



UEPB

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS V**

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E SOCIAIS APLICADAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

**MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES MOSTRAM PERDA POTENCIAL
DE HABITATS ADEQUADOS PARA A EXTINTA MEGAFUNA SUL-AMERICANA**

**JOÃO PESSOA
2022**

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

**MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES MOSTRAM PERDA POTENCIAL
DE HABITATS ADEQUADOS PARA A EXTINTA MEGAFUNA SUL-AMERICANA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Coordenação do Curso Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Paleontologia.

Orientador: Prof.^a Dr.^a Célia Cristina Clemente Machado

Coorientador: Prof.^o Dr.^o David Holanda de Oliveira

**JOÃO PESSOA
2022**

L935m Lucena, Vivianne Albano de.
Modelos de distribuição de espécies mostram perda potencial de habitats adequados para a extinta megafauna sul-americana [manuscrito] / Vivianne Albano de Lucena. - 2022.
34 p. : il. colorido.

Digitado.
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas, 2022.
"Orientação : Profa. Dra. Célia Cristina Clemente Machado, Coordenação do Curso de Ciências Biológicas - CCBSA."
"Coorientação: Prof. Dr. David Holanda de Oliveira, UFPB - Universidade Federal da Paraíba"

1. Extinção da megafauna sul-americana. 2. Mudanças climáticas. 3. Paleoecologia. 4. Megafauna. I. Título
21. ed. CDD 363.7

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

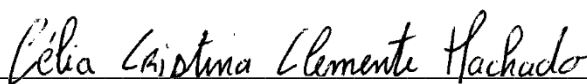
MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES MOSTRAM PERDA POTENCIAL DE
HABITATS ADEQUADOS PARA A EXTINTA MEGAFUNA SUL-AMERICANA

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado à Coordenação do Curso
Ciências Biológicas da Universidade
Estadual da Paraíba, como requisito
parcial à obtenção do título de bacharel
em Ciências Biológicas.

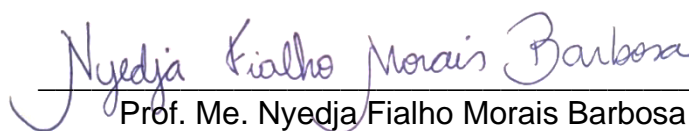
Área de concentração: Paleontologia.

Aprovada em: 05/12/2022.

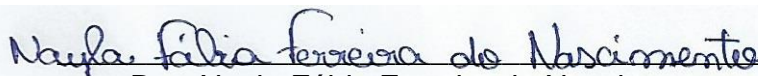
BANCA EXAMINADORA



Profa. Dra. Célia Cristina Clemente Machado (Orientador)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Me. Nyedja Fialho Morais Barbosa
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Dra. Nayla Fábria Ferreira do Nascimento
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

A minha família e amigos, pela cumplicidade, companheirismo, e força para que este trabalho fosse concluído com êxito, DEDICO.

“O evento de extinção na América do Sul parece ter demorado consideravelmente mais do que na América do Norte. Na América do Sul, o ritmo do evento de extinção parece ter acelerado em pouco menos de 13,5 ka, cerca de 1.000 anos depois que os humanos chegaram ao continente, mas coincidente com as rápidas flutuações climáticas terminais do Pleistoceno”.

(Anthony D. Barnosky e Emily L. Lindsey)

