

**Universidade Federal de São Carlos - Campus Sorocaba  
Departamento de Biologia**

**João Victor Mendonça de Oliveira**

**Modelagem de distribuição presente, passada e futura de cactos Mandacaru da Diagonal  
Seca da América do Sul**

**Sorocaba, 2021**



**João Victor Mendonça de Oliveira**

**Modelagem de distribuição presente, passada e futura de cactos Mandacaru da Diagonal Seca da América do Sul**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal de São Carlos, como requisito para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Danilo Trabuco do Amaral  
Co-orientador: Prof. Dr. Fernando de Faria Franco

**Sorocaba, 2021**

Oliveira, João Victor Mendonça

Modelagem de distribuição presente, passada e futura de cactos Mandacaru da Diagonal Seca da América do Sul / João Victor Mendonça Oliveira -- 2021.  
54f.

TCC (Graduação) - Universidade Federal de São Carlos,  
campus Sorocaba, Sorocaba  
Orientador (a): Danilo Trabuço Amaral  
Banca Examinadora: Danilo Trabuço Amaral, Evandro  
Marsola Moraes, Manolo Fernandez Perez  
Bibliografia

1. Biogeografia. 2. Mudanças Climáticas. 3.  
Paleomodelagem. I. Oliveira, João Victor Mendonça. II.  
Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática  
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano -  
CRB/8 6979

**Folha de aprovação**

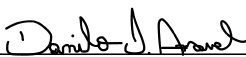
João Victor Mendonça de Oliveira

**“Modelagem de distribuição presente, passada e futura de cactos Mandacaru da Diagonal  
Seca da América do Sul”**


Trabalho de Conclusão de Curso

Universidade Federal de São Carlos – Campus Sorocaba

Sorocaba, 11 de novembro de 2021.

Orientador   
Dr. Danilo Trabuco do Amaral

Membro 1   
Prof. Dr. Evandro Marsola Moraes

Membro 2   
Dr. Manolo Fernández Perez

## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus pais, por todas as oportunidades proporcionadas, pelo incentivo ao meu crescimento pessoal, profissional e intelectual, e pela confiança e liberdade de escolha para seguir caminhos que não vão de encontro com aqueles planejados.

À turma de Bio Bach 017, especialmente à Isis Minhós Yano, Fernanda Campos dos Santos, João Victor Cassiel Ferraz, João Victor Oliveira Sousa, Isabelle Christine Corrêa de Araújo, Raíssa Razera e Barbara Silva Barbosa, os Friends, que estiveram sempre unidos e trocando risadas, lágrimas e aprendizados que não se aprendem no curso, e que serão fundamentais para minha vida.

Aos profissionais do campus Sorocaba da Universidade Federal de São Carlos, os quais prezam por uma universidade de qualidade, seja na limpeza, na organização, na disponibilidade de materiais e livros, e na educação em si.

Aos integrantes do Laboratório de Diversidade Genética e Evolução (LaGEvol) que estavam sempre dispostos a ajudar no entendimento de diversos assuntos que foram fundamentais para a realização deste trabalho, mas que também são ótimos amigos e garantiram um ambiente acolhedor na universidade.

Aos meus orientadores, Danilo Trabuco do Amaral e Fernando de Faria Franco, que foram extremamente pacientes, solícitos, compreensivos e acolhedores, até mesmo on-line. Além da orientação para o trabalho, me abraçaram nas horas difíceis, e me cobraram nas horas que foram necessárias, tudo com muito respeito.

Aos que conheci ao longo desses anos de curso e contribuíram direta e indiretamente ao trabalho: Matheus Pecci, sua autoestima é contagiante; Rafael e Luiz Doin, que me incentivaram em tudo e me acolheram com muito amor; e Kaique Vitor da Silva, meu terapeuta, o qual eu não conseguiria terminar o trabalho sem.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela vaga concedida a mim no Programa de Iniciação Científica e Tecnológica, o qual, junto a outros programas e entidades científicas, sofreu diversos cortes financeiros nos últimos anos.

Por fim, à todos aqueles que ainda acreditam na ciência e na educação no Brasil, e fazem com que ela ainda exista em meio a todo negacionismo e ignorância presentes.

“A natureza não é cruel, apenas implacavelmente indiferente.  
Esta é uma das lições mais duras que os humanos têm de aprender.”

**Richard Dawkins**

## RESUMO

A influência de climas passados na atual dinâmica populacional e distribuição geográfica dos organismos vivos é amplamente reconhecida, tal como a influência das ações antrópicas no clima futuro. Espécies proximamente relacionadas, com ampla distribuição espacial e associadas a distintos biomas possuem grande valor para estudos biogeográficos e ecológicos, como é o caso das espécies pertencentes ao gênero *Cereus* Mill. O gênero pertence à família Cactaceae (ordem Caryophyllales) e está dividido em quatro subgêneros, dentre eles, seu homônimo *Cereus*, que possui quatro linhagens evolutivas principais, dentre elas o Clado A1, que contempla sete espécies. No presente trabalho, foi realizado um levantamento dos registros de ocorrência das espécies do Clado A1 para inferir projeções de distribuição geográfica no presente, passado e futuro, utilizando dados de variáveis climáticas (temperatura, precipitação e solo) disponíveis em bases de dados públicas como entrada para realizar Modelagens de Distribuição de Espécies (MDE), utilizando o software MaxEnt. Os resultados das paleomodelagens realizadas para cinco das sete espécies do gênero, devido ao número insuficiente de pontos recuperados para as duas restantes, mostraram grande influência dos eventos climáticos do Quaternário na distribuição das mesmas. Outros possíveis fatores, como composição do solo para *Cereus hexagonus* e *Cereus jamacaru*, pulsos tectônicos do Terciário para *Cereus hildmannianus*, e barreiras físicas (rio e cordilheira) para *Cereus stenogonus*, podem, também, ter influenciado na distribuição das espécies. Os modelos futuros para *Cereus bicolor*, *C. hexagonus*, *C. jamacaru* e *C. stenogonus* mostraram expansão na distribuição das espécies, que estão inseridas em biomas secos ou de períodos secos intensos, enquanto que para *C. hildmannianus*, que está inserida no bioma úmido da Mata Atlântica, foi detectado retração em sua distribuição, o que pode sugerir processos futuros de aridificação em regiões da Mata Atlântica, Amazônia e Pantanal. Tais resultados podem sugerir a expansão de processos de aridificação e desertificação dos biomas de Mata Atlântica, Amazônia, Pantanal e Caatinga. Com isso, conclui-se que fatores abióticos de clima e solo do Quaternário tiveram forte influência na distribuição das espécies do Clado A1. Além disso, o estudo mostrou que as ações antrópicas poderão alterar a distribuição futura dos biomas secos e úmidos da América do Sul, e pode contribuir para ações de conservação e de tomada de decisão por gestores de áreas de conservação.

**Palavras chave:** Biogeografia; Modelagem de Distribuição de Espécies; *Cereus* Mill.; MaxEnt; Mudanças Climáticas; Paleomodelagem.



## ABSTRACT

The influence of paleoclimates on current population dynamics and geographic distribution of living organisms is widely recognized, as well as the influence of anthropogenic activities on future climate. Closely related species, with a wide spatial distribution and associated with different biomes, have great value for biogeographic and ecological studies, such as the case of the species that belong to the genus *Cereus* Mill. The genus belongs to the Cactaceae family (Caryophyllales order) and is divided into four subgenera, including its namesake *Cereus*, which has four main evolutionary lineages, including Clade A1, which includes seven species of *Cereus*. In the present work, a survey of occurrence records of Clade A1 species was carried out to infer projections of geographic distribution in the present, past and future, using data on climatic variables (temperature, precipitation and soil) available in open databases as input to perform Species Distribution Modelling (SDM), using MaxEnt software. The results of the paleomodelling carried out for five of the seven species of the genus, due to the insufficient number of points recovered for the two remaining ones, showed a great influence of the climatic events of the Quaternary in their distribution. Other possible factors, such as soil composition for *Cereus hexagonus* and *Cereus jamacaru*, Tertiary tectonic pulses for *Cereus hildmannianus*, and physical barriers (river and mountain range) for *Cereus stenogonus*, may also have influenced the species distribution. Future models for *Cereus bicolor*, *C. hexagonus*, *C. jamacaru* and *C. stenogonus* showed expansion in the distribution of the species, which are inserted in dry biomes or intense dry periods, while for *C. hildmannianus*, which is inserted in the humid biome of the Atlantic Forest, a retraction in its distribution was detected, which may suggest future processes of aridification in the Atlantic Forest, Amazon and Pantanal regions. Such results may suggest the expansion of aridification and desertification processes in the Atlantic Forest, Amazon, Pantanal and Caatinga biomes. Thus, it is concluded that abiotic variables of climate and soil of the Quaternary had a strong influence on the distribution of Clade A1 species. In addition, the study showed that anthropic activities could alter the future distribution of the dry and wet biomes of South America, and it contributes to conservation actions and decision-making by conservation area managers.

**Key words:** Biogeography; Species Distribution Modelling; *Cereus* Mill.; MaxEnt; Climate Changes; Paleomodelling.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

<b>Figura 1.</b> Diagonal seca da região Neotropical.....	18
<b>Figura 2.</b> Árvore filogenética reconstruída por Máxima Verossimilhança para o gênero <i>Cereus</i> .....	22
<b>Figura 3.</b> Pontos de ocorrência de cada espécie utilizados nas modelagens.....	29
<b>Figura 4.</b> Prancha de imagens das modelagens para MIS19, LIG, LGM e o presente.....	33
<b>Figura 5.</b> Prancha de imagens das modelagens para o presente e futuro.....	34

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Características da distribuição geográfica e de hábitat de cada espécie, de acordo com a IUCN .....	24
<b>Tabela 2.</b> Quantidade de pontos, para cada espécie, após coleta e filtragens.....	29

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AUC	<i>Area Under the Curve</i> (Área Sob a Curva)
CAM	<i>Crassulacean Acid Metabolism</i> (Metabolismo Ácido das Crassuláceas)
CMIP6	<i>Coupled Model Intercomparison Project Phase 6</i> (Projeto de Intercomparação de Modelo Acoplado Fase 6)
EPICA	<i>European Project for Ice Coring in Antarctica</i> (Projeto Europeu de Extração de Gelo na Antártica)
FAO	<i>Food and Agriculture Organization of the United Nations</i> (Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura)
FTSS	Florestas Tropicais Sazonalmente Secas
GBIF	<i>Global Biodiversity Information Facility</i> (Sistema Global de Informação sobre Biodiversidade)
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i> (Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas)
IUCN	<i>International Union for Conservation of Nature</i> (União Internacional para a Conservação da Natureza)
LGM	<i>Last Glacial Maximum</i> (Último Máximo Glacial)
LIG	<i>Last Interglacial</i> (Último Interglacial)
MIS19	<i>Marine Isotope Stage 19</i> (Estágio 19 de Isótopo Marinho)
MDE	Modelagens de Distribuição de Espécies
PADDD	<i>Protected Areas Downgrading, Downsizing and Degazettement</i> (Reclassificação, Redução e Eliminação de Áreas Protegidas)
PCA	<i>Principal Component Analysis</i> (Análise de Componentes Principais)
RADSeq	Restriction site Associated DNA Sequencing (Sequenciamento de fragmentos de DNA associados a sítios de restrição)
SIG	Sistema de Informação Geográfica
SSP	<i>Shared Socioeconomic Pathways</i> (Caminhos Socioeconômicos Compartilhados)

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE ILUSTRAÇÕES</b>	<b>10</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>11</b>
<b>LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS</b>	<b>12</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>14</b>
<b>2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA</b>	<b>16</b>
2.1. Biogeografia da Região Neotropical	16
2.2. Modelagem de distribuição de espécies	18
2.3. Modelo biológico: o gênero <i>Cereus</i> (Cactaceae)	20
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>23</b>
3.1. Geral	23
3.2. Específicos	23
<b>4. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>24</b>
4.1. Caracterização da distribuição geográfica e habitats das espécies alvo	24
4.2. Coleta dos pontos de ocorrência	25
4.3. Coleta das variáveis abióticas	26
4.4. Introdução dos dados ao MaxEnt	28
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>29</b>
5.1. Coleta de dados de localização	29
5.2. Modelos de distribuição para o passado	30
5.2.1. Modelagem de distribuição da espécie <i>C. bicolor</i>	30
5.2.2. Modelagem de distribuição da espécie <i>C. hexagonus</i>	30
5.2.3. Modelagem de distribuição da espécie <i>C. hildmannianus</i>	31
5.2.4. Modelagem de distribuição da espécie <i>C. jamacaru</i>	31
5.2.5. Modelagem de distribuição da espécie <i>C. stenogonus</i>	31
5.3. Modelos de distribuição para o futuro	32
<b>6. DISCUSSÃO</b>	<b>35</b>
6.1. Modelos de distribuição para o passado	35
6.2. Modelos de distribuição para o futuro	37
<b>7. CONCLUSÃO</b>	<b>39</b>
<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>40</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b>	<b>51</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Segundo Wallace (1876), os padrões de distribuição das espécies atualmente observados são reflexos tanto de fatores históricos abióticos que moldaram as condições físicas dos ambientes, quanto das interações entre espécies. No livro, o autor utiliza espécies animais como modelos para exemplificar a influência de fatores como o clima, barreiras naturais (*e.g.* montanhas e rios), vento e migração, analisando os processos de vicariância, dispersão e extinção que decorrem desses eventos. Em uma revisão mais recente, Antonelli (2017) reafirma esses padrões, destacando os três principais motores de bio-regionalização: a deriva continental, causada pelos eventos de tectonismo que podem separar ou unir populações de organismos; o clima, que devido a sua sazonalidade cria diferentes cenários em períodos diferentes no mesmo ambiente; e as montanhas, que além de separar populações que estão a nível do solo, criam diversos ambientes ao longo de sua extensão vertical.

