climática foram maiores no passado (Figura 1). A análise de fragmentação dos mapas preditivos mostrou a ocorrência de uma retração no tamanho da área predita de 310,126 km², cerca de 51.53% desde o Último Máximo Glacial até o presente (Tab. 3).

Thamnophilus pelzelni

Os modelos de adequação climática de *Thamnophilus pelzelni* em ambos os cenários mostraram uma distribuição associada à ambientes semiáridos do nordeste brasileiro se estendendo até áreas de transição entre Caatinga e Cerrado, além de algumas áreas de floresta Atlântica dos estados de Pernambuco e Paraíba. Os modelos de adequação climática se sobrepõem a distribuição conhecida da espécie, mas ainda extrapolando para áreas de Cerrado e Floresta Amazônica (Fig. 1). Os cenários indicam que no passado a área de distribuição da espécie era maior que atualmente, e foi estimado uma perda de área entre os dois cenários de 232,767 km², cerca de 9.84% (Tab. 3).

Thamnophilus punctatus

Os dois cenários de adequação climáticos obtidos através da modelagem correspondem a distribuição conhecida da espécie para região amazônica e Cordilheira dos Andes, mas também extrapolam a distribuição

conhecida. O modelo Paleoclimático indicou uma conexão climática entre as populações do norte amazônico com as populações dos Andes (Fig. 1) e a fragmentação, ou seja, variação de área entre os dois cenários, mostrou aumento de área de 67,056 km² cerca de 6.28% para *Thamnophilus punctatus* (Tab. 3).

Thamnophilus stictocephalus

Ambos os cenários se sobrepõem à distribuição de *T. stictocephalus* conhecida na literatura, mas os dois modelos extrapolam em área essa distribuição. Os modelos indicaram que a espécie está associada a ambientes de Floresta Amazônica sendo que o modelo Paleoclimático apresenta distribuição potencial mais ampla que o presente, indicando grandes áreas de cerrado com alta probabilidade de ocorrência da espécie (Fig. 1). Quando comparado os cenários é possível observar uma grande redução das áreas de adequação climática entre o passado (LGM) e o presente de 1.988,382 km², cerca de 65.44% (tab. 3).

Thamnophilus sticturus

Os modelos de adequação climáticos obtidos através da modelagem indicaram áreas do Pantanal, Cerrado, Chacos Boliviano e Floresta Amazônica como as de maior probabilidade de ocorrência corroborando com a distribuição conhecida, mas extrapolando em áreas. Quando comparados os cenários pode-se observar que houve uma expansão entre o passado (LGM) e o presente (Fig. 1). *T. sticturus* teve o maior ganho em área entre as espécies do complexo de 367,124 km² cerca de 34.96% (Tab. 3).

Diversidade Genética e Demografia Populacional do Complexo de espécies *Thamnophilus punctatus*

As análises genéticas do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus*, mostrou que os valores de diversidade haplotípica foram altos, entre 0,600 e 0,868, enquanto os índices de diversidade nucleotídica tiveram valores baixos (entre 0,00089 e 0,01001).

Os testes de neutralidade apresentam suporte estatístico para detectar eventos demográficos, especialmente F_s de Fu, (Ramos-Onsins e Rozas, 2002). Os índices de F_s de Fu e D de Tajima foram negativos e significativos para *Thamnophilus ambiguus* e *Thamnophilus pelzelni*, caracterizando um padrão de expansão populacional. Já para *Thamnophilus punctatus* somente o teste D de Tajima determinou resultados negativo e significativo sugerindo também expansão populacional (Tab. 4). Para as demais espécies do complexo os valores dos dois testes não foram significativos (Tajima, 1989; Fu, 1997).

As análises de *Mismatch Distribution* das espécies do complexo determinaram uma curva unimodal para *Thamnophilus pelzelni* e *Thamnophilus sticturus*, bem como uma tendência unimodal para *Thamnophilus ambiguus*, o que sugere uma expansão populacional, e bimodal para *Thamnophilus punctatus* e *Thamnophilus stictocephalus*, característico de populações estáveis (Ray et al., 2003; Excoffier, 2004) (Fig. 2).

DISCUSSÃO

Os modelos gerados mostraram que existem diferenças das respostas frente às mudanças climáticas para cada uma das espécies. Esses resultados se generalizados para a avifauna que ocorre em ambientes similares a de cada espécie investigada do presente estudo podendo refletir respostas dos biomas frente às mudanças climáticas. Assim novos estudos devem focar em outros complexos de espécies amplamente distribuídos nas áreas abertas para determinar se modificações climáticas tiveram o mesmo efeito em espécies que ocorrem nos mesmos ambientes e biomas.

As variações climáticas entre os dois cenários de distribuição não determinaram áreas climaticamente favoráveis à expansão da distribuição geográfica de *T. ambiguus* como esperado pela fragmentação florestal. No LGM o clima predominantemente frio e seco (Ab'Saber, 1977; Otto-Leiesner et al. 2006; Shimizu 2008) causou retração das florestas e conseqüentemente aparecimento de áreas de vegetação mais abertas (Prado e Gibbs, 1993). Nesse cenário de fragmentação é esperado que a distribuição de *T. ambiguus* teria sido mais ampla no LGM, tendo em vista que a espécie é típica de ambientes abertos, bordas de florestas e também encontrada em ambientes antropizados (Sick, 1997; Peters, 1951; Vonhof e Kaandorp, 2010; Zimmer e Isler, 2003). Portanto, a fragmentação da Mata Atlântica no passado teria possibilitado o surgimento de ambientes favoráveis à distribuição da espécie, pois a fragmentação além de causar extinções de espécies pode influenciar a distribuição

geográfica de outras se tornando abundantes impedindo que espécies raras se mantenham. Com o aumento da temperatura e precipitação no atual cenário, as florestas expandiram (Ab'Saber, 1977; Prado e Gibbs, 1993) reduzindo os ambientes abertos e consequentemente as áreas de adequação climática causando mudanças no padrão do tamanho populacional e que futuras extinções em níveis regionais poderão ocorrer (Grant e Bowen 1998) influenciando na diversidade genética de uma espécie. Para a espécie *T. ambiguus* as análises genéticas e demográficas indicaram alta diversidade genética e valores negativos significativos nos testes de neutralidade sugerindo eventos de expansão populacional sendo corroborados por pelos gráficos de *Mismatch Distribution* que determinaram curvas unimodais indicando eventos de expansão populacional (Rogers e Harpending, 1992). A alta diversidade encontrada pode ser resultados dos eventos de expansão passadas e novas análises deveram ser feitas para inferir quando ocorreram esses eventos.