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Distribuição geográfica dos taxa da megafauna selecionados do 16 último máximo glacial (25-15 ka) representativos de áreas de vegetação aberta na América do Sul. Abreviaturas: FG= Guiana Francesa; SU=Suriname; GU=Guiana; VE = Venezuela; CO = Colômbia; CE = Equador; PE = Peru; BR = Brasil; BO = Bolívia; PY = Paraguai; CL = Chile; UY = Uruguai; AR = Argentina. A altura aproximada de um ser humano é de 1,8 metros.
- Figura 2 – As curvas mostram como a probabilidade prevista muda à medida 19 que a variável precipitação anual (BIO12) e temperatura média anual (BIO1) varia, mantendo todas as outras variáveis ambientais em seu valor amostral médio.
- Figura 3 – Potencial de distribuição geográfico dos taxa selecionados durante 20 o último máximo glacial (25-15 ka) (à esquerda do mapa) e Holoceno médio (8,3-4,2 ka) (à direita do mapa) na América do Sul. AUC indica o desempenho do modelo.
- Figura 4 – Áreas aptas para vegetação aberta durante o último máximo 21 glacial (25-15 ka) (à esquerda do mapa) e Holoceno médio (8,3-4,2 ka) (à direita do mapa) da América do Sul, considerando os valores superiores a 0,3179% de probabilidade de ocorrência (usando o limite máximo de sensibilidade do teste com especificidade). O mapa previsto é dividido em 3 grandes regiões: Nordeste do Brasil, região do Chaco e Pampas e outras regiões.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Contribuições relativas das variáveis ambientais para o modelo 18 MaxEnt.

Tabela 2 – Áreas adequadas calculadas de acordo com o limite máximo de 21 sensibilidade do teste com especificidade durante LGM e Holoceno Médio e porcentagem de contração/expansão.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AA	Áreas Adequadas
A.P.	Antes do Presente
AUC	Área sob a Curva
LGM	Último Máximo Glacial (do inglês, Last Glacial Maximum)
MDE	Modelo de Distribuição de Espécies
ROC	Curva Característica de Operação do Receptor (do inglês, Receiver Operator Characteristic)

LISTA DE SÍMBOLOS

&	e comercial
°C	Graus Celsius
=	Igual; igual a
>	Maior que
%	Porcentagem

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	METODOLOGIA	14
3	RESULTADOS	18
4	DISCUSSÃO	22
5	CONCLUSÃO	24
6	REFERÊNCIAS	25
	APÊNDICE A – ESPÉCIES DA MEGAFUNA RESTRITAS A	
	VEGETAÇÃO ABERTA	30
	APÊNDICE B – TABELA DE CORRELAÇÃO DAS VARIÁVEIS	
	AMBIENTAIS	31
	APÊNDICE C – CURVAS DE RESPOSTA DAS ESPÉCIES AS	
	VARIÁVEIS AMBIENTAIS	32

MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES MOSTRAM PERDA POTENCIAL DE HABITATS ADEQUADOS PARA A EXTINTA MEGAFUNA SUL-AMERICANA

SPECIES DISTRIBUTION MODELS SHOW POTENTIAL LOSS OF SUITABLE HABITATS FOR THE SOUTH AMERICAN EXTINCT MEGAFUNA

Vivianne Albano de Lucena
Célia Cristina Clemente Machado
David Holanda de Oliveira

RESUMO

Os modelos de distribuição de espécies vêm se mostrando uma importante ferramenta para aferir a paleodistribuição e potenciais causas de extinção de organismos do passado. Nos últimos anos, tornou-se evidente que as extinções não foram homogêneas nas Américas, variando entre diferentes regiões. Contudo, as causas seguem em debate na comunidade científica, nas quais dois fatores são vistos como os possíveis principais responsáveis, sendo estes: mudanças climáticas e interferência antrópica. Neste artigo, pretendemos avaliar se as mudanças climáticas foram responsáveis pela extinção da megafauna usando um modelo de distribuição de espécies para oito taxa selecionados: *Equus sp.*, *Glossotherium sp.*, *Glyptodon clavipes*, *Glyptotherium sp.*, *Lestodon armatus*, *Panochthus sp.*, *Pampatherium humboldtii* e *Xenorhinotherium bahiense*. Todas as espécies, de acordo com a literatura, são ditas espécies restritas a vegetação aberta, ou seja, locais áridos e semiáridos. Os resultados apontaram uma contração de 13,7% da vegetação aberta na América do Sul durante as mudanças climáticas ocorridas entre o Pleistoceno-Holoceno, tendo sido mais significativo na região nordeste do Brasil. A permanência de áreas consideráveis adequadas, em termos climáticos, para a ocorrência do habitat aberto desses grandes animais sugere que as mudanças ambientais, embora impactante, possivelmente não foi único responsável pela extinção da megafauna sul-americana.