Dessa forma, as relações bióticas e abióticas são os fatores que influenciam a diversificação da biodiversidade, causando variações temporais nas taxas de especiação, extinção e migração (CONDAMINE *et al.*, 2018). Por isso, entender os eventos climáticos passados que influenciaram na distribuição geográfica das espécies é fundamental para compreender como os eventos de diversificação podem ser usados para se pensar em ações de conservação. Por exemplo, Pennington *et al.* (2010) descrevem a história da interação das espécies entre si e com o ambiente andino, e explicitam a importância que certos locais e espécies possuem, o que pode ser utilizado para basear medidas de conservação.

Para entender a influência dos eventos climáticos na distribuição das espécies foi descrita, no final da década de 70, a Modelagem de Distribuição de Espécie, com o intuito de quantificar a relação entre grupos de organismos e o ambiente em que estão. Para isso, essa abordagem associa, estatisticamente, a distribuição geográfica de um grupo com o ambiente em que é encontrado, o que resulta em uma predição de sua possível área de ocorrência presente, passada e/ou futura (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000). A produção de um modelo de distribuição depende de pontos de ocorrência de um organismo modelo e de dados ambientais do local de estudo, além de um algoritmo que estima a relação entre eles e mapeia a adequação de habitat (FRANKLIN & MILLER, 2010).

O método de MDE, além de sugerir as possíveis áreas de ocorrência presente e passada das espécies, pode auxiliar a entender também alterações nos limites dos diferentes

domínios/biomas no tempo (PENNINGTON *et al.*, 2000). Por exemplo, a modelagem de distribuição de espécies pode sugerir eventos de expansão, retração ou constância dessas áreas no tempo. Em ambientes pouco estudados ou explorados, como é o caso das áreas abertas e secas da região Neotropical, o uso de espécies amplamente distribuídas na mesma, como os cactos, podem nos dar uma melhor visão dos efeitos do Pleistoceno na forma e distribuição dessas áreas.

Os cactos são conhecidos por receberem, ao longo do tempo, grande influência do clima em sua demografia, principalmente nos eventos de oscilações climáticas do Quaternário (SILVA *et al.*, 2017). Devido à sua composição morfológica, são difíceis de serem encontrados fósseis dos membros da família Cactaceae (ARAKAKI *et al.*, 2011), o que torna as calibrações das filogenias dos gêneros um trabalho difícil de ser realizado (GUERRERO *et al.*, 2019). Por isso é tão importante a realização de estudos de modelagem de distribuições passadas para esse grupo.

Neste estudo, busca-se avaliar o impacto dos eventos climáticos do Pleistoceno sobre as espécies do subclado A1 do gênero *Cereus*, como também os possíveis cenários futuros para o mesmo grupo. Como hipótese, infere-se que os eventos climáticos do Pleistoceno tiveram papel fundamental na distribuição das espécies do subclado A1. Observando outros grupos relacionados à esse gênero, os efeitos climáticos foram de grande impacto demográfico, como encontrado no trabalho de Barrios-Leal *et al.* (2018), em que a modelagem realizada para um cluster de drosófilas cactofílicas mostrou um papel fundamental do clima na demografia das espécies no Holoceno Médio (~6 Ka) e Último Máximo Glacial (LGM; ~22 Ka). Outra hipótese, é a de que há um impacto diferencial desses eventos em espécies que habitam a Caatinga e o Cerrado brasileiro, em função das diferenças abióticas encontradas nesses biomas, como descrito por Lima *et al.* (2018).

Para a realização do trabalho, bases de dados públicas e do Laboratório de Diversidade Genética e Evolução (LaGEvol – Departamento de Biologia, UFSCar), assim como literaturas com dados de localidades foram acessados para a coleta das informações necessárias. Além disso, também foram coletados dados de estimativas climáticas e do solo, para a realização de MDEs.

## 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1. Biogeografia da Região Neotropical

A região Neotropical compreende os territórios do México Central até, aproximadamente, o sul da América do Sul (centro-sul da Argentina), e contém a maior riqueza de espécies do mundo, o que é explicado por diversas hipóteses biogeográficas, mas que ainda carece de muito entendimento a seu respeito (ANTONELLI *et al.*, 2018; LIMA *et al.*, 2018). Uma importante e das mais influentes mudanças paleoclimáticas na América do Sul, que influenciou a distribuição das espécies da região, aconteceu durante o Pleistoceno, de acordo com a proposta dos refúgios do biogeógrafo alemão Jürgen Haffer em seu trabalho de 1969. Segundo o autor, baseado em padrões biogeográficos de diversidade, endemismo e distribuição atual da avifauna de áreas de várzea da floresta amazônica, a vegetação desse bioma foi fragmentada em manchas isoladas, que serviam de refúgio mais úmidos e quentes em meio às áreas mais secas e frias que as cercavam, o que favoreceu eventos de especiação por vicariância e, também, hibridizações em zonas de contato secundários, já que eram eventos repetitivos de expansão e retração dessas áreas de refúgio. O autor também indica que a teoria se aplica a outros grupos de animais, como insetos, anfíbios, répteis e mamíferos.

Concomitantemente a Haffer, Paulo Vanzolini realizava seus estudos com répteis da região amazônica. Em seu trabalho publicado em 1970, com a colaboração de Ernest Williams, Vanzolini propôs que havia variação entre climas semiárido e úmido na floresta amazônica, e os eventos climáticos do Quaternário causaram a formação de manchas úmidas de refúgio dentro do bioma nos períodos mais frios e secos. Isso ocasionou a descontinuidade genética em grupos taxonômicos, como nos lagartos do estudo que, então, passaram a apresentar populações ecologicamente vicariantes.

Entretanto, alguns autores defendem que esses eventos climáticos não foram os únicos, e para algumas linhagens, nem os mais importantes para suas distribuições. Rull e Carnaval (2020) reuniram trabalhos que defendem que, além dos eventos de mudanças climáticas do Pleistoceno (2.5 Ma. a 11.7 Ka.), outros acontecimentos históricos tenham tanta ou mais importância para algumas linhagens, como as mudanças nos padrões geográficos terra-mar, a elevação de novas cordilheiras e outras consequências de movimentos de placas tectônicas. Segundo as autoras, o fechamento do Istmo do Panamá, no Plioceno (4.5 Ma.; COHEN *et al.*, 2013), por exemplo, teria permitido um caminho para que os táxons da



América do Norte colonizassem a do Sul. Já a elevação dos Andes, no Mio-Plioceno, criou um padrão contrastante entre os Andes e a planície amazônica. Na região andina, existem aves endêmicas de origem recente e, nas terras baixas amazônicas, espécies endêmicas remanescentes do Neógeno. Essas evidências sugerem que a biodiversidade neotropical atual é proveniente de diferentes eventos e mecanismos evolutivos, iniciados por eventos tectônicos neogênicos e continuados sob a ação das mudanças climáticas do Pleistoceno.

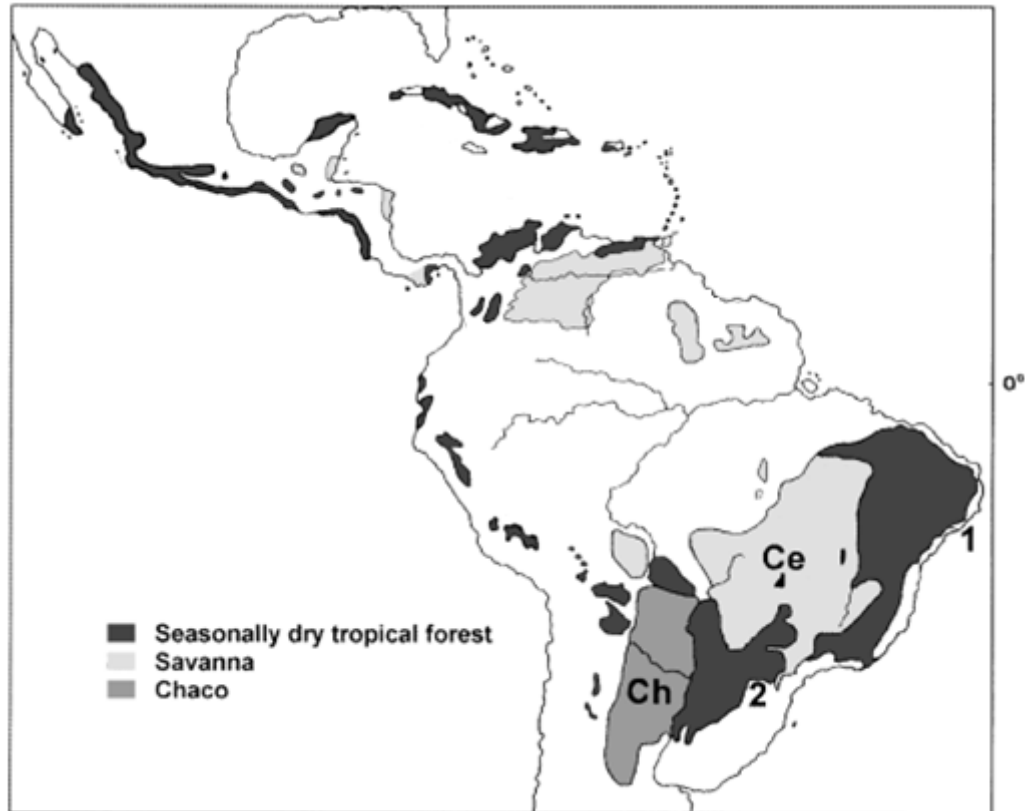
A diagonal seca (DD; Fig. 1) da América do Sul é uma região caracterizada pelos biomas do Cerrado, Chaco e pelos núcleos da Caatinga e *Misiones* das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS). Esses biomas são considerados um corredor de clima sazonal seco cercados por florestas tropicais úmidas (PENNINGTON *et al.*, 2000). Diversos trabalhos têm sugerido que as mudanças climáticas do Pleistoceno tiveram impacto sobre a distribuição geográfica de táxons associados à vegetação seca, tanto em plantas (e.g. BONATELLI *et al.*, 2014; BARRES *et al.*, 2019), quanto em animais (e.g. CAMPS *et al.*, 2018; BRUSQUETTI *et al.*, 2019). No entanto, a amplitude de influência das mudanças climáticas sobre táxons específicos ainda não é completamente entendida, uma vez que respostas idiossincráticas a essas mudanças têm sido recorrentemente descritas na literatura como, por exemplo, por meio de padrões filogeográficos conflitantes (PAPADOPOULOU & KNOWLES, 2016).

De fato, alguns estudos de modelagem de nicho indicam impacto distinto de mudanças climáticas passadas sobre táxons atualmente co-distribuídos. No Cerrado, por exemplo, Collevatti *et al.* (2015) encontraram alta estabilidade na distribuição geográfica da espécie arbórea *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) enquanto Perez *et al.* (2016) reportaram forte mudança na distribuição geográfica de espécies de cactos do grupo *Pilosocereus aurisetus* nesse bioma, com fragmentação geográfica. Esse tipo de conflito também foi apontado por Barrios-Leal *et al.* (2018), que sugeriram que as mudanças climáticas do Pleistoceno afetaram profundamente a distribuição geográfica das espécies cactofílicas do cluster *Drosophila buzzatii*. No trabalho de Pennington *et al.* (2000), já havia a observação de movimentos de espécies no espaço que desafiam a premissa clássica de contração geográfica dos táxons de áreas mais abertas durante os ciclos de clima quente e úmido, e expansão nos climas frios e secos.

Por isso, como é afirmado em Werneck *et al.* (2012), para entender os padrões de diversificação espacial e temporal das espécies e, conseqüentemente, do próprio bioma, é necessário identificar os fatores que modelaram a diversidade das espécies ao longo do tempo.

Desta forma, é importante encontrar mecanismos que apontem como ocorreu e ocorre a dinâmica das espécies e, também, modelos biológicos que sejam informativos para esse tipo de investigação, os quais vão de acordo com o objetivo do estudo.

**Figura 1.** Diagonal seca da região Neotropical. Florestas sazonalmente secas: 1. Núcleo da Caatinga, 2. Núcleo de Misiones; Savana: Cerrado (Ce); e Chaco (Ch).



Fonte: editado de Pennington *et al.*, 2000.

## 2.2. Modelagem de distribuição de espécies

As modelagens de distribuição geográfica constituem um dos campos de pesquisa mais ativos em ecologia e biogeografia, e vêm sendo aplicadas em estudos com diferentes interesses (ZIMMERMANN *et al.*, 2010). Esse é um método computacional que reconstrói uma representação das condições necessárias para a sobrevivência de um táxon por meio da combinação de dados de ocorrência com variáveis ambientais, o que pode ser utilizado para a criação de mapas de potenciais ocorrências desse táxon (ANDERSON *et al.*, 2003).

Então, esse método apresenta, como resultado, mapas que mostram o nicho fundamental de grupos taxonômicos (aquele que contém as condições abióticas cujos grupos necessitam para sobreviver). Esses mapas são construídos com o auxílio de algoritmos que

descrevem, estatisticamente, as relações espécie-ambiente. Para isso, é preciso alimentá-los com pontos de coordenadas de observação do grupo, juntamente com camadas de Sistema de Informação Geográfica (SIG) de variáveis ambientais e de solo da região de estudo, o que irá gerar mapas de distribuição geográfica adequada de habitat. Variáveis climáticas e topográficas são as mais utilizadas, uma vez que descrevem tolerâncias fisiológicas em larga escala relacionadas à água e à temperatura. Além disso, outras variáveis podem ser usadas, como geologia ou tipo de solo, para representar umidade e quantidade de nutrientes, principalmente para plantas (MILLER, 2010).