A modelagem de *T. pelzelni* inferiu uma pequena diminuição das áreas de adequação, indicando uma distribuição mais ou menos estável ao longo dos cenários. Portanto as variações climáticas (Ab'Saber, 1977; Otto-Leiesner et al. 2006; Shimizu 2008) seguidas de modificações na composição vegetacional de florestas estacionais provocadas por essas mudanças (Prado e Gibbs, 1993) parecem não ter influenciado a distribuição de *T. pelzelni*. O padrão mais heterogêneo de “manchas climáticas” dispersas favoráveis de serem ocupadas por *T. pelzelni* podem está relacionadas com a variável altitude, entre 400 e 900 m, indicada como altamente preditora, mas que fatores limitantes como barreiras geográficas (rios, montanhas ou vales), interações com outras espécies e disponibilidade de recursos podem impedir a dispersão dessa espécie para as áreas amostradas e que não tenha a ocorrência dessa espécie (Sobreron e Peterson, 2005; Urbina-Cardona e Loyola, 2008). Outra possibilidade poderia ser a falta de uma conexão climática entre as manchas onde ocorrem a espécie e as que não ocorrem que funcionaria como um corredor para que a espécie pudesse ocupar esses ambientes, como por exemplo em regiões isoladas no norte amazônico, na Colômbia e Venezuela, onde não existem registros de sua ocorrência, mas que potencialmente existem ambientes favoráveis à sua ocupação. As análises genéticas de *T. pelzelni* determinaram valores negativos nos testes de neutralidade o que sugere cenários de expansão populacional (Tajima, 1989; Fu, 1997), reforçado pela curva unimodal gerado pela análise de *Mismatch distribution* característico de expansões em populações. *T. pelzelni* possui diversidade genética alta o que também poderia ser explicado por sua grande distribuição em toda a área de Caatinga e Cerrado, consequentemente possui grande número de populações e, portanto, a variabilidade genética tende a ser grande nessa espécie (Hamrick e Murawshi 1991; Carnaval et al. 2009). Esses resultados diferem da modelagem que indicou uma pequena perda de áreas de adequados climáticos, mas que se manteve mais ou menos estável entre os dois cenários e, portanto, as mudanças entre os dois cenários não foram determinante para uma grande perda área de distribuição da espécie.

Os modelos gerados para *T. punctatus* prevê áreas adequadas a sua ocorrência na Amazônia, tanto ao norte como ao sul, o que não corrobora com sua distribuição conhecida atualmente. Atualmente, a espécie tem distribuição predominante ao norte no Escudo das Guianas com alguns poucos pontos dispersos à oeste, em áreas fora da Amazônia tanto ao norte como ao sul da calha dos rios Amazonas/Solimões em matas mais secas ao longo dos Andes (Llanos na Colômbia – norte do Rio Amazonas) e nos vales secos do Maraón (norte e sul do Rio Amazonas) e o Huallaga (sul do Rio Amazonas) (Sick, 1997; Peters, 1951; Zimmer e Isler, 2003). Uma hipótese para explicar a atual distribuição geográfica de *T. punctatus* e a não ocorrência em áreas climaticamente favoráveis no sudeste é a existência de um substituto ecológico (*T. stictocephalus*) que poderia competir com *T. punctatus* (Urbina-Cardona e Loyola, 2008). Alternativamente, ou mesmo um efeito combinado com a competição, os grandes rios amazônicos podem isolar espécies impedindo que elas possam explorar novos ambientes, mas esse efeito não é observado na cabeceira dos rios, de larguras menores, onde esse fator não se mostra tão determinante no isolamento (Haffer, 1997; Haffer, 2008). Tendo em vista que essa espécie é atualmente encontrada em áreas mais abertas de florestas secas como Campinas, Campinaranas e bordas de florestas da Amazônia (Peters, 1951; Zimmer e Isler, 2003), a expansão das florestas devido ao aumento da temperatura e precipitação ao longo dos cenários (Ab'Saber, 1977; Prado e Gibbs, 1993; Vonhof & Kaandorp, 2010), poderia ter causado uma diminuição dos ambientes favoráveis a sua ocupação, mas os modelos indicaram uma estabilidade do tamanho das áreas. Essa manutenção dos adequados climáticos entre os dois cenários pode está relacionado à colonização de espécies arbóreas especializadas em ocupar ambientes mais arenosos dos leitos dos rios na Amazônia a partir do aumento da umidade após o LGM (Ferreira, 2009). Os testes de neutralidade não significativos para *T. punctatus* sugerem populações mais estáveis que as outras espécies do complexo (Tajima, 1989; Fu, 1997; Ray et al., 2003; Excoffier 2004) resultados que podem ser corroborados pelo gráfico bimodal da análise demográfica *Mismatch distribution* (Rogers e Harpending, 1992) . Esses resultados estão em

acordo com os padrões determinados nas modelagens climáticas que indicaram pouca variação na expansão de área de distribuição de seus adequados climáticos. O isolamento das populações de *T. punctatus* restrito a áreas abertas de campinas e capinaranas na Amazônia podem ser um fator de geração da alta variabilidade genética (Viegas et al. 2011) e pela sua ampla distribuição (Hamrick e Murawshi 1991; Carnaval, 2009) na América do Sul que foi observado nessa espécie.