Palavras-chave: Extinção. Megafauna. Mudanças climáticas. Paleoecologia.

ABSTRACT

Species distribution models have been proving to be an important tool to assess the paleodistribution and potential causes of extinction of past organisms. In recent years, it has become evident that extinctions have not been homogeneous across the Americas, varying across different regions. However, the causes are still under debate in the scientific community, in which two factors are seen as the possible main culprits, namely: climate change and anthropic interference. In this paper, we intend to evaluate whether climate change was responsible for megafauna extinction using a species distribution model for eight selected taxa: *Equus sp.*, *Glossotherium sp.*, *Glyptodon clavipes*, *Glyptotherium sp.*, *Lestodon armatus*, *Panochthus sp.*, *Pampatherium humboldtii* and *Xenorhinotherium bahiense*. All species, according to the literature, are said to be species restricted to open vegetation, that is, arid and semi-arid places. The results point to a contraction of 13.7% of the open vegetation in

South America during the climatic changes that occurred between the Pleistocene-Holocene, having been more significant in the northeast region of Brazil. The permanence of considerable suitable areas, in climatic terms, for the occurrence of the open habitat of these large animals suggests that environmental changes, although impactful, were possibly not solely responsible for the extinction of the South American megafauna.

Keywords: Climate changes. Extinction. Megafauna. Paleoecology.

1 INTRODUÇÃO

Durante o Pleistoceno, a megafauna, um conjunto de grandes animais com mais de 45 quilos, povoou grande parte do nosso planeta. A maioria desses animais foi extinta no final do Pleistoceno e no início do Holoceno, com algumas exceções na África e na Ásia, onde uma diversidade de grandes mamíferos ainda persiste. A América do Sul apresentou a maior taxa de extinção, onde cerca de 83%, aproximadamente 50 gêneros desses grandes animais foram extintos, contra apenas 10% na África (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013). Vários fatores têm sido apontados como responsáveis por serem o gatilho para essa extinção, variando de acordo com o continente em estudo e a disciplina científica envolvida na pesquisa (Prates & Perez, 2021). Alguns dos fatores mencionados são: o papel das mudanças climáticas (Grayson, 1984; Anthony & Lindsey, 2010), a caça humana (Burney & Flannery, 2005; Martin, 1967), hiperdoença (Rothschild & Laub, 2006) e impacto extraterrestre (Firestone *et al.*, 2007). No continente americano, a extinção levou a perdas significativas de diversidade e ocorreu após o Último Máximo Glacial (LGM, do inglês *Last Glacial Maximum*), gerando ainda mais controvérsias. A razão para esses debates é que essa perda de biodiversidade ocorreu em um momento de intensas mudanças climáticas e quase simultaneamente ao início do influxo humano sobre o continente (Prates & Perez, 2021).

Nos últimos anos, tornou-se evidente que as extinções não foram homogêneas nas Américas, variando entre as diferentes regiões. Além disso, as pesquisas acumuladas sugerem um abandono dos debates envolvendo a dicotomia clima versus caça humana, e um número crescente de pesquisas apontando para um misto de fatores relacionados (Araújo *et al.*, 2021; Prates & Perez, 2021; Lima-Ribeiro *et al.*, 2013; Barnosky & Lindsey, 2010).

Um ponto importante que vai contra a mudança climática como único responsável pela extinção da Megafauna, é que vários ciclos glaciais ocorreram no passado geológico, inclusive ao longo de todo o período Quaternário, onde mais de 15 ciclos glaciais ocorreram (Rabassa *et al.*, 2005). Contudo, a megafauna veio a se extinguir apenas nos últimos 50.000 anos como resultado do último ciclo glacial, a glaciação *Würn-Wisconsin*. Além disso, enquanto as glaciações afetaram simultaneamente o clima em todo o planeta, as extinções ocorreram de forma assíncrona e em diferentes proporções entre os continentes (Lima-Ribeiro *et al.*, 2013). Para sustentar a hipótese das mudanças climáticas, alguns pesquisadores apontam que os impactos das mudanças ambientais nas espécies animais são defasados no tempo (Brook *et al.*, 2008) e, portanto, o atraso na resposta por si só levaria à assincronia entre os eventos.