Estimar distribuições passadas é possível, pois as variáveis são construídas utilizando-se dados retrospectivos, como levantamento histórico, registros de vegetação, registros de pólen e dados paleoclimáticos, avaliando padrões espaciais de variação (ELITH & LEATHWICK, 2009). Já os modelos futuros utilizam possíveis cenários de emissão de gases poluentes, além de outros fatores socioeconômicos que podem influenciar as variáveis climáticas futuras (GRAHAM *et al.*, 2011)

Há uma diferença conceitual entre Modelagem de Distribuição de Espécies e Modelagem de Nicho Ecológico, em que, na primeira, só se consideram fatores abióticos (variáveis ambientais) para prever a possível existência dos organismos estudados no local. Já o segundo consiste na análise de dados abióticos adicionados de dados bióticos, como a interação com outras espécies, sendo um estudo mais complexo e com necessidade de uma quantidade maior de dados (GIANNINI *et al.*, 2012).

Têm-se realizado diversas modelagens para a América do Sul, utilizando-se, como modelos, diferentes grupos taxonômicos em diferentes épocas, a depender do objetivo dos pesquisadores. Pode-se produzir modelagens para animais no presente e futuro, como é o caso em Martins *et al.* (2014), em que foi feita MDE para abelhas, a fim de se entender o impacto das mudanças climáticas nesses insetos no sul do Brasil. É possível, também, criar modelos para sustentar ou contestar a endemidade de uma espécie atual, como é o caso em Weber *et al.* (2019), em que se sustenta que a espécie de morcego *Myotis lavalii* é endêmica da Diagonal Seca sul-americana. Além disso, a MDE pode ser feita com base em modelos climáticos do passado para espécies vegetais, como em Silva *et al.* (2018), que utilizaram tais métodos para inferir a distribuição passada de uma espécie de cacto no sudeste da América do Sul.

### 2.3. Modelo biológico: o gênero *Cereus* (Cactaceae)

A ordem Caryophyllales é uma das mais ricas do mundo, contendo cerca de 12.500 espécies distribuídas em 40 famílias (APG IV, 2016), compostas por espécies ecologicamente muito diversas, sendo que, grande parte de seus representantes, apresenta características xerofíticas e metabolismo do tipo C<sub>4</sub> e/ou CAM (EDWARDS & OGBURN, 2012). Além disso, a estimativa de sua história evolutiva mostra que a idade do grupo é de, aproximadamente, 114,4 milhões de anos, com rápidas radiações ao longo de sua história (YAO *et al.*, 2019).

Dentro de Caryophyllales, a família Cactaceae possui, aproximadamente, 120 gêneros e em torno de 1.427 espécies (HUNT *et al.*, 2006) que estão distribuídas nas subfamílias Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae, Maihuenioideae e Leuenbergioideae (APG IV, 2016). Ela possui uma das mais rápidas taxas de diversificação no reino vegetal (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ *et al.*, 2014) e é amplamente presente no continente americano, formando um grupo monofilético (MARINHO *et al.*, 2019), com sua explosão de diversificação no final do Mioceno, devido ao período de resfriamento global, redução da precipitação e queda de CO<sub>2</sub>, há 10-5 Ma (ARAKAKI *et al.*, 2011). As relações filogenéticas de seus gêneros não são totalmente esclarecidas (GUERRERO *et al.*, 2019).

Segundo Goettsch *et al.* (2015), os cactos são o quinto grupo taxonômico mais ameaçado, com 31% das espécies ameaçadas dentro das categorias propostas pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (CSSG, *s.d.*). Eles desempenham papéis ecológicos fundamentais devido a sua capacidade de armazenamento de água, especialmente durante os períodos mais secos (WOLF & del RIO, 2003), o que mostra a importância de estudos desse grupo para futuras ações e planos de conservação.

O conhecimento atual sobre a família Cactaceae é, majoritariamente, baseado em dados moleculares, devido à falta de registros fósseis dessas plantas. Os dados sobre possíveis datas de diversificação da família são baseados em análises com relógios moleculares relaxados usando filogenias moleculares (ARAKAKI *et al.*, 2011; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ *et al.*, 2014).

A subfamília Cactoideae (Cactaceae) é dividida em 9 tribos, das quais 5 são endêmicas da América do Sul, entre elas, a tribo Cereeae (ANDERSON, 2001). Essa tribo é a mais representativa dos cactos no Brasil, com seu centro de diversidade associado à região

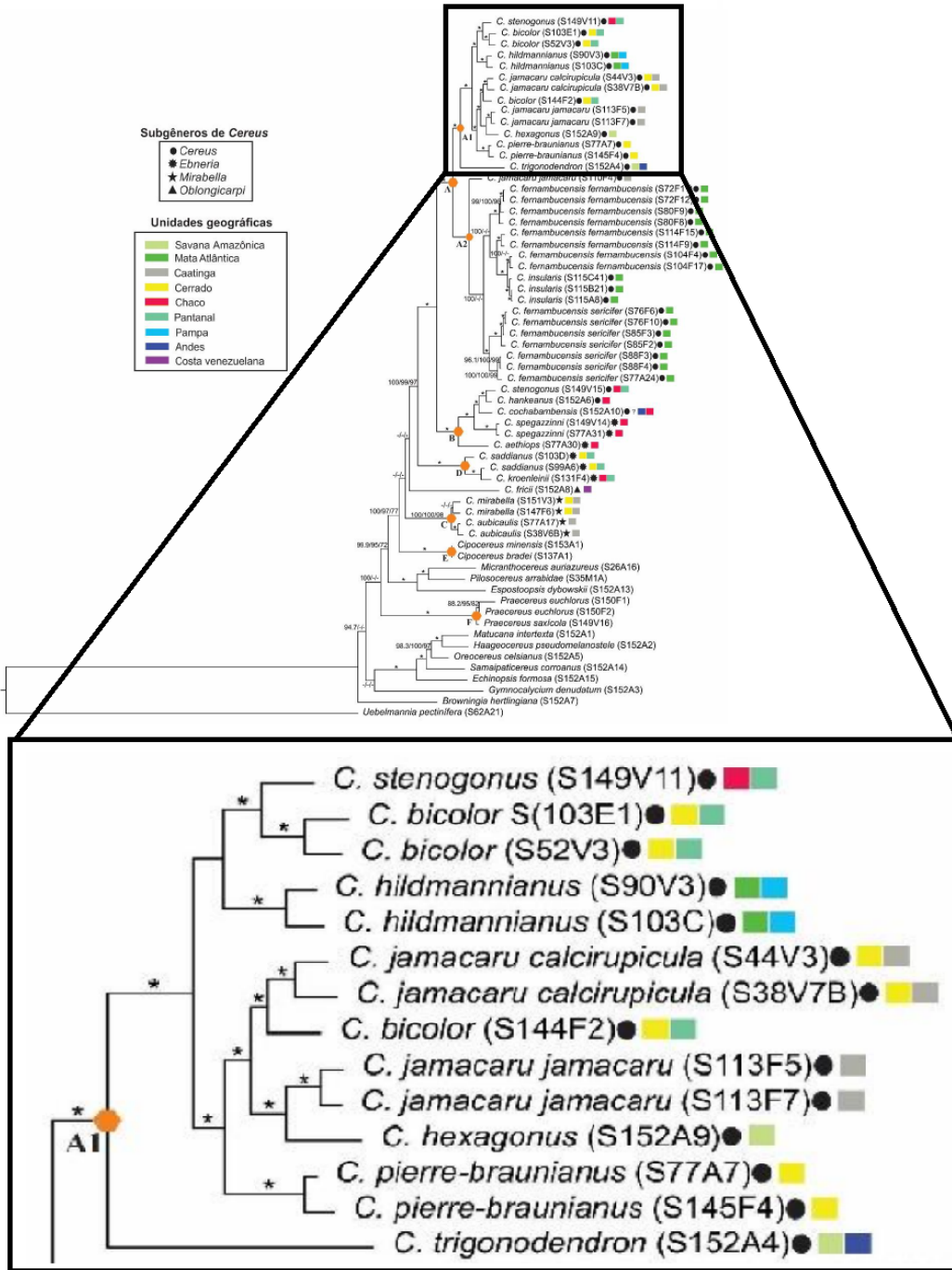
nordeste do país (TAYLOR, 1997). É representada por vários cactos colunares, e sua posição filogenética está relacionada aos membros das tribos Browningieae e Trichocereae, que formam o clado BCT (NYFFELER, 2002). A tribo compreende 10 gêneros, cujas espécies são todas endêmicas dos campos rupestres e caatinga (TAYLOR & ZAPPI, 2004).

O gênero *Cereus* Mill. 1754 (Cactaceae; Cereae) pertence ao clado *Core Cactoideae* II, de acordo com Guerrero *et al.* (2019), que inclui a maior parte dos cactos sul americanos. O gênero possui 24 espécies reconhecidas na América do Sul, distribuídas nos subgêneros *Oblongicarpus* (espécies *C. fricii*, *C. repandus*, *C. mortensenii* e *C. horrispinus*), *Ebneria* (espécies *C. aethiops*, *C. estevesii*, *C. spagazzinii*, *C. saddianus*, *C. kroenleinii* e *C. phatnospermus*), *Mirabella* (espécies *C. albicaulis* e *C. mirabella*) e *Cereus* (espécies *C. jamacaru*, *C. hildmannianus*, *C. bicolor*, *C. pierre-braunianus*, *C. hexagonus*, *C. fernambucensis*, *C. hankeanus*, *C. insularis*, *C. stenogonus*, *C. trigonodendron*, *C. lanosus* e *C. vargasianus*) (HUNT *et al.*, 2006).

Segundo Franco *et al.* (2017), o gênero *Cereus* é conhecido desde antes de Linnaeus, e na década de 1920 começou a ser subdividido em grupos menores, sendo o nome *Cereus* restrito para a América do Sul. Baseados em análises filogenéticas com DNA plastidial, os autores encontraram uma diversificação do gênero iniciada por volta da transição do Plioceno para o Pleistoceno, há cerca de 2,6 milhões de anos, com centro de diversificação no Cerrado, sendo que a maior parte dessa diversificação ocorreu durante o Pleistoceno médio ao tardio.

Recentemente, Bombonato *et al.* (2020) propuseram uma nova hipótese filogenética para o gênero, com uso de dados genômicos (RADSeq), indicando uma monofilia, e que é composto por quatro linhagens evolutivas principais (Fig. 2). Dentre essas, as espécies do subclado A1 possuem ampla distribuição geográfica associada às unidades geográficas da diagonal seca. Por isso, foram utilizadas como modelo biológico para as MDEs. O subclado é composto pelas espécies *Cereus bicolor*, *C. hexagonus*, *C. hildmannianus*, *C. jamacaru*, *C. pierre-braunianus*, *C. stenogonus* e *C. trigonodendron*. Essas espécies podem ser modelos informativos para investigar os efeitos dos eventos paleoclimáticos sobre a distribuição dos cactos colunares da diagonal seca sul-americana, assim como para compreender os movimentos territoriais dos biomas associados a essas espécies.

Figura 2. Árvore filogenética reconstruída por Máxima Verossimilhança para o gênero *Cereus*.



Fonte: adaptado de Bombonato *et al.*, 2020.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. Geral**

Auxiliar no entendimento das dinâmicas biogeográficas dos cactos Mandacaru através do tempo; avaliar os possíveis efeitos das mudanças climáticas futuras nessas espécies; e compreender as modificações territoriais dos biomas associados às espécies modeladas.

#### **3.2. Específicos**

Verificar como os fatores abióticos (temperatura e precipitação) do Pleistoceno e atuais, além da qualidade do solo, influenciaram na distribuição dos cactos colunares do clado A1 do gênero *Cereus* (Fig. 2), como também realizar projeções futuras para diferentes cenários para essas espécies, por meio de análises de modelagem de distribuição potencial.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Caracterização da distribuição geográfica e habitats das espécies alvo

As características chave da distribuição geográfica e habitats de cada espécie utilizadas neste estudo estão descritas na Tabela 1.

**Tabela 1.** Características da distribuição geográfica e de habitat de cada espécie, de acordo com a IUCN.

<b>Espécie</b>	<b>Distribuição</b>
<i>Cereus bicolor</i>	Ocorre em Mato Grosso, Goiás, Pará, Rondônia, Distrito Federal e Mato Grosso do Sul (Brasil), em altitudes de 400 a 900 m de altura. As populações diminuíram e continuam diminuindo principalmente devido à perda de habitat. Cresce principalmente em afloramentos rochosos de calcário, cristalino e arenito no cerrado e na floresta tropical seca sazonal.
<i>Cereus hexagonus</i>	Ocorre na Colômbia, Brasil, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Trinidad e Tobago e Venezuela. Está amplamente distribuída no Cânion do Rio Chicamocha (Colômbia). Na Venezuela, sua altitude varia de 0 a 1.700 m de altura. É bem distribuída e não há ameaças conhecidas. Cresce em encostas, planícies, pequenas colinas e dunas de areia, além de se adaptar bem a ambientes úmidos.
<i>Cereus hildmannianus</i>	Ocorre em Mato Grosso do Sul, Rio de Janeiro, Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Brasil) e no Uruguai, Paraguai e Argentina, desde o nível do mar até 1.000 m de altitude. Algumas populações diminuíram e continuam diminuindo, principalmente devido à perda de habitat. Cresce em florestas úmidas, subúmidas, em locais rochosos, solos de sombra seca e afloramentos rochosos.
<i>Cereus jamacaru</i>	Ocorre em Alagoas, Sergipe, Bahia, Maranhão, Pernambuco, Goiás e Minas Gerais (Brasil), em altitudes de 50 a 1.200 m de altura. As populações diminuíram e continuam diminuindo, principalmente devido à perda de habitat. Cresce em solo pedregoso e arenoso e em rochas de vários tipos.
<i>Cereus stenogonus</i>	Ocorre na Argentina, Paraguai, Uruguai e Bolívia. Pode ser encontrado em altitudes entre 10 e 500 m acima do nível do mar. É comum e abundante em toda a sua área de distribuição e não há grandes ameaças que o afetem. Cresce em áreas rochosas e solos arenosos e argilosos, em bordas de floresta e como parte do matagal dentro de florestas baixas e subúmidas.