O modelo de *T. stictocephalus* prevê uma redução significativa no tamanho das áreas de adequação climática entre o passado e o presente, sendo a expansão das Savanas no passado um fator determinante para que *T. stictocephalus* tivesse sua distribuição mais ampla. O modelo do atual cenário prevê áreas onde não existe a ocorrência da espécie, extrapolando a sua distribuição conhecida da literatura. Assim como *T. stictocephalus* pode funcionar como substituto ecológico para *T. punctatus* o contrário também acontece, impedindo que as espécies sobreponham suas distribuições (Urbina-Cardona e Loyola, 2008), além do Rio Amazonas funcionar como barreira geográfica para ambas as espécies ao norte (Haffer, 1997; Haffer, 2008; Ribas et al. 2011; Fernandes et al. 2012; Thom e Aleixo 2015) e a fragmentação florestal atual devido ao avanço da fronteira agrícola no sul da Amazônia nos estados brasileiros de Pará e Rondônia (Fernandes, 2013) limitar a sua distribuição na região centro-oeste. Os testes de neutralidade (Tajima, 1989; Fu, 1997) e *Mismatch distribution* (Rogers e Harpending, 1992) de *T. stictocephalus* mostraram estabilidade, sendo indicativo de que a espécie não se encontra em expansão e, portanto, os resultados demonstram que esses padrões encontrados são coerentes com a modelagem que indicou uma grande diminuição de suas áreas de adequação climática. A alta diversidade genética dessa espécie, mesmo com o alto grau de antropização pela expansão das práticas agrícolas e agropecuárias no cerrado e sul amazônico (De Luca, 2009), pode estar relacionado à sua grande densidade demográfica característica de populações amplamente distribuídas (Hamrick e Murawshi 1991; Carnaval, 2009).

Os cenários de adequação climática de *T. sticturus* mostraram que as variações no clima de aproximadamente 20.000 anos atrás até hoje (Ab'Saber, 1977; Otto-Leiesner et al. 2006; Shimizu 2008; Prado e Gibbs, 1993), parecem ter favorecido a espécie na medida que a temperatura e a precipitação aumentaram, ocorreu expansão das áreas adequadas a sua ocupação. Os locais previstos no modelo que excedem à distribuição conhecida dessa espécie e pode estar relacionados à ocorrência de outras espécies do mesmo gênero ou família nas áreas onde não existem o registro dessa espécie (Pearson et al., 2007; Raxworthy et al. 2003), ou seja, espécies filogeneticamente próximas (Urbina-Cardona e Loyola, 2008), e que estão associados as mesmas condições climáticas, como *T. pelzelni* e *T. ambiguus*, ou até mesmo de espécies pouco relacionados evolutivamente, mas que ocupam ambientes similares, ou por diversos fatores limitantes de dispersão como barreiras geográficas, e disponibilidade de recurso (Sobreron e Peterson, 2005). Os resultados obtidos demonstraram que o padrão de diversidade genética bem como os testes de neutralidade D de Tajima e Fs de Fu, indicaram expansão populacional de *T. sticturus*, sendo reforçado pela *Mismatch Distribution* que apresentou distribuição unimodal, que é esperado para populações que apresentam expansão (Rogers e Harpending, 1992; Tajima, 1989; Fu, 1997). Esses resultados são coerentes com a expansão geográfica observada na modelagem que também indicaram aumento de áreas de adequação climática e, portanto, esses padrões reforçam a hipótese de que o tamanho populacional, que pode ser determinado pelo tamanho da área de distribuição da espécie, sendo um fator gerador de alta diversidade genética (Hamrick e Murawshi, 1991).

Implicações para Conservação

As áreas de adequação climáticas obtidas através da modelagem mostraram que a distribuição das cinco espécies do complexo *Thamnophilus punctatus* podem ser mais amplas que a distribuição conhecida na literatura. Com base nas respostas às mudanças climáticas do passado, podemos prever quais espécies são mais suscetíveis a mudanças climáticas progressivas (Lopes et al., 2007). Nesse estudo, quando comparado os dois cenários climáticos houve aumento das áreas climaticamente adequadas para *Thamnophilus punctatus* e *Thamnophilus sticturus* e diminuição para *Thamnophilus ambiguus*, *Thamnophilus pelzelni* e *Thamnophilus stictocephalus*, sendo que *T. pelzelni* e *T. punctatus* tiveram pouca variação entre os cenários, sugerindo que as variações climáticas podem ter sido menores nos ambientes onde elas ocorrem e conseqüentemente os efeitos das mudanças de distribuição também foram pequenos, assim como espécies funcionarem um substituto ecológico para outra, característico de espécies filogeneticamente próximas (Urbina-Cardona e Loyola, 2008), impedindo a expansão de sua distribuição mesmo com a expansão dos ambientes onde a espécie ocorre.

Cenários futuros de mudanças climáticas apontam para aumento acelerado da temperatura (IPCC, 2014), portanto, as espécies que tiveram seus adequados climáticos diminuídos, como *T. ambiguus*, *T. pelzelni* e *T. stictcephalus*, poderão sofrer ainda mais redução de sua distribuição. As espécies podem se adaptar e sobreviver ao longo de eventos climáticos (Huber, 2009), mas as mudanças climáticas associadas a fatores de que aceleram esses processos podem reduzir a aptidão física e fisiológica das espécies levando a extinção da população em curto prazo (Bickford et al., 2010).

Os resultados, aqui obtidos, poderão servir de auxílio para se traçar planos de coletas para confirmação da real distribuição das espécies do complexo *Thamnophilus punctatus*, através das regiões que têm condições ambientais semelhantes, ou seja, que a espécie pode está distribuída (Pearson et al. 2007), sendo as diversas variáveis ambientais que determinam a distribuição dela, mas que a sua extensão de distribuição é afetada pelos diversos tipos de uso das áreas pelo homem e, portanto, os estudos de modelagem podem ser uma ferramenta útil para avaliação de impactos ambientais (Heuck et al. 2013). e melhor gestão de áreas de proteção (Urbina-Cardona e Loyola, 2008; Pearson et al., 2007) a partir de espécies alvo de interesse conservacionista, bem como a utilização dos modelos de Paleodistribuição aliado às análises filogeográficas poderão auxiliar na melhor compreensão de padrões de biodiversidade a partir de fatores que promovem divergências populacionais (Carstens e Richards, 2007).