As espécies vegetais respondem às mudanças climáticas em uma escala de tempo de centenas a milhares de anos, de modo que a vegetação muda ao longo do tempo e as comunidades são reorganizadas no espaço (Colinvaux *et al.*, 2000). Dessa forma, mudanças na vegetação afetariam a disponibilidade de alimentos para espécies herbívoras, reduzindo habitats adequados, e que por sua vez se tornariam raros ou extintos (Graham & Lundelius, 1984). Uma grande redução nas condições ambientais adequadas causaria um colapso na distribuição geográfica das espécies, contribuindo para a redução de suas populações e aumentando seu risco de extinção (Purvis *et al.*, 2000). Além disso, conforme apontado por vários autores (ex. Damuth, 1981; Johnson, 2002), as espécies de grande porte são as mais suscetíveis à extinção, pois precisam de mais espaço e recursos para sobreviver e, geralmente, suas populações apresentam taxas de crescimento populacional muito baixas,

longos períodos gestacionais e alta idade reprodutiva. Simultaneamente às mudanças climáticas, impactos de outras causas, como a caça humana, aumentam o risco de extinção sob o efeito sinérgico entre múltiplas causas (Cione *et al.*, 2003; Grayson, 2007, Cione *et al.*, 2009).

Seguindo o modelo conceitual de restrição de habitat, neste artigo, pretendemos avaliar se as mudanças climáticas foram responsáveis pela extinção da megafauna usando um modelo de distribuição de espécies (MDE), registros fósseis e projeções paleoclimáticas (Nogués-Bravo, 2009, Varela *et al.*, 2011). Para isso selecionamos vários taxa apontados na literatura como restritos a áreas de vegetação aberta. Diferentemente de outros trabalhos que focam o MDE em uma espécie particular ou um grupo de taxa relacionados, aqui pretendemos modelar o habitat ao qual a maioria dos megamamíferos e grandes mamíferos extintos eram adaptados.

Os MDEs funcionam como uma combinação de variáveis ambientais e registros de ocorrência de uma espécie ou grupo de taxa, a fim de identificar as condições ambientais onde as populações daquela espécie podem ser mantidas (Dalapicolla, 2016). O objetivo geral dos MDEs, independentemente do método e do tipo de dados utilizados, é obter um mapa de adequação ambiental que defina quais locais são mais ou menos adequados para a sobrevivência das espécies, com foco em suas exigências ecológicas, o que é chamado de “distribuição geográfica modelada” ou um “mapa preditivo” (Elith & Leathwick, 2009). Os MDEs são baseados apenas em dados abióticos e registros de ocorrência e desconsideram a dispersão e as interações inter e intraespecíficas, variando do conceito de nicho Hutchinsoniano. No entanto, os MDEs são muito eficazes para mostrar a potencial adequação do habitat para a sobrevivência das espécies em toda a paisagem e, portanto, tornaram-se uma ferramenta popular para determinar a distribuição geográfica potencial de taxa extintos (Nogués-Bravo, 2009).

Sendo assim, a hipótese levantada neste trabalho é que, se as mudanças climáticas realmente aumentaram o risco de extinção, esta teria causado uma restrição de habitat, especificamente um encolhimento de áreas abertas, o que seria notado como uma redução drástica da área de distribuição geográfica dos taxa selecionados antes de serem extintos no final do Pleistoceno/início do Holoceno. Por outro lado, se as mudanças climáticas não são o único preditor, então as condições climáticas adequadas para esses taxa não deveriam ter desaparecido totalmente e deveriam ter persistido ao longo do Holoceno.