## 4.2. Coleta dos pontos de ocorrência

Para amostrar pontos de ocorrência georreferenciados das espécies focais, foram utilizadas três fontes: 1) o Sistema Global de Informação sobre Biodiversidade (GBIF), 2) os registros do laboratório sede da pesquisa (LaGEvol) e, 3) as localidades amostradas na literatura de Silva *et al.* (2018) para realização de estudo filogeográfico com a espécie *C. hildmannianus*. Primeiramente, os dados do GBIF foram obtidos a partir de um *script* do próprio sistema para uso no programa RStudio (RSTUDIO TEAM, 2020), onde foram coletados pontos de localização por meio da pesquisa do gênero “*Cereus* Mill”.

Após a coleta, foram feitas algumas filtragens para reter apenas pontos informativos. Inicialmente, foram selecionados apenas os dados que entram nas categorias de “observação humana”, “somente observação” ou “espécime observada”, retirando todos pontos sem *gbif* confirmação ou que foram produzidos por inferência. Em seguida, foi utilizado o pacote *Scrubr* (CHAMBERLAIN, 2020; <https://github.com/ropensci/scrubr>) para eliminar os pontos improváveis (como localidades no mar) e incompletos (com zero na coordenada). Subsequentemente, o pacote *CoordinateCleaner* (ZIZKA *et al.*, 2019; <https://github.com/ropensci/CoordinateCleaner>) foi utilizado para eliminar os pontos em centros de países e províncias, capitais de cidades, instituições de biodiversidade e aqueles com coordenadas duplicadas. Por fim, esses dados foram combinados àqueles coletados, manualmente, nos registros do LaGEvol e do material suplementar do artigo de Silva *et al.* (2018), e, com o auxílio do pacote *spThin* (AIELLO-LAMMENS *et al.*, 2015; <https://github.com/mlammens/spThin>), os pontos foram filtrados espacialmente de modo que apenas um ponto ocorreu dentro de cada grid (5 km x 5 km).

A retirada dos pontos redundantes é importante para que não ocorra uma super-estimação da área na modelagem. O MaxEnt 3.4.1 assume que todas as localidades foram amostradas igualmente, porém, algumas delas podem ser viesadas, como em centros de cidades, rodovias, lugares próximos a museus, entre outros. Além disso, quando existem muitos pontos próximos um do outro, com menos de 5 km de distância, o resultado também será viesado, pois o programa irá interpretar uma super valorização daquela área (MEROW *et al.*, 2013).

Finalmente, os pontos recuperados para cada espécie foram sobrepostos à distribuição conhecida da espécie, a partir de *shapefiles* disponíveis no site da IUCN

(<https://www.iucnredlist.org/>). Para tanto, esses arquivos foram projetados, juntamente com os pontos de localização, no QGIS v. 3.16.3, e os pontos que se encontravam fora da área delimitada pelos shapefiles foram, a princípio, eliminados (Anexos 1 a 5 do Material Suplementar). No caso de *C. hexagonus*, no entanto, uma segunda simulação foi feita adicionando os pontos amazônicos, pois a espécie foi recentemente identificada no local (ZAPPI, D.; comunicação pessoal) e a simulação anterior resgatou a região como possível local de ocorrência, bem como no caso de *C. bicolor*, que foram deixados os pontos fora da delimitação da IUCN devido à confiabilidade da identificação feita nos locais.

#### 4.3. Coleta das variáveis abióticas

Para coletar as variáveis abióticas de clima e solo para o passado, presente e futuro, foram utilizadas quatro bases de dados: 1) WorldClim 1.4, que contém as informações de clima do LGM (22 Ka; HIJMANS *et al.*, 2005); 2) PaleoClim, que contém as do Último Interglacial (LIG) (120-140 Ka; OTTO-BLIESNER *et al.*, 2006) e do Estágio 19 de Isótopo Marinho (MIS19) (787 Ka; BROWN *et al.*, 2018); 3) WorldClim 2, que contém as do presente (1970-2000) e futuro (3 Caminhos Socioeconômicos Compartilhados (SSPs) de 2041-2060; FICK & HIJMANS, 2017); e 4) Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO) 1.2, que contém as variáveis de qualidade do solo para o presente (FISCHER *et al.*, 2008). Todos os dados foram baixados em uma resolução de 2.5 arc-min (5 km<sup>2</sup>).

De acordo com evidências do nível do mar e cálculos de duração da extensão de mantos de gelo, o LGM é definido como o intervalo de tempo mais recente na história da Terra em que os mantos de gelo globais atingiram seu volume máximo integrado (CLARK *et al.*, 2009). O LIG foi um período da história da Terra caracterizado por um clima mais quente do que hoje, com um nível do mar mais alto e camadas de gelo menores, e aconteceu antes do LGM (OTTO-BLIESNER *et al.*, 2013). O MIS 19 (~ 787 Ka) é o mais antigo interglacial do Pleistoceno coberto pelo mais recente núcleo de gelo extraído pelo Projeto Europeu de Extração de Gelo na Antártica (EPICA) e tem os níveis e composição dos gases de efeito estufa mais semelhantes ao Holoceno dos interglaciais que ocorreram entre 800 e 400 mil anos atrás (BROWN *et al.*, 2018).

As três variáveis usadas para modelagem futura são os “Caminhos Socioeconômicos Compartilhados”, que são diferentes cenários criados por grupos de cientistas do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC) para o Projeto de Intercomparação de Modelo Acoplado Fase 6 (CMIP6), que levam em conta o tamanho populacional, crescimento econômico, educação, urbanização e a taxa de desenvolvimento tecnológico para criar esses cenários de baixa (ssp 2-4.5), média (ssp 3-7.0) ou alta (ssp 5-8.5) emissão de gases poluentes (HAUSFATHER, 2019).

Após a coleta de todas as variáveis, elas foram cortadas no ArcMap 10.5 com um shapefile molde da América do Sul, para que apenas essa região fosse considerada na modelagem, e foram convertidas de TIFF para ARCI, formato aceito pelo MaxEnt. Então, realizou-se um teste de correlação (Coeficiente de Correlação de Pearson,  $r > 0.75$ ) e uma Análise de Componentes Principais (PCA) com as 19 variáveis bioclimáticas do WorldClim e com as 7 variáveis de qualidade do solo da FAO, para evitar a sobre-parametrização. Com isso, foram removidos fatores ambientais altamente correlacionados, e restaram apenas as variáveis bioclimáticas BIO1, BIO3, BIO7, BIO14, BIO15, BIO16, BIO18 e BIO19, e as de solo sq1, sq3, sq4 e sq5 (Anexo 6).

Para o período de MIS19, não estão disponíveis todas as 19 variáveis bioclimáticas, então foram utilizadas as que estavam disponíveis, que são BIO1, BIO4, BIO8, BIO9, BIO10, BIO11, BIO12, BIO13, BIO15, BIO16, BIO17, BIO18 e BIO19.

A filtragem das variáveis foi feita devido à multicolinearidade entre elas diminuir a eficiência e aumentar a incerteza dos modelos de distribuição de espécies. Por isso, variáveis derivadas de PCA são aconselhadas para controlar os efeitos negativos da multicolinearidade (de MARCO JÚNIOR & NÓBREGA, 2018). Além disso, presumiu-se que os dados de solo fossem constantes ao longo do tempo (do MIS19 ao presente) e, por isso, foram utilizados nas modelagens como uma variável de restrição, para modelar melhor as preferências ambientais das espécies, pois omitir essa variável poderia prever distribuições potenciais erroneamente mais amplas nos cenários climáticos atuais e passados.

#### 4.4. Introdução dos dados ao MaxEnt

As distribuições das espécies foram estimadas utilizando o MaxEnt 3.4.1 (PHILLIPS *et al.*, 2017; [https://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)), baseadas em uma validação cruzada de 50 replicatas com '*random seed*', porcentagem aleatória de teste de 15, número máximo de interações de 5000 e formato de output logístico, deixando o restante das configurações no default. A efetividade dos modelos foram avaliados usando a área sob a curva (AUC).

O desempenho dos modelos é conhecido por diminuir para tamanhos de amostra menores que 20 (STOCKWELL & PETERSON, 2002) ou 15 (PAPEŞ & GAUBERT, 2007), e é drasticamente pobre para tamanhos de amostras menores que 5 registros (PEARSON *et al.*, 2007). Por isso, não foi possível a realização das modelagens para as espécies *Cereus trigonodendron* e *C. pierre-braunianus*, devido aos seus baixos números de amostras.

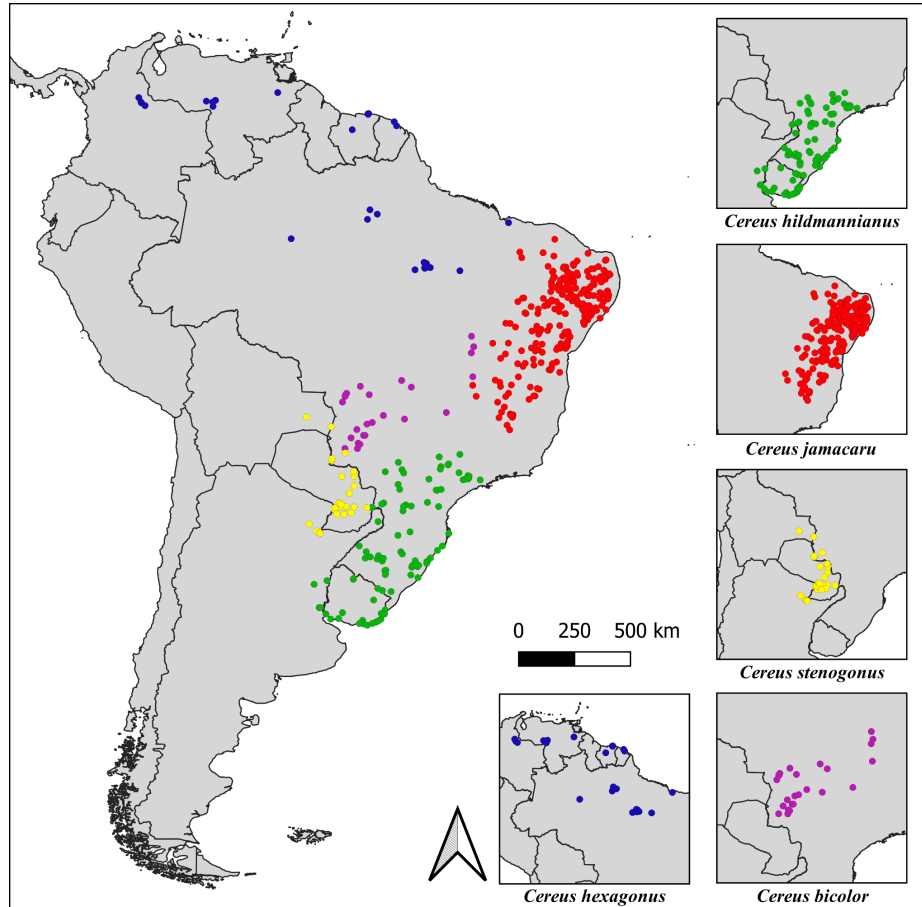
## 5. RESULTADOS

### 5.1. Coleta de dados de localização

**Tabela 2.** Quantidade de pontos, para cada espécie, após coleta e filtragens.

Espécie	Coleta	Filtragem no RStudio	Filtragem com shapefile
<i>Cereus bicolor</i>	41	29	26
<i>Cereus hexagonus</i>	85	55	32
<i>Cereus hildmannianus</i>	154	106	93
<i>Cereus jamacaru</i>	404	273	247
<i>Cereus pierre-braunianus</i>	7	5	0
<i>Cereus stenogonus</i>	108	80	29
<i>Cereus trigonodendron</i>	2	2	0

**Figura 3.** Pontos de ocorrência de cada espécie utilizados nas modelagens.



Fonte: acervo do autor.

## 5.2. Modelos de distribuição para o passado

Como supracitado, devido ao baixo desempenho dos modelos com baixo tamanho de amostra, não foi possível a realização das modelagens para as espécies *C. trigonodendron* e *C. pierre-braunianus*, que já apresentaram diminuto número amostral sem as filtragens. Os valores de AUC, para todas as espécies, em cada período, se apresentaram acima de 0.8, o que é o mínimo aceitável para um bom modelo (Anexo 7).

### 5.2.1. Modelagem de distribuição da espécie *C. bicolor*

No período de MIS19, a espécie apresentou uma distribuição, no geral, concentrada no Centro-Oeste do Brasil (Estados do Mato Grosso do Sul e Goiás), região que compreende o Pantanal e parte do Cerrado (Fig. 4), além de outros países como norte do Paraguai e leste de Bolívia. O modelo para o LIG mostra, também, maior distribuição nos Estados brasileiros do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás, mas também uma expansão para os Estados do Tocantins, Minas Gerais e São Paulo, e também para o norte da Colômbia. Posteriormente, o modelo para o LGM mostrou expansão na distribuição, ocupando grande parte dos Estados brasileiros de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro, e também outros países, como leste da Bolívia e norte da Colômbia e Venezuela. Para o cenário atual, o modelo mostra uma ampla distribuição no centro da América Latina, sendo que, no Brasil, ela é presente, majoritariamente, nos Estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Minas Gerais e também no norte da Bolívia e da Argentina.