Portanto estudos mais aprofundados sobre expansões populacionais deverão ser realizados para melhor compreensão da influência dos fatores climáticos sobre essas espécies e outros grupos amplamente distribuídos. Apesar do aumento da distribuição observada para duas espécies do complexo, desde o Último Máximo Glacial até o presente, ambas tem seus adequados climáticos localizado em áreas de grande desenvolvimento e antropização no Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal e a destruição de grandes áreas pode limitar o entendimento dos processos históricos de diversificação, impedindo conseqüentemente a conservação mais efetivas das espécies (Carnaval et al. 2009). O Cerrado e a Mata Atlântica são hotspots da região Neotropical (Myers, 2000), portanto é possível que as populações dessas duas espécies sofram fortes pressões já que o ambiente onde ocorrem esta altamente ameaçado tornando-as vulneráveis as ameaças que esses bioma vem passando atualmente pela expansão agrícola, agropecuária e obras de infraestruturas; (De Luca, 2009; Fernandes, 2013) podendo está sujeita a extinções regionais mesmo se tratando de grandes populações (Grant e Bowen 1998). O conhecimento sobre a distribuição das espécies será imprescindível para melhor manejo e proteção da biodiversidade Neotropical, possibilitando mapear as necessidades ecológicas e ambientais de cada espécie e fornecer as informações necessárias para reconstruir sua historia evolutiva e biogeográfica (Carvalho e Almeida, 2016).

REFERÊNCIAS

- Ab'saber AN, (2000) The natural organization of Brazilian inter- and subtropical landscapes. *R. Inst. Geo.* 21, 57-70.
- Anderson RP e Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. – *J. Biogeogr.* 37: 1378–1393.
- Antonelli A, Quijada-Mascareñas A, Crawford AJ, Bates JM, Velasco PM e Wüster W (2010) Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. *Amazonia: landscape and species evolution a look into the past* (ed. by C. Hoorn and F.P. Wesselingh), 386–404.
- Bickford D, Howard SD, Daniel JJNg, Sheridan JA (2010). Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodivers Conserv.* 19:1043–1062. DOI 10.1007/s10531-010-9782-4
- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT, Moritz C (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Science* (New York, N.Y.), 323, 785–9. DOI 10.1126/science.1166955.
- Carstens BC, Richards CL (2007) Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Journal compilation, The Society for the Study of Evolution. Evolution* 61-6: 1439–1454. doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00117.x.
- Carvalho CJB, Almeida EAB (2016) *Biogeografia da América do Sul. Análise de tempo, espaço e forma. Biogeografia Neotropical-Possíveis metas e desafios para os próximos dez anos.* Rio de Janeiro: Roca.
- Collevatti GR, Nabout JC, Diniz-Filho JAF (2011) Range shift and loss of genetic diversity under climate change in *Caryocar brasiliense*, a Neotropical tree species. *Springer-Tree Genetics & Genomes* 7:1237–1247. DOI 10.1007/s11295-011-0409-z.
- De Luca AC, Develey PF, Bencke GA e Goerck JM (ORGS.) (2009) *Áreas importantes para a conservação das aves no Brasil. Parte II – Amazônia, Cerrado e Pantanal.* São Paulo: SAVE Brasil.
- Excoffier L (2004) Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* (2004)13, 853–864. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.02004.x.
- Ferreira CAC 2009 *Análise comparativa do ecossistema campina na Amazônia brasileira. Tese (doutorado)-INPA, Manaus, Brasil.*
- Fernandes AM (2013) Fine-scale endemism of Amazonian birds in a threatened Landscape. *Biodivers Conserv* (2013) 22:2683–2694. DOI 10.1007/s10531-013-0546-9.
- Fu Y-X (1997) Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics society of America.* 147:915–925.
- Goldani A (2012) Neotropical historical biogeography: parsimony analysis of endemism with distributional data of fish. *Revista Eletrônica de Biologia.* Volume 5 (3): 12-41. ISSN 1983-7682.
- Grant WAS, Bowen BW(1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation, *Journal of Heredity*, Volume 89, Issue 5, 1 September 1998, Pages 415–426, <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>

Hafer J (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6, 451-476.

Haffer J (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Braz. J. Biol.*, 68(4, Suppl.): 917-947.

Haffer J e Prance GT (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados*, 16, 175–206. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-40142002000300014>.

Hamrick JL, Murawski EDA, 1991 Levels of allozyme diversity in populations of uncommon neotropical tree species. *Journal of tropical ecology*, v. 7, p.395-399. <https://doi.org/10.1017/S0266467400005691>.

Heuck C, Brandl R, Albrecht J, Gottschalk KT (2013) The potential distribution of the Red Kite in Germany. *J Ornithol* 154: 911. <https://doi.org/10.1007/s10336-013-0955-2>

Huber M, 2009 Snakes tell a torrid tale. *Nature*, Vol 457, pág. 669-671 doi : 10.1038 / 457669a

IPCC, 2014: *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

Isler ML, Isler PR, Whitney BM (1997) Biogeography and systematics of the *Thamnophilus punctatus* (Thamnophilidae) complex. *Ornithological Monographs*, Volume 48 (1997), 355-381.

Marengo JÁ, Ambrizzi T, DA Rocha RP, Alves LM, Cuadra SV, Valverde MC, Torres RR, Santos DC, Ferraz SET (2009) Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Climate Dynamics*, 1073–1097. DOI: 10.1038/35002501.

Mathias LB e Coelho ALN 2013. Modelagem Ecológica e Ferramentas de SIG Aplicadas à Conservação de *Drymophila genei*. *Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR*.

Merow, C, Smith MJ, Silander Jr J AA (2013) practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36: 1058–1069. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858. DOI: 10.1038/35002501.