2 METODOLOGIA

MDE – REGISTROS DE OCORRÊNCIA – MODELO – VARIÁVEIS BIOCLIMÁTICAS

Usamos um MDE para determinar a distribuição potencial de taxa extintos da megafauna sul-americana com estudos realizados sobre sua paleoecologia e que indicaram restrição a áreas de vegetação aberta. Os taxa foram selecionados considerando referências da literatura sobre comportamento de pastejo, dieta em plantas C4 (capim) e ocorrência em áreas abertas, com base na morfologia dentária e estudos envolvendo isótopos de carbono (ver apêndice 1). Desta forma,

pretendemos modelar o paleohabitat destas taxa, mais especificamente, habitats abertos. A maioria dos autores utiliza apenas uma espécie ou um grupo de taxa relacionados e combina seus registros de ocorrência com dados bioclimáticos, entretanto, a área de distribuição das espécies também reflete a competição interespecífica por recursos que limitam sua distribuição. Usando um grupo de taxa que compartilhavam o mesmo habitat de acordo com estudos paleoecológicos, pretendemos modelar a verdadeira cobertura de áreas de vegetação aberta do LGM.

Nossa base de dados foi composta por oito taxa: *Equus sp.*, *Glossotherium sp.*, *Glyptodon clavipes*, *Glyptotherium sp.*, *Lestodon armatus*, *Panochthus sp.*, *Pampatherium humboldtii* e *Xenorhinotherium bahiense*. Obtivemos informações georreferenciadas para as ocorrências fósseis de levantamentos bibliográficos de achados fósseis na América do Sul (Rincón, White & McDonald, 2008), informações particulares do pesquisador Prof. Dr. Mario Dantas (Dantas *et al.*, 2022), da Universidade Federal da Bahia (UFBA) e da Base de Dados de Paleobiologia (<http://paleobiodb.org>). Conseguimos coletar um total de 498 registros de ocorrências georreferenciados (Figura 1) datados entre 25-15 ka (intervalo LGM, Ray e Adams, 2001).