### 5.2.2. Modelagem de distribuição da espécie *C. hexagonus*

O modelo de MIS19 para a espécie traz uma distribuição voltada para o norte da América do Sul (Figura 4). Os territórios que a possuem em grande extensão de áreas climáticas adequadas para a ocorrência são a Venezuela e o Brasil, neste último, mais especificamente no Pará e Maranhão. Para o LIG, o modelo gerado traz uma semelhança com o período anterior, encontrada, principalmente, no Pará, Tocantins e Maranhão, como também na Venezuela. Além disso, é encontrada em outros Estados, como norte do Piauí, leste da Amazônia e leste de Roraima. Por mais, pode ser observada, também, na Colômbia e Guiana Francesa. Posteriormente, para o LGM, o modelo traz uma expansão da distribuição, sendo que a espécie se concentra mais nos Estados brasileiros do Tocantins, Pará e Maranhão, além de aumentar sua área de cobertura na Venezuela e Colômbia também. A modelagem para os

dias de hoje mostra uma reconcentração em áreas como a fronteira entre Tocantins, Pará e Maranhão, e no litoral de Sergipe e Alagoas, no Brasil, como também uma região que vai da Venezuela até a Colômbia.

#### 5.2.3. Modelagem de distribuição da espécie *C. hildmannianus*

A distribuição da espécie é restrita ao sudeste brasileiro (Fig. 4). Para o MIS19, o modelo apresenta maior localização da espécie nos Estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Para o LIG, a distribuição continuou nos Estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, mas com retração no último. Já para o LGM, o modelo recupera maior distribuição em São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. O modelo para atualmente mostra uma manutenção na distribuição em São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Pode-se observar uma divisão na distribuição no sul brasileiro entre os Estados do Paraná e Santa Catarina, formando dois aglomerados, o São Paulo-Paraná e o Santa Catarina-Rio Grande do Sul.

#### 5.2.4. Modelagem de distribuição da espécie *C. jamacaru*

As modelagens para essa espécie indicam uma localização altamente concentrada no nordeste brasileiro (Fig. 4). Para o MIS19, a ocorrência da espécie é, majoritariamente, nos Estados brasileiros do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Bahia, sendo que uma pequena parte alcança Minas Gerais. O modelo do LIG mostra uma manutenção da espécie nos 8 Estados brasileiros, com expansão territorial em Minas Gerais. Para o LGM, há uma retração e maior concentração da espécie nos mesmos 8 Estados brasileiros, sendo que, agora, alcança uma pequena parte de Goiás. No cenário atual, segundo o modelo, a espécie ainda se encontra distribuída nos mesmos primeiros 8 Estados brasileiros mencionados para a ela. É possível observar uma divisão na distribuição no nordeste brasileiro, entre os limites estaduais da Bahia e Pernambuco.

#### 5.2.5. Modelagem de distribuição da espécie *C. stenogonus*

A modelagem da espécie traz uma distribuição concentrada no sul do Paraguai em todos os períodos (Fig. 4). Para MIS19, além do Paraguai, a distribuição alcança uma pequena parte do norte da Argentina e o oeste do Paraná, no Brasil. Para o LIG, a distribuição retrai do Brasil e avança levemente para o Uruguai. Para o LGM, a distribuição retrai do Uruguai e fica

somente no sul do Paraguai minimamente e norte da Argentina. A distribuição atual remete somente ao sul do Paraguai.

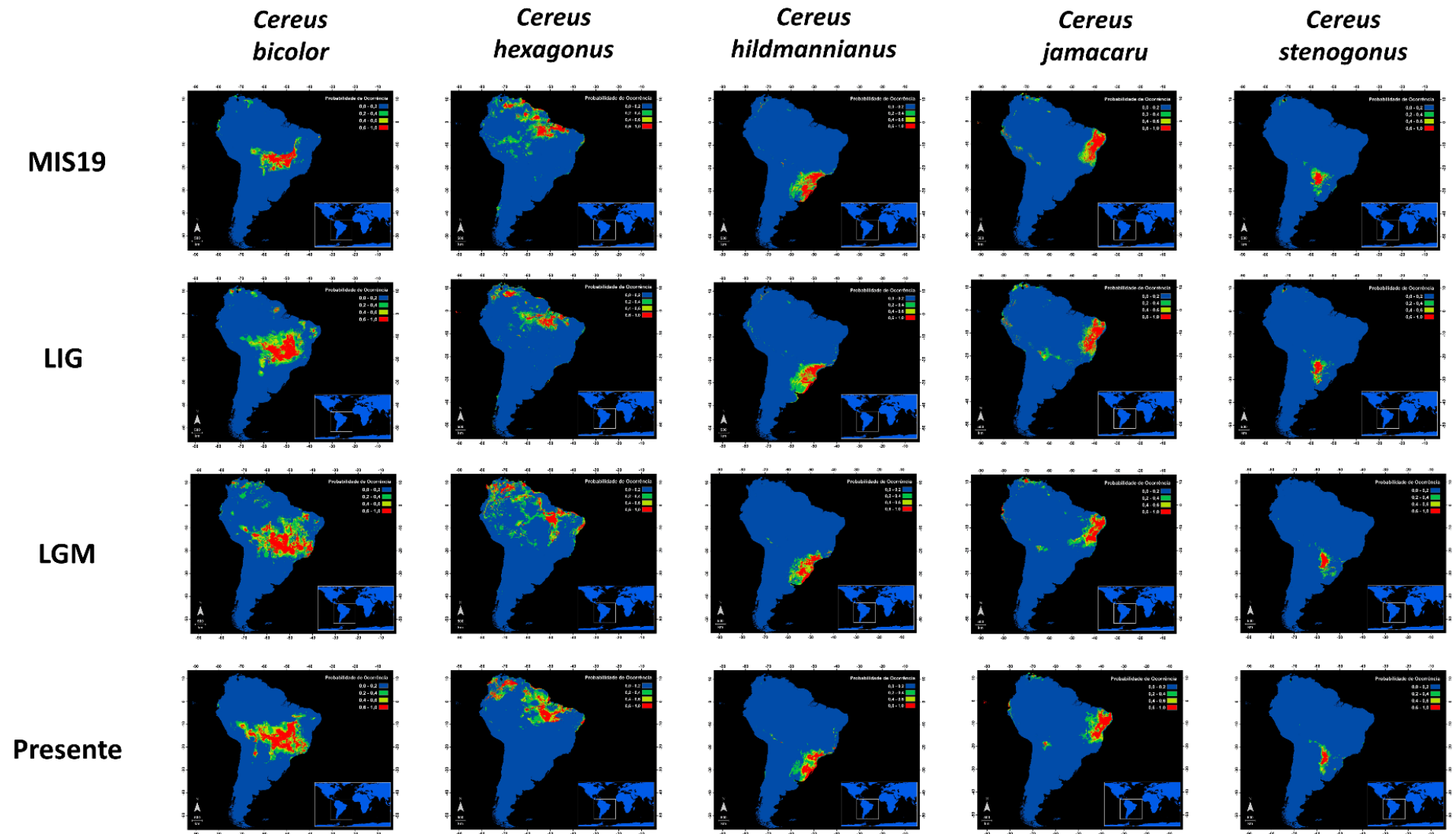
### 5.3. Modelos de distribuição para o futuro

A figura 5 mostra a distribuição das espécies estudadas em três possíveis cenários futuros. As probabilidades de distribuição para esses cenários de emissão de gases poluentes (baixo, médio e alto) apresentam resultados semelhantes para todas as espécies, o que indica que, independente da quantidade de gases emitidos até 2050, as espécies irão reagir de forma semelhante.

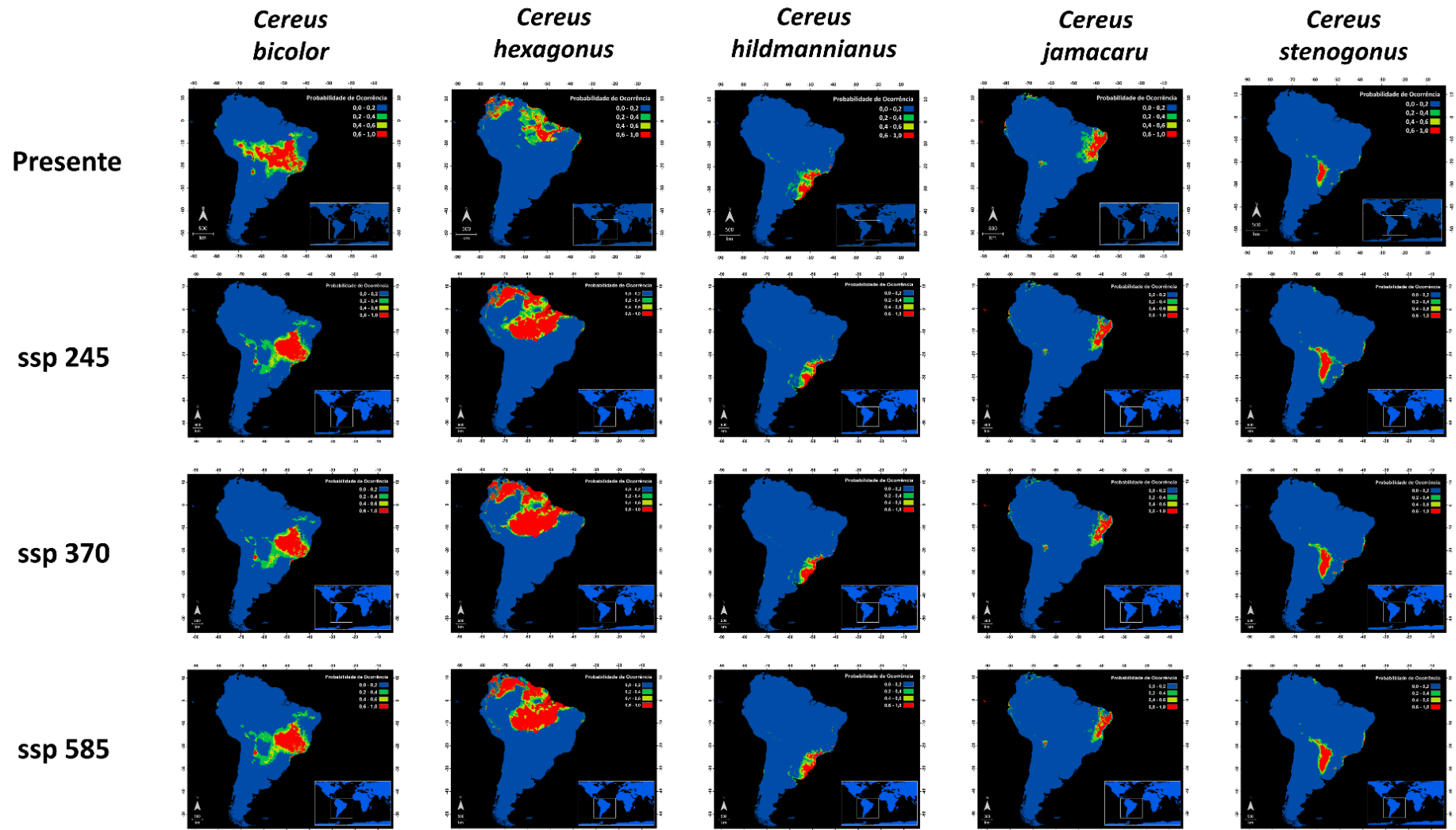
Para *C. bicolor*, em comparação com o presente, houve uma concentração da espécie na região do Cerrado e do Chaco, além de uma expansão para a Mata Atlântica e zona costeira. Para *C. hexagonus*, também em comparação com o presente, houve expansão da área de ocorrência da espécie para áreas atualmente úmidas, principalmente para a região amazônica. Os três cenários futuros de *C. hildmannianus* apresentaram retração da área de distribuição da espécie, que ocorre nas regiões de mata costeira e de araucárias. Para *C. jamacaru*, houve retração na área de distribuição da espécie. Para o cenário ssp 585 houve retração maior do que os outros dois. Para *C. stenogonus*, houve grande expansão da área de ocorrência da espécie em direção sul (áreas de Savana inundada) e norte (área do Pantanal).



**Figura 4.** Prancha de imagens das modelagens das espécies *C. bicolor*, *C. hexagonus*, *C. hildmannianus*, *C. jamacaru* e *C. stenogonus* para MIS19, LIG, LGM e para o presente. As probabilidades de ocorrência são de: 0 - 0.2 (azul), 0.2 - 0.4 (verde), 0.4 - 0.6 (amarela), e 0.6 - 1.0 (vermelha).



**Figura 5.** Prancha de imagens das modelagens das espécies *C. bicolor*, *C. hexagonus*, *C. hildmannianus*, *C. jamacaru* e *C. stenogonus* para o presente e as 3 SSPs do futuro: emissões de gases poluentes baixa (ssp 245), média (ssp 370) e alta (ssp 585). As probabilidades de ocorrência são de: 0 - 0.2 (azul), 0.2 - 0.4 (verde), 0.4 - 0.6 (amarela), e 0.6 - 1.0 (vermelha).



## 6. DISCUSSÃO

### 6.1. Modelos de distribuição para o passado

Os resultados das modelagens obtidos neste trabalho fazem parte de um estudo maior que buscou compreender os padrões de diversificação, distribuição e mudança de nicho associado a alterações fenotípicas em espécies do gênero *Cereus*, sendo publicado conjuntamente com dados moleculares e de evolução de caracteres morfológicos (AMARAL *et al.*, 2021).

Como foi observado na modelagem para *C. bicolor*, houve grande variação na distribuição da espécie durante as mudanças climáticas do Pleistoceno, sempre concentrada na região do Pantanal, o que indica influência histórico-climática na espécie. Nos trabalhos de Barbosa (2012, 2014), foram feitos estudos de espécies do Mato Grosso do Sul, incluindo *C. bicolor*, em que se concluiu que as paisagens do Pantanal sofreram grandes mudanças ao longo do tempo, e as feições morfológicas e espécies vegetais encontradas são formas relictuais de uma evolução paleogeográfica, devido às mudanças climáticas que ocorreram na América do Sul no Quaternário. Segundo a autora, essa região foi dominada por climas secos e quentes, com posterior umidificação no final do Pleistoceno, o que gerou a formação de novos cursos d'água. Os cactos remanescentes na região são considerados relictos da Caatinga e significativos paleo-indicadores de flutuações climáticas ocorridas, o que pode ser comprovado com os modelos gerados. Além disso, como a distribuição de *C. bicolor* se estende para o nordeste do Brasil, regiões da Mata Atlântica e outras áreas secas disjuntas, principalmente no período do LGM, ela está dentro de uma região proposta por Prado & Gibs (1993), chamada “Arco Pleistocênico”, onde predominava uma formação florestal sazonal grande e contínua nos períodos secos e frios do Quaternário.