Peters JL (1951) Check-list of birds of the world. Volume VII. Museum of Comparative Zoology.

Peterson AT, Papes M, Eaton M (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550-560. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05102.x.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, vol. 190, 231-259. doi:10.1016.

Phillips SJ (2008) Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: a response to Peterson et al. (2007). *Ecography*, Vol. 31, 272-278. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05378.x.

Phillips SJ, Dudik M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluations. *Ecography*, 31, 161-175. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x.

- Prado DE e Gibbs PE (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 902-927.
- Ramos-Onsins SE e Rozas J (2002) Statistical Properties of New Neutrality Tests Against Population Growth. *Mol. Biol. Evol.* 19(12):2092–2100. *Molecular Biology and Evolution*.
- Raxworthy C, Martinez-Meyer E, Horning N, Nussbaum R, Schneider G, Ortega-Huerta M, Peterson A 2003 Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426:837-841. DOI: 10.1038 / nature02205
- Ray N, Currat M, Excoffier L (2003) Intra-Deme Molecular Diversity in Spatially Expanding Populations, *Mol. Biol. Evol.* 20(1):76–86 by the Society for Molecular Biology and Evolution. DOI: 10.1093.
- Rodrigues PMS, Silva JO, Eisenlohr PV, Schaefer CEGR (2015) Climate change effects on the geographic distribution of spacialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Brazilian Journal of Biology*, v. 75, n. 3, p. 679-684. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.20913>.
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.*, vol. 9, no. 3, p. 552-569.
- Rozas J, Sanchez-Delbarrio J, Messeguer X, Rozas R (2003) Dnasp: DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, vol. 19, p. 2496-2497. DOI: 10.1093/bioinformatics/btg359.
- Sick H *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil. 1997.
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity informatics*. V. 2, p. 1-10. DOI: <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Tajimas F (1983) Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetic*, 105, 437-460.
- Tajimas F (1998) The Effect of Change in Population size on DNA Polymorphism. *Genetics Society of America*. *Genetics* 123: 597-601.
- Thom J, Aleixo A (2014) Cryptic speciation in the white-shouldered antshrike (*Thamnophilus aethiops*, Aves – Thamnophilidae): The tale of a transcontinental radiation across rivers in lowland Amazonia and the northeastern Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 95–110. doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.023
- Tundisi JG, Matsumura-Tundisi T (2008) Biodiversity in the Neotropics: ecological, economic and social values. Instituto Internacional de Ecologia – IIE, Braz. J. Biol., 68, 913-915. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842008000500002>.
- Töpel M, Antonelli A, Yesson C, Eriksen B (2012) Past climate change and plant evolution in Western North America: a case study in Rosaceae. *PLoS One* 7(12): e50358. doi:10.1371/journal.pone.0050358.
- Waltari E, Hijmans RJ, Peterson AT Nyaria S, Perkins SL (2007) Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *PLoS ONE* 2(7): e563. doi:10.1371/journal.pone.0000563.
- Urbina-Cardona JN e Loyola RD (2008) Applying niche-based models to predict endangered-hylid potential distributions: are Neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science* Vol.1 (4):417-445. DOI: 10.1177 / 194008290800100408.

Viegas MP, Silva CLSP, Moreira JL, Cardin LT, Azevedo VCR, Ciampi AY, Freitas MLM, Moraes MLT, Sebbenn AM, (2011) Diversidade genética e tamanho efetivo de duas populações de *Myracrodruon urundeuva* fr. all., sob conservação ex situ

Vieira FA, Novaes RML, Fajardo CG, Santos RM, Almeida HS, Carvalho D, Lovato MB (2015) Holocene southward expansion in seasonally dry tropical forests in South America: phylogeography of *Ficus bonijesulapensis* (Moraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 189–201. DOI: 10.1111/boj.12241

Zachos Z, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, Rhythms, and Aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*; Apr 27, 2001; 292, 5517; Research Library Core pg. 686.

Zimmer KJ e Isler ML. 2003. Amazonian Streaked Antwren *Myrmotherula multostriata*. P. 578 in del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A. (eds.) *Handbook of the birds of the world*, vol. 8. Lynx Edicions, Barcelona

Tabela 1: AUCs de treinamento média para as corridas de repetição com desvio padrão é 0,003. <0,5=modelo aleatório, >5 <9= modelo bom e >9= modelo excelente.

Espécie	AUC (Último Máximo Glacial)	AUC (Presente)
<i>Thamnophilus ambiguus</i>	0,949	0,983
<i>Thamnophilus pelzelni</i>	0,932	0,947
<i>Thamnophilus punctatus</i>	0,972	0,969
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	0,960	0,942
<i>Thamnophilus sticturus</i>	0,972	0,981

Tabela 2: Comparação dos mínimos valores de probabilidade de um habitat adequado para ocorrência do complexo de espécies *Thamnophilus punctatus* com a modelagem de distribuição do presente. Em negrito o *threshold* (limiar) selecionado.

Espécie	Minimum training presence logistic threshold	10 percentile training presence logistic threshold	Equal training sensitivity and specificity logistic threshold	Equal test sensitivity and specificity logistic threshold	Balance training omission, predicted area and threshold value logistic threshold	Equate entropy of thresholded and original distributions logistic threshold
<i>Thamnophilus ambiguus</i>	0.0561	0.315	0.3507	0.2797	0.0701	0.1636
<i>Thamnophilus pelzelni</i>	0.1466	0.3728	0.4438	0.3654	0.0961	0.1826
<i>Thamnophilus punctatus</i>	0.1005	0.2466	0.2281	0.179	0.0421	0.1699
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	0.0528	0.3793	0.3497	0.2516	0.0527	0.1533
<i>Thamnophilus sticturus</i>	0.071	0.246	0.2233	0.2052	0.0357	0.1655

Tabela 3: Fragmentação de área entre o Último Máximo Glacial e o presente a partir dos mapas de distribuição potencial do complexo *Thamnophilus punctatus* baseados nos valores *threshold*.