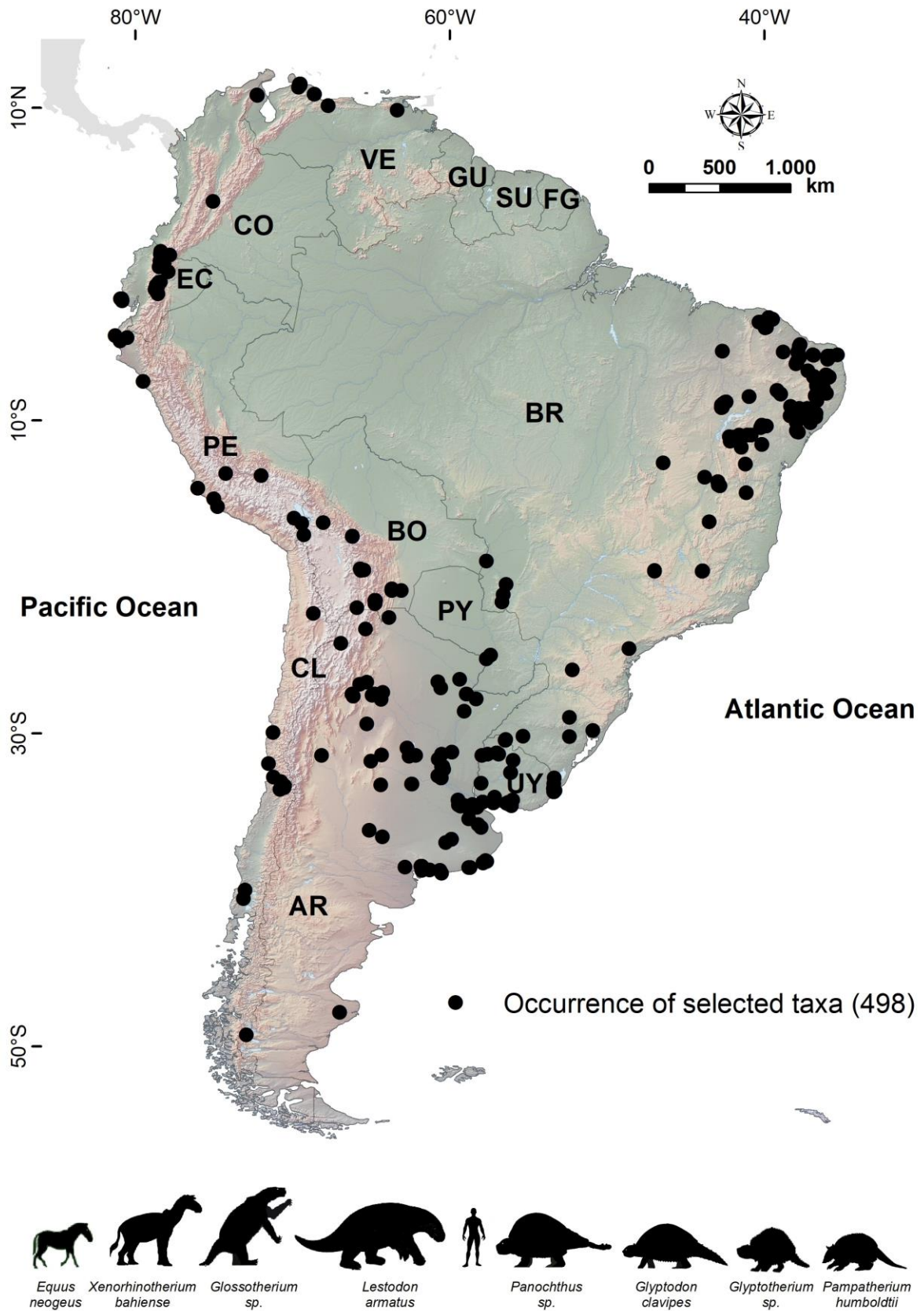


Figura 1. Distribuição geográfica dos taxa da megafauna selecionados do último máximo glacial (25-15 ka) representativos de áreas de vegetação aberta na América

do Sul. Abreviaturas: FG= Guiana Francesa; SU=Suriname; GU=Guiana; VE = Venezuela; CO = Colômbia; CE = Equador; PE = Peru; BR = Brasil; BO = Bolívia; PY = Paraguai; CL = Chile; UY = Uruguai; AR = Argentina. A altura aproximada de um ser humano é de 1,8 metros.

Fonte: o autor.

Combinamos os registros de ocorrência selecionados com dados bioclimáticos para projetar a distribuição geográfica potencial dos taxa selecionados durante o LGM e, em seguida, usamos o modelo obtido para prever sua potencial distribuição no Holoceno Médio (Araújo *et al.*, 2021; Nogés-Bravo, 2009). Os mapas preditivos foram gerados em MaxEnt (algoritmo de Entropia Máxima) v.3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006). O MaxEnt modela uma distribuição de probabilidade onde cada célula da grade previu a adequação das condições para a espécie ou grupo de espécies, a partir de um conjunto de variáveis ambientais e locais de ocorrência georreferenciados (Elith *et al.*, 2011). O MaxEnt utiliza apenas dados de ocorrência da espécie porque os dados de ausência são muitas vezes raros e pouco confiáveis, principalmente quando se trabalha com espécies extintas (Araújo *et al.*, 2021; Phillips *et al.*, 2006). O maior valor de área sob a curva (AUC) foi usado para acessar o desempenho do modelo. A Curva Característica de Operação de Receptor (ROC, do inglês Receiver Operator Characteristic) foi usada para avaliar a precisão do modelo, com 10 repetições de 10.000 interações máximas, 10% das repetições médias foram randomizadas como dados de teste e o restante foi randomizado para treinamento do modelo em cada replicação.

O “limite máximo de sensibilidade do teste com especificidade” foi usado como valor de corte ou limite de tolerância (*threshold*), pois é uma abordagem muito comum ao usar MaxEnt, uma vez que maximiza os casos em que o modelo atribui erroneamente habitat inadequado (verdadeiro negativo) e perde habitat adequado (falso positivo) (Liu *et al.*, 2013, Ferraz *et al.*, 2012, Jorge *et al.*, 2013; Vale *et al.*, 2014).