Nos cenários obtidos para *C. hexagonus*, há um padrão de distribuição em regiões secas, como nos Llanos e florestas secas de Apure-Villavicencio da Venezuela e Colômbia, e nas florestas do Xingu-Tocantins-Araguaia e na Savana da Guiana, na Guiana e Brasil, enclave do Cerrado na Amazônia, compostos por prados tropicais e subtropicais, savanas e matagais, segundo as ecorregiões propostas por Dinerstein *et al.* (2017). Além de uma distribuição atrelada à vegetação, todos os modelos para *C. hexagonus* mostram uma distribuição relacionada com lugares de grandes altitudes, como os escudos brasileiro e da Guiana, além do norte dos Andes. No trabalho de Oliveira-Filho *et al.* (2021), foi realizado

um estudo da vegetação amazônica, e comprovou-se que a região não é uma floresta tropical contínua, mas contém diversas áreas diferenciadas em seu interior, como os afloramentos rochosos, que são áreas de natureza xérica, e são comuns em inselbergs nos Escudos Cristalinos da Guiana e do Brasil. Ainda segundo o trabalho, *C. hexagonus* é uma espécie que ocorre nesse ambiente, como também em florestas caducifólias sazonalmente secas fora da Amazônia, o que pode indicar uma distribuição influenciada pelo solo, tipo de vegetação e fatores climáticos.

A modelagem para *C. hildmannianus* recuperou uma distribuição concentrada no sul da Serra do Mar, na região da Mata Atlântica, para todos os períodos. Diversos estudos têm seu foco nessa região, que se estende desde o nordeste até o sul brasileiro. Trabalhos sobre zonas de endemismo (e.g. AMORIM & PIRES, 1996; MÜLLER, 1973; PRANCE, 1982; da SILVA *et al.*, 2011) trazem 3 blocos principais dessas zonas: norte (Pernambuco e Bahia); central (Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo); e sul (Santa Catarina, Paraná e São Paulo). Na tese de Da Silva (2008) foram feitos estudos biogeográficos, filogenéticos e morfológicos com espécies de opiliões, e o autor chegou às conclusões de que as zonas de endemismo do Paraná (PR) e de Santa Catarina (SC), que são os locais recuperados para *C. hildmannianus*, foram, juntas, uma área de refúgio florestal durante os períodos mais secos do Pleistoceno, e por mais que haja uma quebra na distribuição da espécie entre as duas zonas, é comum não haver especiação, devido a alguma conexão remanescente entre populações. Segundo o autor, a quebra das zonas PR e SC pode ser consequência da Serra do Mar terminar entre as duas zonas, condição geomorfológica estabelecida por pulsos tectônicos ocorridos no final do Terciário.

A modelagem para *C. jamacaru* recuperou uma distribuição concentrada na Caatinga, mas que se estende para o Cerrado e áreas disjuntas de clima seco na Mata Atlântica. Um padrão similar foi encontrado por Simões *et al.* (2021), os quais destacaram que a espécie pode ser encontrada em solos de composição sedimentar e cristalina. Lima *et al.* (2018) reuniram estudos sobre a história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais, e mencionam que muitas espécies presentes na Caatinga estão presentes em ilhas restritas de afloramento de calcário no Cerrado. Esse modelo de distribuição vai de encontro com o obtido pelas modelagens, e ainda pode explicar a distribuição disjunta das subespécies *C. jamacaru jamacaru* e *C. jamacaru calcirupicola*. A primeira encontrada, principalmente, nos solos cristalinos da Caatinga, e a segunda, como o próprio nome diz, é encontrada em afloramentos rochosos (“rupicola”) de calcário (“calci”) das ilhas restritas do Cerrado.

Por último, a distribuição de *C. stenogonus*, assim como o resultado de sua modelagem, indicam que a espécie é encontrada apenas na região oriental do Paraguai. Essa região, entre o rio Paraguai (oeste) e a cordilheira dos Altos (leste), é conhecida por concentrar grandes quantidades de zonas de endemismos, como mostra o trabalho de Avila Torres (2018), que fez análises biogeográficas do Paraguai por meio da identificação de áreas endêmicas. Analisando todas as modelagens para a espécie, é possível observar que ela se manteve na região, com poucas variações de distribuição, o que se enquadra na Hipótese de Museu (STEBBINS, 1974), a qual sugere que se o ambiente em que as espécies emergem não muda muito ao longo do tempo, ele preservará essas espécies originais. Nesse caso, os cactos podem ter surgido em uma explosão inicial de especiação e permaneceram na localidade.

De modo geral, houve mudanças nas distribuições de todas as espécies para os períodos de oscilação climática do Pleistoceno. Tais alterações podem indicar influência destes eventos climáticos na demografia dos cactos, como também nas delimitações dos biomas onde eles são encontrados, devido à alta associação entre eles. Tais mudanças na distribuição, além de envolverem questões climáticas passadas, podem também estar relacionadas a diversos outros fatores, como eventos orogênicos decorrentes durante o Pleistoceno (Amaral *et al.*, 2021).

## 6.2. Modelos de distribuição para o futuro

Todos os cenários futuros indicam retração de áreas úmidas e expansão e aumento de intensidade de áreas secas (possível aridificação). Os modelos para *C. bicolor*, *C. hexagonus* e *C. stenogonus* mostram expansão na distribuição das espécies, as quais estão inseridas em biomas secos ou de períodos secos intensos, o que indicam expansão de áreas propícias para o crescimento dessas espécies. Esses modelos indicam processos de aridificação da Mata Atlântica, Amazônia e Pantanal, respectivamente. Já o modelo para *C. hildmannianus* mostra retração na distribuição da espécie, que está inserida no bioma úmido da Mata Atlântica. Isso indica retração desse bioma por provável aridificação da região. O modelo para *C. jamacaru* mostra uma retração na distribuição da espécie, que já se encontra em área seca. Torres *et al.* (2017) explicam que existem altas probabilidades de desertificação da Caatinga, com potenciais impactos adversos sobre a biodiversidade, abastecimento e qualidade dos recursos

hídricos, armazenamento de carbono e prestação de outros serviços ecossistêmicos, o que pode implicar na diminuição da área de ocorrência da espécie.

Os impactos das mudanças climáticas causadas por ação antropogênica estão cada vez mais evidentes. A aridificação é um evento previsto tanto para áreas secas, como mostra o trabalho de Burrell *et al.* (2020) que estima a futura e muito provável desertificação da Caatinga, quanto para áreas úmidas, como mostra o trabalho de Parsons (2020) sobre a diminuição da bacia Amazônica e a seca do leste e sul amazônico. Eventos mais drásticos, como a desertificação, podem ser catastróficos a nível global e nacional, podendo acarretar em riscos ambientais e sociais. O processo pode impactar na biodiversidade, disponibilidade hídrica e composição dos solos, como, também, pode transformar terras agricultáveis em terras inférteis e improdutivas, comprometendo a produção de alimentos e outras atividades ligadas ao campo, gerando possíveis eventos migratórios (ALBUQUERQUE *et al.*, 2020).

Áreas de conservação podem ser propostas para as regiões úmidas que podem ser afetadas por eventos de aridificação baseando-se nos modelos de distribuição gerados. Além disso, as áreas secas que ainda apresentam vegetação nativa também precisam ser mais estudadas e conservadas, como indica o estudo de Mendes *et al.* (2020) que comprovaram a alta efetividade da Caatinga em sequestrar CO<sub>2</sub>, o que contribui para a diminuição das mudanças climáticas.

Entretanto, o que se vê é a diminuição das áreas protegidas. Segundo Bernard *et al.* (2014), no período de 1981 até 2012 foram registrados 93 eventos de Reclassificação, Redução e Eliminação de Áreas Protegidas (PADDD) no Brasil. O maior motivo encontrado foi a utilização dessas áreas para a produção de energia elétrica para áreas mais afastadas do país, principalmente pela construção de usinas hidrelétricas. O estudo ainda afirma que a política de proteção ambiental no país vem sendo relaxada, e que agências públicas e privadas têm tirado vantagem dessa situação de fragilidade política para implementar PADDD sem consulta da sociedade civil.

## 7. CONCLUSÃO

Os refúgios florestais em períodos glaciais do Quaternário parecem ter grande influência na alta diversidade e endemismo de organismos da região neotropical, além de terem criado um padrão biogeográfico bastante único para as espécies. A diversificação dos cactos parece ter sido impulsionada por processos cíclicos de vicariância. Entretanto, deve-se levar em conta os processos descritos por modelos diferentes que complementam a explicação de especiações e diversidade. Esses processos funcionam de forma dinâmica e conjunta e não impedem a formação de um padrão geral com diversas influências. Além disso, há possibilidade de presumir uma distribuição diferencial das espécies da Caatinga e do Cerrado, já que os biomas possuem características vegetacionais e edáficas diferentes. Porém, são necessários outros tipos de testes e análises.

As espécies estudadas são altamente associadas ao bioma em que estão. Por isso, são ótimos indicadores das flutuações territoriais que esses biomas sofrem e poderão sofrer ao longo do tempo.

Existem diversos estudos a respeito das áreas de florestas tropicais e sua importância para o funcionamento dos ecossistemas. Entretanto, há uma lacuna a ser preenchida a respeito da importância dos biomas secos, que possuem um papel tão importante quanto as florestas úmidas na regulação de vegetações e mudanças climáticas. É só a partir de estudos feitos nessas regiões que é possível saber qual o nível de conservação necessário.

Para um melhor entendimento dos processos evolutivos que desencadearam as distribuições de espécies atuais, são necessários novos testes, com maior quantidade de dados e análises.

## REFERÊNCIAS

AIELLO-LAMMENS, M. E.; BORJA, R. A.; RADOSAVLJEVIC, A.; VILELA, B.; ANDERSON, R. P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. **Ecography**, v. 38, i. 5, p. 541-545, 2015.

ALBUQUERQUE, D. S.; de SOUZA, S. D. G.; de SOUZA, A. C. N.; de SOUSA, M. L. M. Cenário da desertificação no território brasileiro e ações de combate à problemática no Estado do Ceará, Nordeste do Brasil. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, v. 55, Edição especial - Sociedade e ambiente no Semiárido: controvérsias e abordagens, p. 673-696, 2020.

AMARAL, D. T.; MINHÓS-YANO, I.; OLIVEIRA, J. V. M.; ROMEIRO-BRITO, M.; BONATELLI, I. A. S.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; MORAES, E. M.; EATON, D.; FRANCO, F. F. Tracking the xeric biomes of South America: The spatio-temporal diversification of Mandacaru cactus. **Journal of Biogeography**, v. 48, i. 12, p. 3083-3103, 2021.

AMORIM, D. S.; PIRES, M. R. S. Neotropical biogeography and a method for a maximum biodiversity estimation. *In*: BICUDO, C. E. M.; MENEZES, N. A. **Biodiversity in Brazil – A first approach**. São Paulo: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, 1996. pp. 183-219.

ANDERSON, E. F. *Cereus*. **The Cactus Family**, p. 142-150. Timber Press: Portland, 2001.

ANDERSON, R. P.; LEWC, D.; PETERSON, A. T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. **Ecological Modelling**, v. 162, p. 211–232, 2003.

ANTONELLI, A.; ARIZA, M.; ALBERT, J.; ANDERMANN, T.; AZEVEDO, J.; BACON, C.; FAURBY, S.; GUEDES, T.; HOORN, C.; LOHMANN, L. G.; MATOS-MARAVÍ, P.; RITTER, C. D.; SANMARTÍN, I.; SILVESTRO, D.; TEJEDOR, M.; ter STEEGE, H.; TUOMISTO, H.; WERNECK, F. P.; ZIZKA, A.; EDWARDS, S. V. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. **PeerJ**, v. 6, e. 5644, 2018.

ANTONELLI, A. Biogeography: Drivers of bioregionalization. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 0114, 2017.



APG IV - THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1–20, 2016.

ARAKAKI, M.; CHRISTIN, P.A.; NYFFELER, R.; LENDEL, A.; EGGLI, U.; OGBURN, R. M.; SPRIGGS, E.; MOORE, M. J.; EDWARDS, E. J. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, p. 8379–8384, 2011.

AVILA TORRES, R. I. **Análisis biogeográfico del Paraguay a través de la identificación de áreas de endemismos**. Tese de Mestrado. Universidad Nacional de Asunción. San Lorenzo, 2018.

BARBOSA, E. F. F. M. As Evidências Paleoclimáticas do Sudoeste do Município de Corumbá/MS. **Revista GEONORTE**, ed. especial, v. 2, n. 4, p. 421–433, 2012.

BARBOSA, E. F. F. M. As Evidências Vegetacionais e Litológicas do Pleistoceno Terminal na Região Sudoeste do Município de Corumbá/MS. **GEOGRAFIA**, v. 39, n. 1, p. 143-155. Rio Claro, 2014.

BARRES, L.; BATALHA-FILHO, H.; SCHNADELBACH, A. S.; ROQUE, N. Pleistocene climatic changes drove dispersal and isolation of *Richtera discoidea* (Asteraceae), an endemic plant of campos rupestres in the central and eastern Brazilian sky islands. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 189, p. 132-152, 2019.

BARRIOS-LEAL, D. Y.; NEVES-DA-ROCHA, J.; MANFRIN, M. H. Genetics and Distribution Modeling: The Demographic History of the Cactophilic *Drosophila buzzatii* Species Cluster in Open Areas of South America. **Journal of Heredity**, p. 1–12, 2018.