Espécie	Área Passado (km ²)	Área Presente (km ²)	Varição (km ²)	Fragmentação (Varição em %)
<i>Thamnophilus ambiguus</i>	598,341	288,215	-310,126	51.83
<i>Thamnophilus pelzelni</i>	2,363,950	2,131,183	-232,767	9.84
<i>Thamnophilus punctatus</i>	1,000,194	1,067,250	+67,056	6.28
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	3,038,385	1,325,835	-1,988,382	65.44
<i>Thamnophilus sticturus</i>	682,879	1,050,003	+367,124	34.96

Tabela 4: Diversidade nucleotídica (π), Diversidade haplotípica (h) e Testes de Neutralidade D de Tajimas e Fu and Li's Tests das sequências CO1 de DNA das espécies do complexo *Thamnophilus punctatus*. A- *Thamnophilus ambiguus*; B- *Thamnophilus pelzelni*; C- *Thamnophilus punctatus*; D- *Thamnophilus stictocephalus*; E- *Thamnophilus sticturus*.

Espécie	N	h	Π	Fu's Fs	D
<i>Thamnophilus ambiguus</i>	19	0.877	0.00371	-2.215	-0.79264
<i>Thamnophilus pelzeni</i>	9	0.639	0.00175	-0.239	-0.06382
<i>Thamnophilus punctatus</i>	14	0.868	0.01001	1.373	-0.29607
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	21	0.667	0.00922	2.212	1.21787
<i>Thamnophilus sticturus</i>	5	0.600	0.00089	0.626	1.22474

Fig. 1: Modelos de distribuição potencial do complexo *Thamnophilus punctatus* durante o Último Máximo Glacial e o presente.

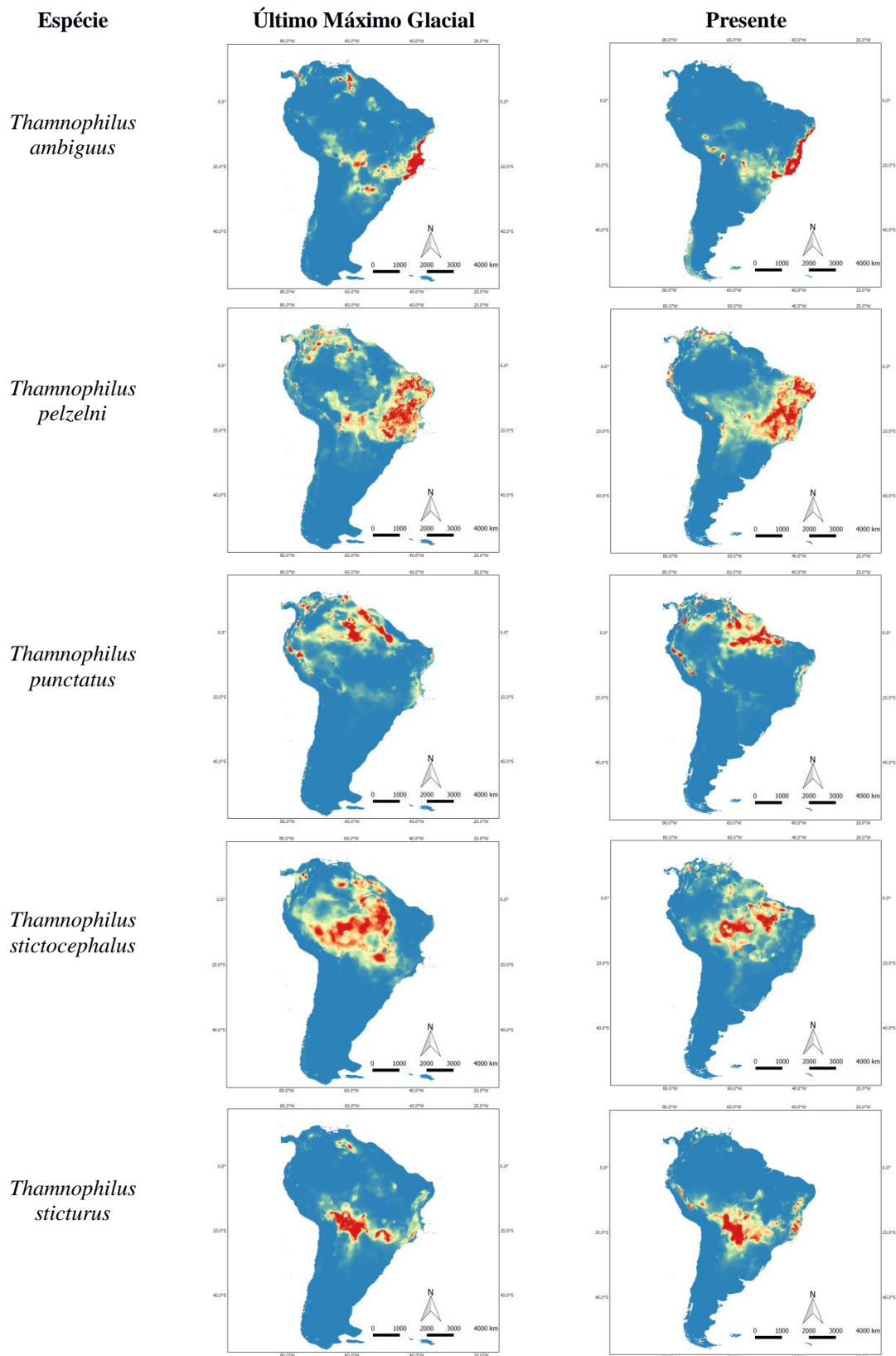


Fig. 2: Distribuição *Mismatch* das sequências CO1 e ND2 de DNA das espécies do complexo *Thamnophilus punctatus*.