As variáveis bioclimáticas foram obtidas no PaleoClim, referente ao períodos LGM (21 ka) v1.2b, NCAR CCSM4 e Holoceno médio (8,3-4,2 ka), Nothgrippian v1.0 (Brown *et al.*, 2018), que fornece 19 variáveis de diversos modelos de circulação geral. Neste estudo, as camadas do LGM foram usadas como preditores do modelo e as camadas do Holoceno médio como as projeções do modelo. As variáveis bioclimáticas foram obtidas em uma resolução espacial de 2,5 arco-minutos. Para evitar uma alta correlação entre as variáveis bioclimáticas, realizamos uma análise de autocorrelação usando a correlação de Pearson do pacote Vegan (Oksanen *et al.*, 2019) para o software RStudio (versão 1.1.453). Variáveis altamente correlacionadas ($r > 0,8$) foram eliminadas para evitar sobre-parametrização com variáveis climáticas redundantes (Nascimento *et al.*, 2021) (ver apêndice 2). As variáveis restantes utilizadas foram: temperatura média anual (BIO1), amplitude térmica diurna média (BIO2), isothermalidade (BIO3), amplitude térmica anual (BIO7), precipitação anual (BIO12), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais seco (BIO17) e precipitação do trimestre mais quente (BIO18) (ver apêndice 3).

As áreas adequadas (AA) em cada mapa foram calculadas usando o “limite máximo de sensibilidade do teste com especificidade” como um valor de corte e o QGIS Desktop 3.22.6. e comparado com as ecorregiões do mundo de Olson *et al.* (2001) e o mapa de biomas do IBGE (2019).

PALEOCLIMA E PALEOVEGETAÇÃO DO LGM

Durante o LGM, a América do Sul era consideravelmente mais fria e seca do que é hoje. Em geral, a Amazônia foi a região mais afetada pelas mudanças climáticas do LGM. Naquela época, a temperatura do trimestre mais frio estava entre 3,5-4,5°C mais baixa do que hoje em todo o Brasil. Na região norte, na bacia amazônica, as temperaturas foram ainda mais baixas, até 5,5°C mais frias do que hoje. Na região Nordeste, a variação de temperatura foi menor do que no resto do país. Na bacia amazônica leste e centro-sul, a precipitação foi 350-750 mm maior do que hoje (Arruda *et al.*, 2017). No sul do Brasil, segundo Behling (2002), os pastos foram dominantes no último período glacial. Estudos palinológicos conduzidos por Mayle *et al.* (2008) demonstram uma mistura de plantas xerófitas e de pasto no norte do Brasil.

A região pampeana da Argentina era, em sua maior parte, um semideserto temperado, mas com uma pequena área de deserto temperado, onde se caracterizava por uma vegetação baixa e densa, com clima seco, baixa pluviosidade e grandes oscilações diárias de temperatura. (Iriondo & Garcia, 1993; Ray & Adams, 2001). Com base na análise de ostracode, Quattrocchio *et al.* (1993) sugerem condições secas para o final do Pleistoceno na parte sudoeste dos campos do Pampas. Os dados do pólen indicam que o clima do Pleistoceno tardio foi caracterizado por precipitação ca. 100 mm mais baixo que o atual (Prieto, 1994). As condições ambientais áridas e semiáridas e a temperatura média do inverno inferior em 10°C são sugeridas por Tonni & Fidalgo (1978), com base em conjuntos de restos de vertebrados modernos da Patagônia e/ou Argentina Central. Devido ao nível do mar mais baixo, ca. 11.000 anos A.P., o litoral da província de Buenos Aires estava 150 km a leste de sua localização atual (Fray & Ewing, 1963), por isso, o efeito da continentalidade deve ter sido maior do que hoje, traduzindo-se em maiores amplitude térmicas e ambiente mais seco.