BERNARD, E.; PENNA, L. A. O.; ARAUJO, E. Downgrading, Downsizing, Degazettement, and Reclassification of Protected Areas in Brazil. **Conservation Biology**, v. 0, n. 0, p. 1–12, 2014.

BOMBONATO, J. R.; AMARAL, D. T.; SILVA, G. A. R.; KHAN, G.; MORAES, E. M.; ANDRADE, S. C. S.; EATON, D. A. R.; ALONSO, D. P.; RIBOLLA, P. E. M.; TAYLOR, N.;

ZAPPI, D.; FRANCO, F. F. The potential of genome-wide RAD sequences for resolving rapid radiations: a case study in Cactaceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 151, 2020.

BONATELLI, I. A. S.; PEREZ, M. F.; PETERSON, A. T.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; MACHADO, M. C.; KOCH, I.; PIRES, A. H. C.; MORAES, E. M. Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. **Molecular Ecology**, v. 23, i. 12, p. 3044-3063, 2014.

BROWN, J. L.; HILL, D. J.; DOLAN, A. M.; CARNAVAL, A. C.; HAYWOOD, A. M. PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. **Scientific Data**, v 5, n. 180254, 2018.

BRUSQUETTI, F.; NETTO, F.; BALDO, D.; HADDAD, C. F. B. The influence of Pleistocene glaciations on Chacoan fauna: genetic structure and historical demography of an endemic frog of the South American Gran Chaco. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 126, i. 3, p. 404-416, 2019.

BURRELL, A. L.; EVANS, J. P.; de KAUWE, M. G. Anthropogenic climate change has driven over 5 million km<sup>2</sup> of drylands towards desertification. **Nature Communications**, v. 11, n. 3853, 2020.

CAMPS, G. A.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; VERGA, A. R.; SÉRSIC, A. N.; COSACOV, A. Genetic and climatic approaches reveal effects of Pleistocene refugia and climatic stability in an old giant of the Neotropical Dry Forest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 20, p. 1-20, 2018.

CHAMBERLAIN, S. **scrubr: Clean Biological Occurrence Records**. R package version 0.3.2. 2020. Disponível em: < <https://CRAN.R-project.org/package=scrubr>>. Acesso em: set. 2021.

CLARK, P. U.; DYKE, A. S.; SHAKUN, J. D.; CARLSON, A. E.; CLARK, J.; WOHLFARTH, B.; MITOVICA, J. X.; HOSTETLER, S. W.; MCCABE, A. M. The Last Glacial Maximum. **Science**, v. 325, 2009.

COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J. X. **The ICS international stratigraphic chart**, ep. 36, p. 199–204, 2013.

COLLEVATTI, R. G.; TERRIBILE, L. C.; RABELO, S. G.; LIMA-RIBEIRO, M. S. Relaxed random walk model coupled with ecological niche modeling unravel the dispersal dynamics of a Neotropical savanna tree species in the deeper Quaternary. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, i. 653, 2015.

CONDAMINE, F. L.; ANTONELLI, A.; LAGOMARSINO, L. P.; HOORN, C.; LIOW, L. H. Teasing Apart Mountain Uplift, Climate Change and Biotic Drivers of Species Diversification. **Mountains, Climate and Biodiversity**, p. 257-272. Hoboken: Nova Jersey, 2018.

CSSG - THE CACTUS AND SUCCULENT PLANTS SPECIALIST GROUP. Red Listing of cacti and succulents. s.d. Disponível em: <<https://www.iucn.org/ssc-groups/plants-fungi/cactus-and-succulent-plants-specialist-group/red-listing-cacti-and-succulents>>. Acesso em: out. 2019.

DINERSTEIN, E.; OLSON, D.; JOSHI, A.; VYNNE, C.; BURGESS, N. D.; WIKRAMANAYAKE, E.; HAHN, N.; PALMINTERI, S.; HEDAO, P.; NOSS, R; *et al.* An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. **BioScience**, v. 67, i. 6, p. 534–545, 2017.

EDWARDS, E. J.; OGBURN, R. M. Angiosperm Responses to a Low-Co<sub>2</sub> World: CAM and C<sub>4</sub> Photosynthesis as Parallel Evolutionary Trajectories. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, i. 6, p. 724–733, 2012.

ELITH, J.; LEATHWICK, J. R. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, i. 1, p. 677–697, 2009.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, i. 12, p. 4302-4315, 2017.

FISCHER, G.; NACHTERGAELE, F.; PRIELER, S.; van VELTHUIZEN, H. T.; VERELST, L.; WIBERG, D. **Global Agro-ecological Zones Assessment for Agriculture (GAEZ 2008)**. IIASA, Laxemburgo, Áustria e FAO, Roma, Itália. 2008.

FRANCO, F. F.; SILVA, G. A. R.; MORAES, E. M.; TAYLOR, N.; ZAPPI, D. C.; JOJIMA, C. L.; MACHADO, M. C. Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereae) and closely allied genera. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 183, p. 199-210, 2017.

FRANKLIN, J.; MILLER, J. A. **Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction**. Cambridge University Press: 2010. pp. 320.

GIANNINI, T. C.; SIQUEIRA, M. F.; ACOSTA, A. L.; BARRETO, F. C. C.; SARAIVA, A. M.; ALVES-DOS-SANTOS, I. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. **Rodriguésia**, v. 63, n. 3. Rio de Janeiro, 2012.

GOETTSCHE, B.; HILTON-TAYLOR, C.; CRUZ-PIÑÓN, G.; DUFFY, J. P.; FRANCES, A.; HERNÁNDEZ, H. M.; INGER, R.; POLLOCK, C.; SCHIPPER, J.; SUPERINA, M.; *et al.* High proportion of cactus species threatened with extinction. **Nature Plants**, v. 1, n. 15142, 2015.

GRAHAM, C. H.; LOISELLE, B. A.; VELÁSQUEZ-TIBATÁ, J.; CUESTA F. C. Species Distribution Modeling and the Challenge of Predicting Future Distributions. *In*: HERZOG, S. K.; MARTÍNEZ, R.; JØRGENSEN, P. M.; TIESSEN, H. (ed.). **Climate change and biodiversity in the Tropical Andes**. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment, 2011. pp. 295–310.

GUERRERO, P. C.; MAJURE, L. C.; CORNEJO-ROMERO, A.; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T. Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the Cactus Family. **Journal of Heredity**, edição especial, p. 1-18, 2019.

GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, v. 135, p. 147–186, 2000.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-164, 1969.

HAUSFATHER, Z. **CMIP6: the next generation of climate models explained**. CLIMATE MODELLING, Carbon Brief. 2019. Disponível em: <<https://www.carbonbrief.org/cmip6-the-next-generation-of-climate-models-explained>>. Acesso em: set. 2021.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; BROWN, J. W.; SCHLUMPBERGER, B. O.; EGUIARTE, L. E.; MAGALLÓN, S. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. **The New Phytologist**, p. 1-16, 2014.

HIJMANS R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, i. 15, p. 1965-1978, 2005.

HUNT, D.; TAYLOR, N. P.; CHARLES, G. **The new cactus lexicon**. Milborne Port: dh Books, 2006.

LIMA, N. E.; CARVALHO, A. A.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; MANFRIN, M. H. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. **Rodriguésia**, v. 69, i. 4, p. 2209-2222, 2018.

de MARCO JÚNIOR, P.; NÓBREGA, C. C. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. **PLoS ONE**, v. 13, n. 9, p. 1-25, 2018.

MARINHO, M. A. O.; SOUZA, G.; FELIX, L. P.; CARVALHO, R. Comparative cytogenetics of the ACPT clade (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae, and Talinaceae): a very diverse group of the suborder Cactineae, Caryophyllales. **Protoplasma**, v. 256, p. 805-814, 2019.

MARTINS, A. C.; SILVA, D. P.; de MARCO JÚNIOR, P.; MELO, G. A. R. Species conservation under future climate change: the case of *Bombus bellicosus*, a potentially threatened South American bumblebee species. **Journal of Insect Conservation**, 2014.

MENDES, K. R.; CAMPOS, S.; da SILVA, L. L.; MUTTI, P. R.; FERREIRA, R. R.; MEDEIROS, S. S.; PEREZ-MARIN, A. M.; MARQUES, T. V.; RAMOS, T. M.; VIEIRA, M. M. L.; *et al.* Seasonal variation in net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a Brazilian seasonally dry tropical forest. **Scientific Reports**, v. 10, n. 9454, 2020.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER JUNIOR, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, i. 10, p. 1058-1069, 2013.

MILLER, J. Species Distribution Modeling. **Geography Compass**, v. 4, i. 6, p. 490-509, 2010.

MÜLLER, P. **The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A Study in the Evolution of the Neotropical Biota and Its Native Landscapes.** Springer Netherlands, 1973.

NYFFELER, R. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/ matK and trnL-trnF sequences. **American Journal of Botany**, v. 89, p. 312–326, 2002.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; SIMON, M. F.; BUENO, M. L.; NEVES, D. M. On the floristic identity of Amazonian vegetation types. **Biotropica**, v. 53, i. 3, p. 767-777, 2021.

OTTO-BLIESNER, B. L.; MARSHALL, S. J.; OVERPECK, J. T.; MILLER, G. H.; HU, A. Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation. **Science**, v. 311, i. 5768, p. 1751-1753, 2006.

OTTO-BLIESNER, B. L.; ROSENBLOOM, N.; STONE, E. J.; MCKAY, N. P.; LUNT, D. J.; BRADY, E. C.; OVERPECK, J. T. How warm was the last interglacial? New model–data comparisons. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 31, i. 2001, 2013.

PAPADOPOULOU, A.; KNOWLES, L. L. Toward a paradigm shift in comparative phylogeography driven by trait-based hypotheses. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, i. 29, p. 8018-8024, 2016.

PAPeŞ, M.; GAUBERT, P. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. **Diversity and Distributions**, v. 13, i. 6, p. 890-902, 2007.

PARSONS, L. A. Implications of CMIP6 Projected Drying Trends for 21st Century Amazonian Drought Risk. **Earth's Future**, v. 8, i. 10, 2020.

PEARSON, R. G.; RAXWORTHY, C. J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A. T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of Biogeography**, v. 34, i. 1, p. 102-117, 2007.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; SÄRKINEN, T.; LEWIS, G. P.; KLIGAARD, B. B.; HUGHES, C. E. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, i. 31, p. 13783-13787, 2010.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, i. 2, p. 261–273, 2000.

PEREZ, M. F.; CARSTENS, B. C.; RODRIGUES, G. L.; MORAES, E. M. Anonymous nuclear markers reveal taxonomic incongruence and long-term disjunction in a cactus species complex with continental-island distribution in South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 95, p. 11-9, 2016.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E.; BLAIR, M. E. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, v. 40, i. 7, p. 887-893, 2017.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 80, n. 4, p. 902-927, 1993.

PRADO, D. E.. Seasonally dry forests of tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 57, n. 3, p. 437–461, 2000.

PRANCE, G. T. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. *In: Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 1982. pp. 137-158

RSTUDIO TEAM. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA, 2020. Disponível em: <<http://www.rstudio.com/>>.

RULL, V.; CARNAVAL, A. C. Neotropical Diversification: Patterns and Processes. *Fascinating Life Sciences*, ed. 1. Springer International Publishing, 2020.

SILVA, G. A. R.; ANTONELLI, A.; LENDEL, A.; MORAES, E. M.; MANFRIN, M. H. The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, p. 1-13, 2017.

SILVA, G. A. R.; ANTONELLI, A.; LENDEL, A.; MORAES, E. M.; MANFRIN, M. H. The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography*, v. 45, p. 76-88, 2018.

da SILVA, M. B. **Biogeografia de opiliões Gonyleptidae na Mata Atlântica, com revisão sistemática de Hernandariinae (Arachnida, Opiliones)**. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. São Paulo, 2008.

da SILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; SOUZA, A. M. História Biogeográfica da Mata Atlântica | Opiliões (Arachnida) como Modelo para sua Inferência. *In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (org.) Biogeografia da América do Sul: Padrões & Processos*. Editora ROCA, 2011.

SIMÕES, S. S.; ZAPPI, D. C.; da COSTA, G. M.; AONA, L. Y. S. Distribución y conservación de Cactaceae en Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: apreciaciones a partir de estudios florísticos y fitosociológicos. *Revista Peruana de Biología*, v. 28, i.1, p. 13-53, 2021.

STEBBINS, G. L. **Flowering plants: evolution above the species level**. The Belknap Press of Harvard Univ. Press: Cambridge, 1974.



STOCKWELL, D. R. B.; PETERSON, A. T. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. **Ecological Modelling**, v. 148, i. 1, p. 1-13, 2002.

TAYLOR, N. P. Cactaceae. Cactus and Succulent Plants - **Status Survey and Conservation Action Plan**. IUCN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group. IUCN: Reino Unido, 1997.

TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C. **Cacti of Eastern Brazil**. Kew Royal Botanic Gardens: Reino Unido, 2004.

TORRES, R. R.; LAPOLA, D. M.; GAMARRA, N. L. R. Future Climate Change in the Caatinga. *In*: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (eds) **Caatinga**. Springer, Cham, 2017. pp. 383-410.

VANZOLINI, P. E.; WILLIAMS, E. E. South american anoles: the geographic differentiation and evolution of the anolis *Chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, v. 19, n. 3-4, p. 125-298, 1970.

WALLACE, A. R. **The Geographical Distribution of Animals: With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface**: In Two Volumes, 1876.

WEBER, M. M.; NOVAES, R. L. M.; DELGADO-JARAMILLO, M.; BARBIER, E.; CLÁUDIO, V. C.; BERNARD, E.; MORATELLI, R. Is *Myotis livali* (Chiroptera, Vespertilionidae) endemic to the South American dry diagonal? **Journal of Mammalogy**, v. 100, i. 6, p. 1879–1888, 2019.