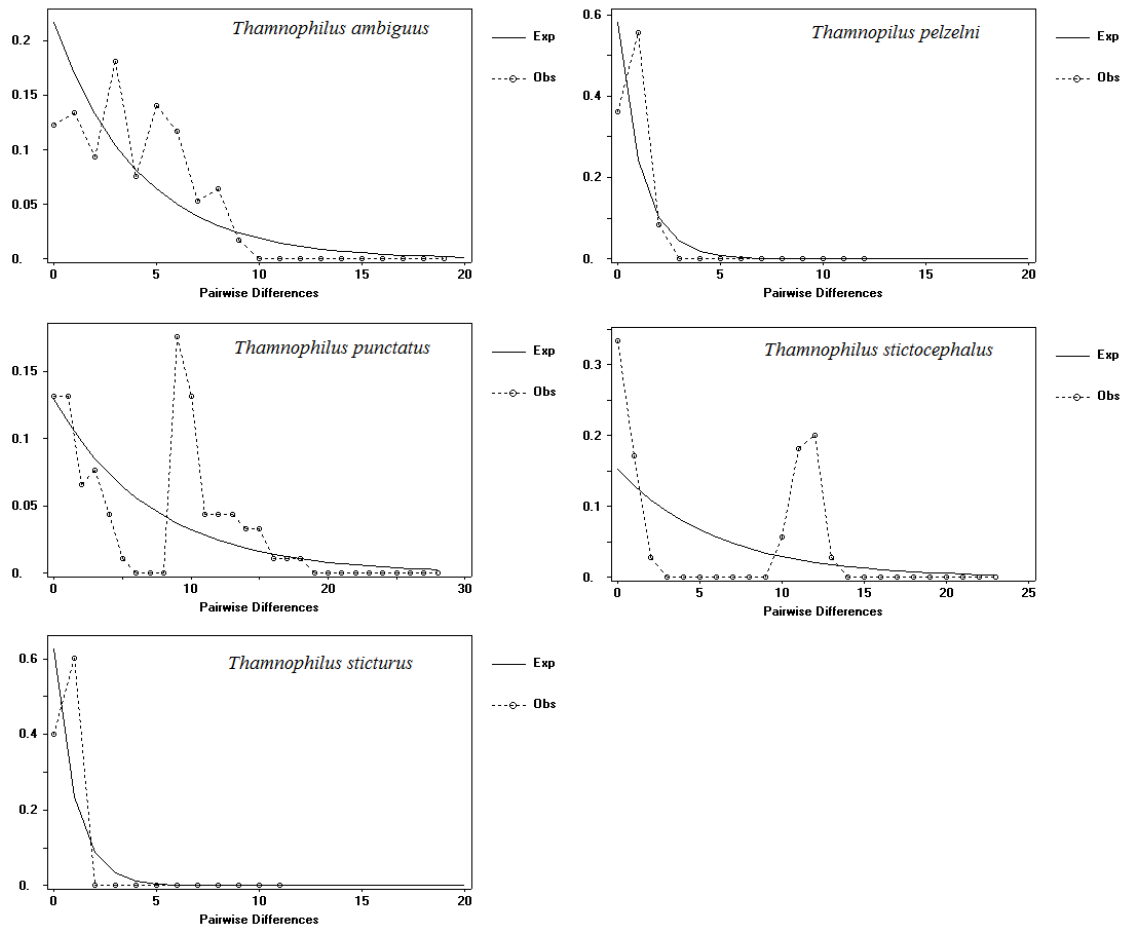
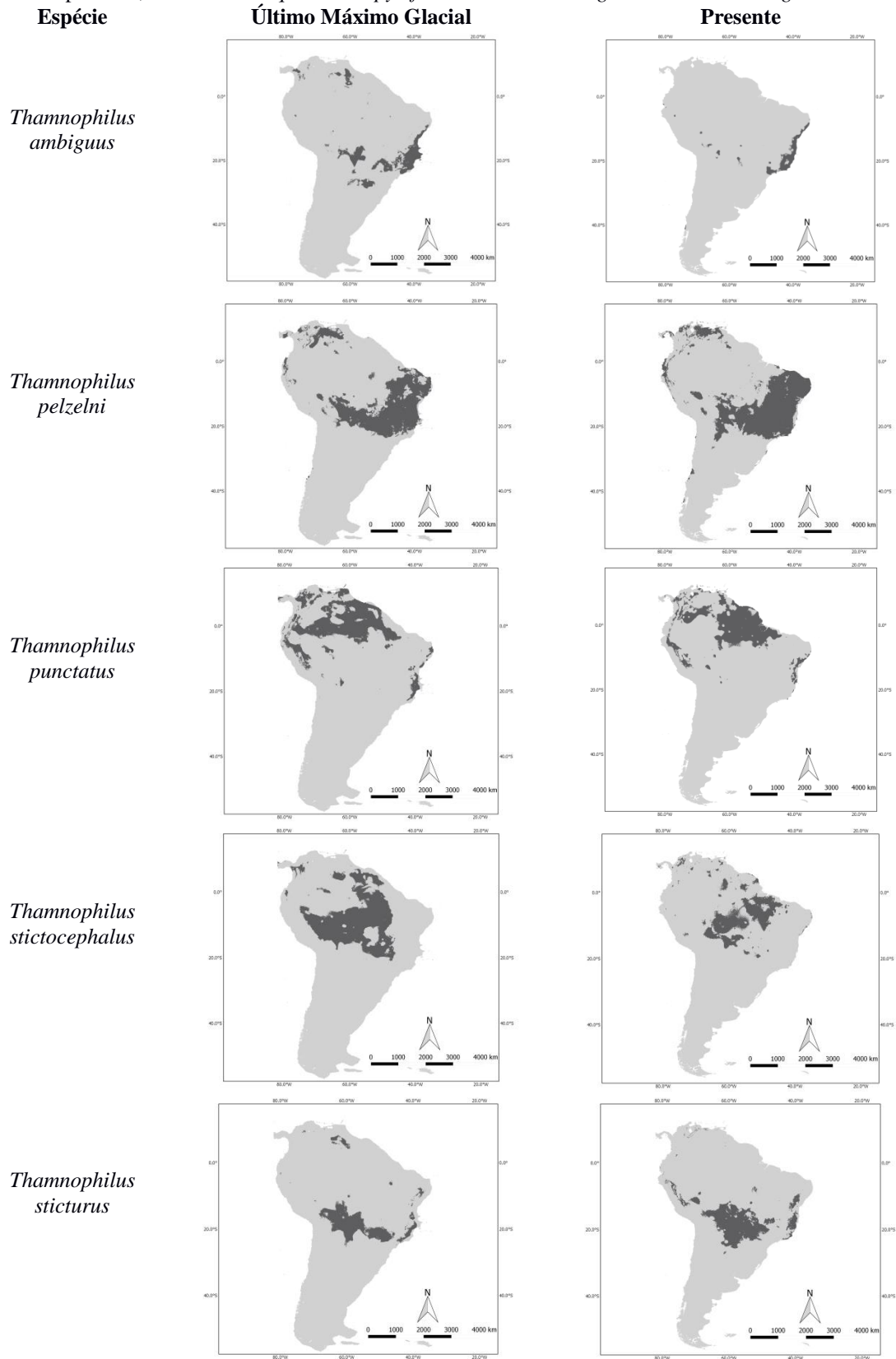