WERNECK, F. P.; GAMBLE, T.; COLLI, G. R.; RODRIGUES, M. T.; SITES JR, J. W. Deep Diversification and Long-Term Persistence in The South American ‘Dry Diagonal’: Integrating Continent-Wide Phylogeography and Distribution Modeling of Geckos. **Evolution**, v. 66, i. 10, p. 3014-3034, 2012.

WOLF, B. O.; del RIO, C. M. How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. **Isotopes Environ Health Stud**, v. 39, p. 53–67, 2003.

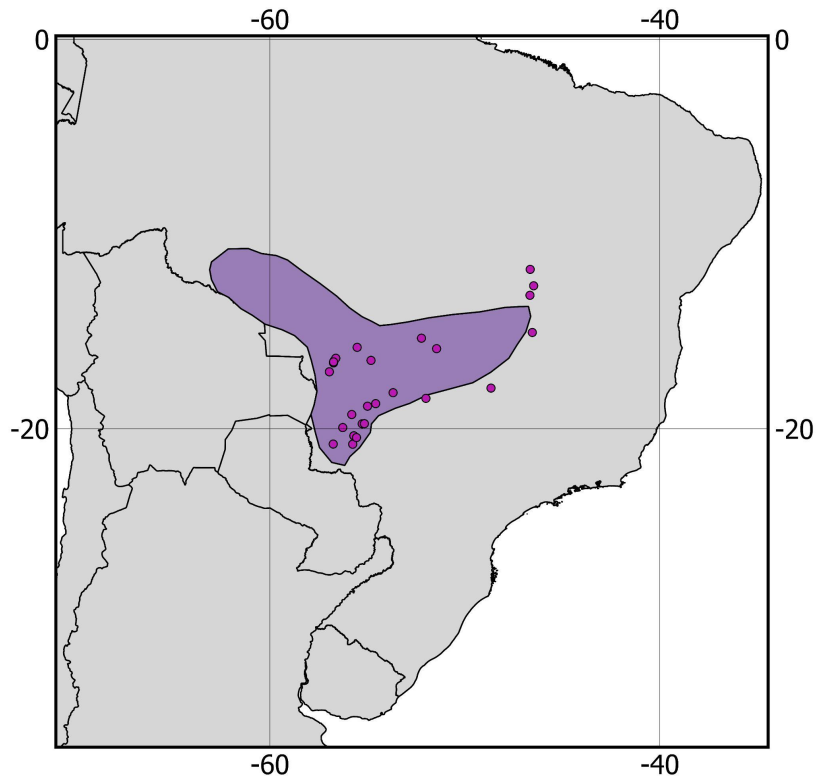
YAO, G.; JIN, J. -J.; LI, H. -T.; YANG, J. -B.; MANDALA, V. S.; CROLEY, M.; MOSTOW, R.; DOUGLAS, N. A.; CHASE, M. W.; CHRISTENHUSZ, M. J. M.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; SMITH, S. A.; BROCKINGTON, S. F.; MOORE, M. J.; YI, T. -S.; LI, D. -Z. Plastid phylogenomic insights into the evolution of Caryophyllales. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 134, p. 74-86, 2019.

ZIMMERMANN, N. E.; EDWARDS JR., T. C.; GRAHAM, C. H.; PEARMAN, P. B.; SVENNING, J-C. New trends in species distribution modelling. **Ecography**, v. 33, p. 985-989, 2010.

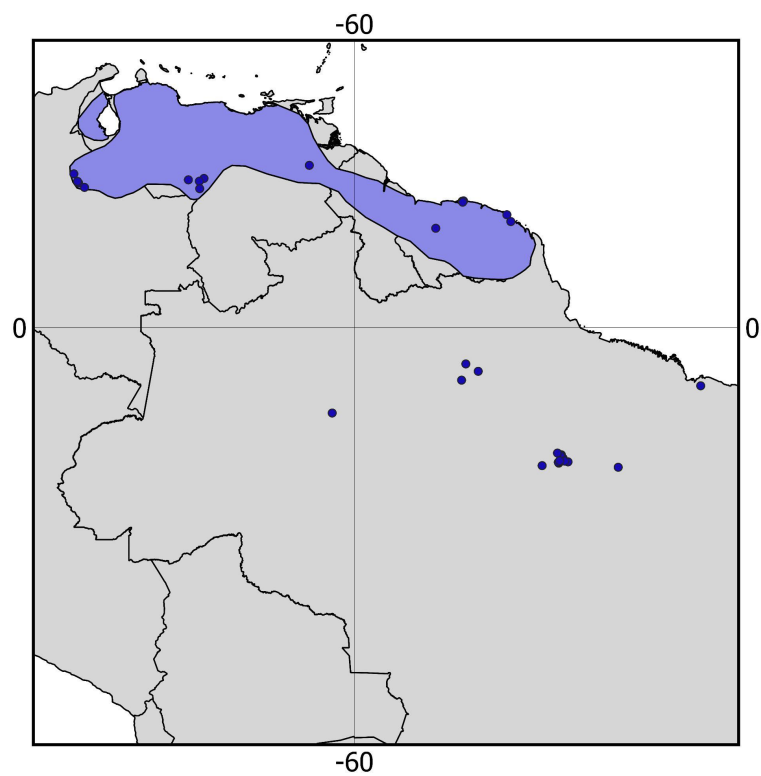
ZIZKA, A.; SILVESTRO, D.; ANDERMANN, T.; AZEVEDO, J.; DUARTE RITTER, C.; EDLER, D.; FAROOQ, H.; HERDEAN, A.; ARIZA, M.; SCHARN, R.; SVANTESON, S.; WENGTROM, N.; ZIZKA, V.; ANTONELLI, A. CoordinateCleaner: standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 10, i. 5, p. 744-751, 2019.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

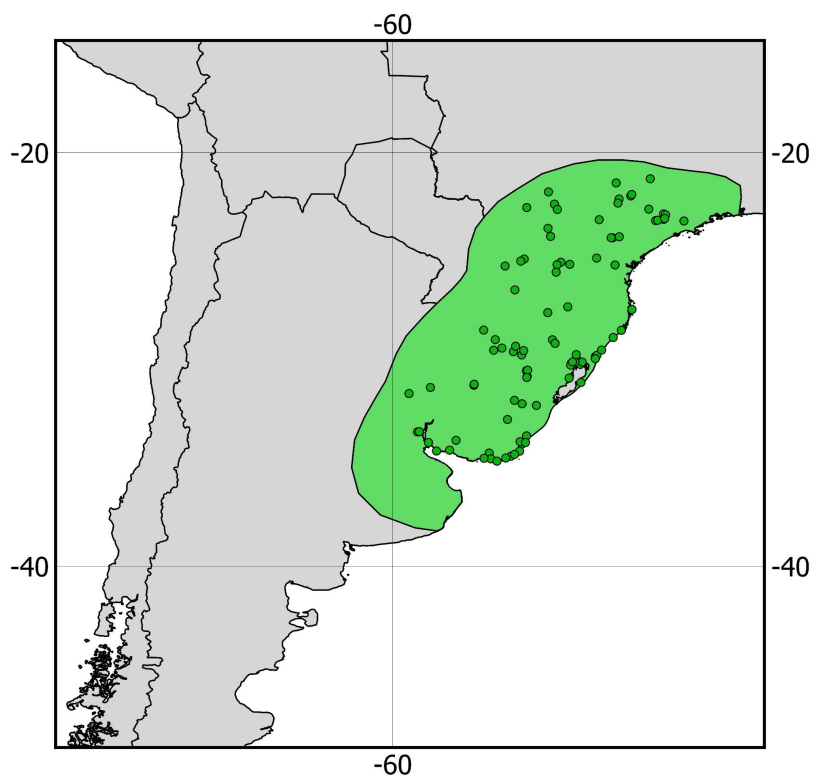
**Anexo 1.** Mapa de localização da espécie *C. bicolor* e sua delimitação de ocorrência, segundo a IUCN.



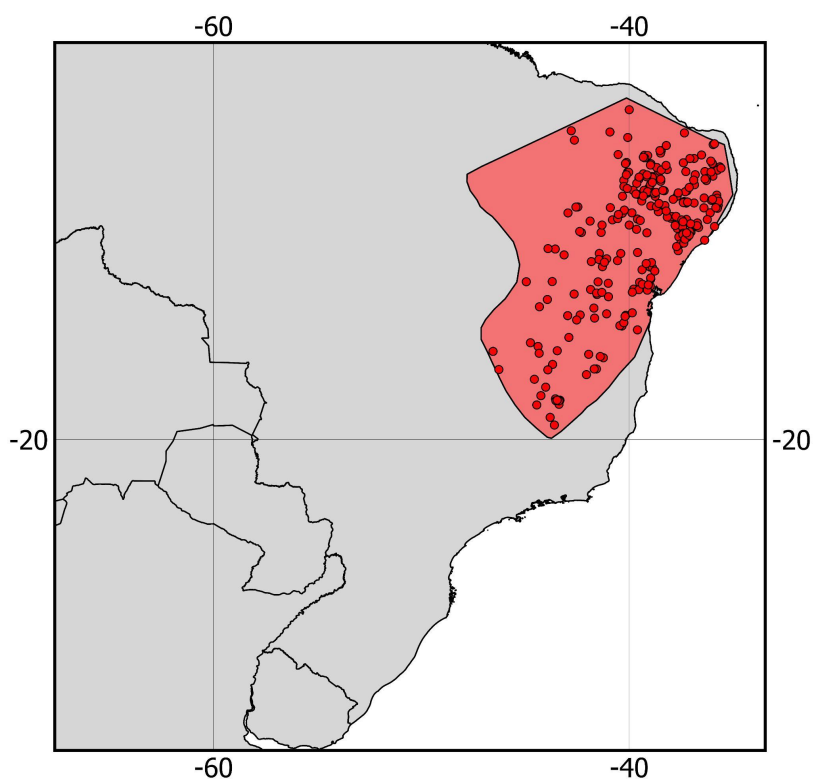
**Anexo 2.** Mapa de localização da espécie *C. hexagonus* e sua delimitação de ocorrência, segundo a IUCN.



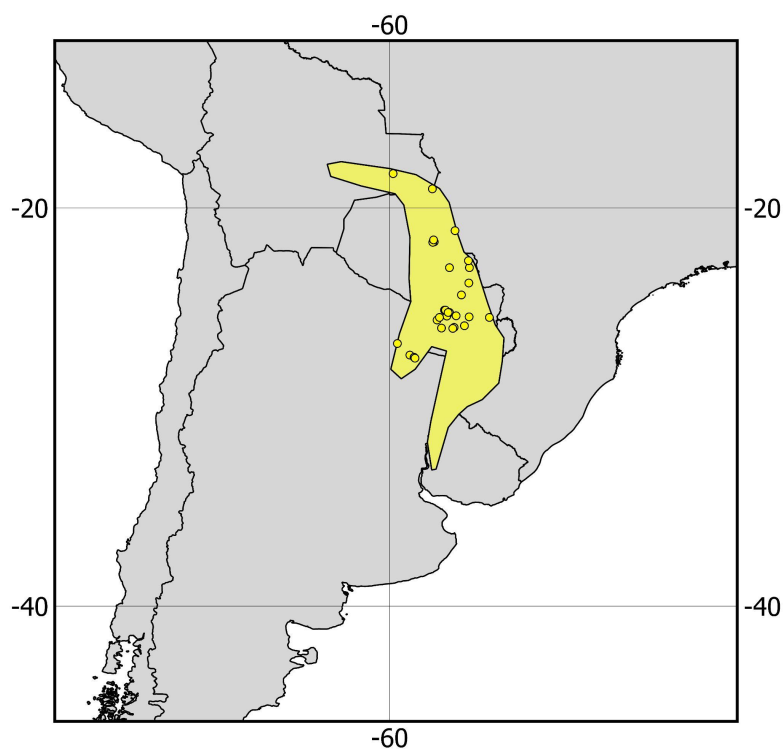
**Anexo 3.** Mapa de localização da espécie *C. hildmannianus* e sua delimitação de ocorrência, segundo a IUCN.



**Anexo 4.** Mapa de localização da espécie *C. jamacaru* e sua delimitação de ocorrência, segundo a IUCN.



**Anexo 5.** Mapa de localizações da espécie *C. stenogonus* e sua delimitação de ocorrência, segundo a IUCN.



**Anexo 6.** Tabela com as variáveis bioclimáticas e de qualidade de solo utilizadas, e suas descrições.

Variável	Descrição
BIO1	Temperatura Média Anual
BIO3	Isotermalidade (BIO2/BIO7) ( $\times 100$ )
BIO4	Sazonalidade da temperatura (desvio padrão $\times 100$ )
BIO7	Faixa Anual de Temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente
BIO11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO12	Precipitação anual
BIO13	Precipitação do mês mais chuvoso
BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO15	Sazonalidade de precipitação (coeficiente de variação)
BIO16	Precipitação do trimestre mais úmido

BIO17	Precipitação do trimestre mais seco
BIO18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio
sq1	Disponibilidade de nutrientes
sq3	Condições de enraizamento
sq4	Disponibilidade de oxigênio para as raízes
sq5	Excesso de sais

**Anexo 7.** Tabela com as AUCs de cada espécie para cada período.

<b>Período</b>	<i>C. bicolor</i>	<i>C. hexagonus</i>	<i>C. hildmannianus</i>	<i>C. jamacaru</i>	<i>C. stenogonus</i>
MIS19	0.965	0.910	0.968	0.962	0.970
LIG	0.940	0.924	0.966	0.958	0.981
LGM	0.912	0.875	0.975	0.960	0.982
Presente	0.973	0.917	0.974	0.960	0.984
Futuro SSP245	0.944	0.922	0.973	0.962	0.986
Futuro SSP370	0.944	0.922	0.973	0.962	0.986
Futuro SSP585	0.944	0.922	0.973	0.962	0.986