Fig. 3: Mapas de distribuição potencial do complexo *Thamnophilus punctatus* durante Último Interglacial Máximo e o presente, baseados no *Equate entropy of thresholded and original distributions logistic threshold*.



Journal of Ornithology- Instructions for Authors

Types of Papers

Manuscript length

- **Original papers**
should normally not exceed 10 printed pages which correspond to approx. 4000 words of text plus an abstract of 300 words, some 50 references and up to 8 figures and tables, respectively.
- **Short Notes**
should not exceed 1500 words of text plus an abstract of 100 words, 15 references at maximum and 2 figures and tables, respectively.
- **Technical Notes**
report new developments, significant advances and novel aspects of experimental and theoretical methods and techniques which are relevant for scientific investigations within the journal scope. Usually, Technical Notes do not report results. Manuscripts of this type should be short (a few pages only).
- **Commentaries**
refer to articles published in Journal of Ornithology. The author(s) of the commented article are given the opportunity to reply to the comment. Both comments and replies will be peer-reviewed and published in the same issue upon acceptance. Comments and replies should be concise and normally not exceed one printed page.

Title Page

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, and telephone number(s) of the corresponding author
- If available, the 16-digit ORCID of the author(s)

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

- Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data).

Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

Please include, at the end of the acknowledgments, a declaration that the experiments comply with the current laws of the country in which they were performed. The editors reserve the right to reject manuscripts that do not comply with this requirement. The author will be held responsible for false statements or for failure to fulfil the above-mentioned criteria.

Please note:

- Genus and species names should be in italics. The common English names of animals should be capitalized.
- Lines must be numbered consecutively through the entire text.

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

- Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).
- This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).
- This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

- Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738.
<https://doi.org/10.1007/s00421-008-0955-8>

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325–329

- Article by DOI
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. <https://doi.org/10.1007/s001090000086>
- Book
South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London
- Book chapter
Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257
- Online document
Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
- Dissertation
Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

- [ISSN LTWA](#)

If you are unsure, please use the full journal title.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

TABLES

- All tables are to be numbered using Arabic numerals.
- Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.
- For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.
- Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.
- Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

Electronic Figure Submission

- Supply all figures electronically.
- Indicate what graphics program was used to create the artwork.
- For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MSOffice files are also acceptable.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.
- Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art

- Definition: Black and white graphic with no shading.
- Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.
- All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.
- Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

- Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.
- If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.
- Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art

- Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.
- Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

- Color art is free of charge for online publication.
- If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another

when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

- If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.
- Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

- To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).
- Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).
- Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.
- Avoid effects such as shading, outline letters, etc.
- Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

- All figures are to be numbered using Arabic numerals.
- Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.
- Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).
- If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

- Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.
- Figure captions begin with the term **Fig.** in bold type, followed by the figure number, also in bold type.
- No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

- Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.
- Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

- Figures should be submitted separately from the text, if possible.
- When preparing your figures, size figures to fit in the column width.
- For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.
- For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

- All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)
- Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (colorblind users would then be able to distinguish the visual elements)
- Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

4- Conclusão

Os resultados da modelagem de distribuição aqui apresentados, indicam que a distribuição das aves do complexo *Thamnophilus punctatus* é altamente determinada pelas variações que moldam a paisagem dos biomas ao longo dos períodos podendo diferir de acordo com a resposta dos ambientes onde cada uma ocupa, ou seja, espécies que tiveram pouca variação de distribuição entre os cenários, como *T. pelzelni* e *T. punctatus* estão em áreas evolutivamente estáveis desde o LGM. Já *T. stictocephalus* sofreu diminuição pela expansão das florestas antes ocupadas pelas Savanas mantendo menos da metade dos adequados climáticos do passado. O efeito contrário ocorreu com *T. sticturus* que foi a espécie com maior ganho de áreas de adequação climática determinada pela expansão das Savanas e diminuição para *T. ambiguus* pela retração da Floresta Atlântica e ou a substituição dela por vegetação sub marinha.

Três das espécies tiveram seus adequados climáticos diminuídos, portanto, os resultados aqui apresentados reforçam a hipótese de que o aquecimento global mostra que pode ser um fator importante na extinção de populações, tendo em vista que algumas delas ocupam ambientes de intensas explorações humana e antropização, portanto, os efeitos poderão ser maiores sobre essas espécies causando também perda de alelos dentro das populações e conseqüentemente de diversidade genética.

As previsões aqui apresentadas mostraram quais as espécies e os ambientes estão mais susceptíveis as variações climáticas e outros trabalhos deverão ser feitos testando os efeitos sobre outras espécies para que se tenha um panorama mais completo de cenários futuros dos efeitos das mudanças do clima sobre as espécies e assim os resultados possam ser utilizados para melhor gestão de áreas de conservação a partir da identificação de quais os ambientes merecem atenção imediata.