3 RESULTADOS

Obtivemos um valor de AUC >0,90, um desempenho de modelo muito bom, o que sugere que o modelo obtido tem uma boa medida de separabilidade e foi influenciado pelas variáveis ambientais (Figura 3). A precipitação anual foi a variável que mais influenciou o modelo (67,9%), seguida da temperatura média anual (9,6%) (Tabela 1). A Figura 2 mostra as curvas das duas variáveis mais importantes que afetaram a previsão de MaxEnt. Os maiores valores de potencial de ocorrência dos taxa selecionados, ou seja, os maiores valores de AA ocorrem em ca. 300-500 mm de precipitação anual e entre 8 e 15°C de temperatura média anual.

Tabela 1. Contribuições relativas das variáveis ambientais para o modelo MaxEnt.

Variável	%
BIO12 - Precipitação anual	67,9
BIO1 - Temperatura média anual	9,6
BIO7 - Faixa anual de temperatura	6,2
BIO17 - Precipitação do trimestre mais seco	5,9

BIO2 - Intervalo diurno médio	3,5
BIO18 - Precipitação do trimestre mais quente	3,4
BIO3 - Isotermalidade	2,3
BIO15 - Sazonalidade da precipitação	1,1

As curvas dos gráficos demonstram como as espécies selecionadas responderam de acordo com as variáveis ambientais (ver apêndice 3). Abaixo, a resposta das espécies as variáveis de maior influência.

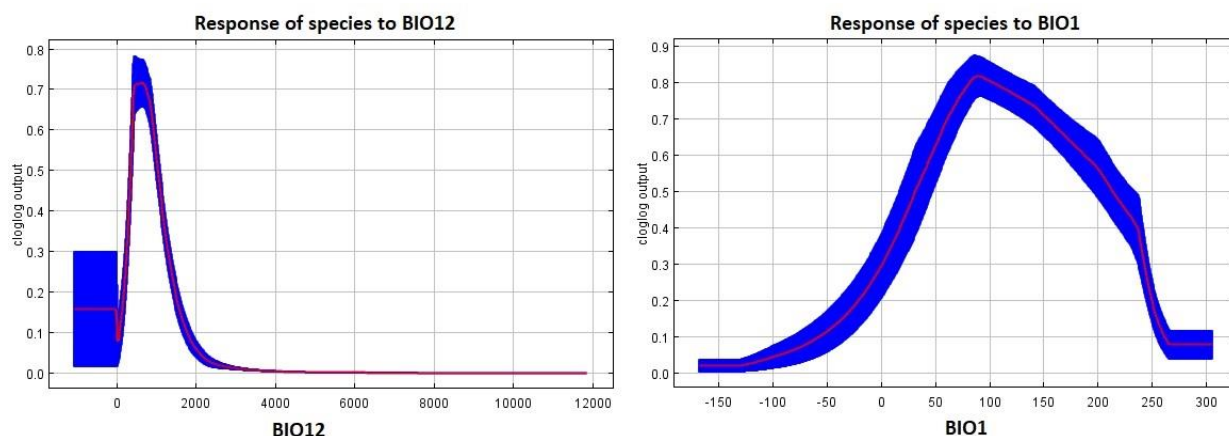


Figura 2. A probabilidade prevista muda à medida que a variável precipitação anual (BIO12) e temperatura média anual (BIO1) variam, mantendo todas as outras variáveis ambientais em seu valor amostral médio.

Durante o LGM, a distribuição geográfica potencial para os taxa selecionados apontam que os habitats abertos estavam na região dos Pampas e do Chaco (Uruguai e norte da Argentina), sul e nordeste do Brasil, sul da Bolívia, norte do Paraguai, norte e centro-sul do Chile, Equador, noroeste da Colômbia e noroeste da Venezuela (Figura 3). No entanto, durante o Holoceno médio, embora a AA tenha permanecido nas mesmas regiões onde estavam no LGM, é visível uma contração, especialmente nas regiões pampeana e do Chaco, em parte devido à evidente redução da plataforma continental, e no nordeste do Brasil.

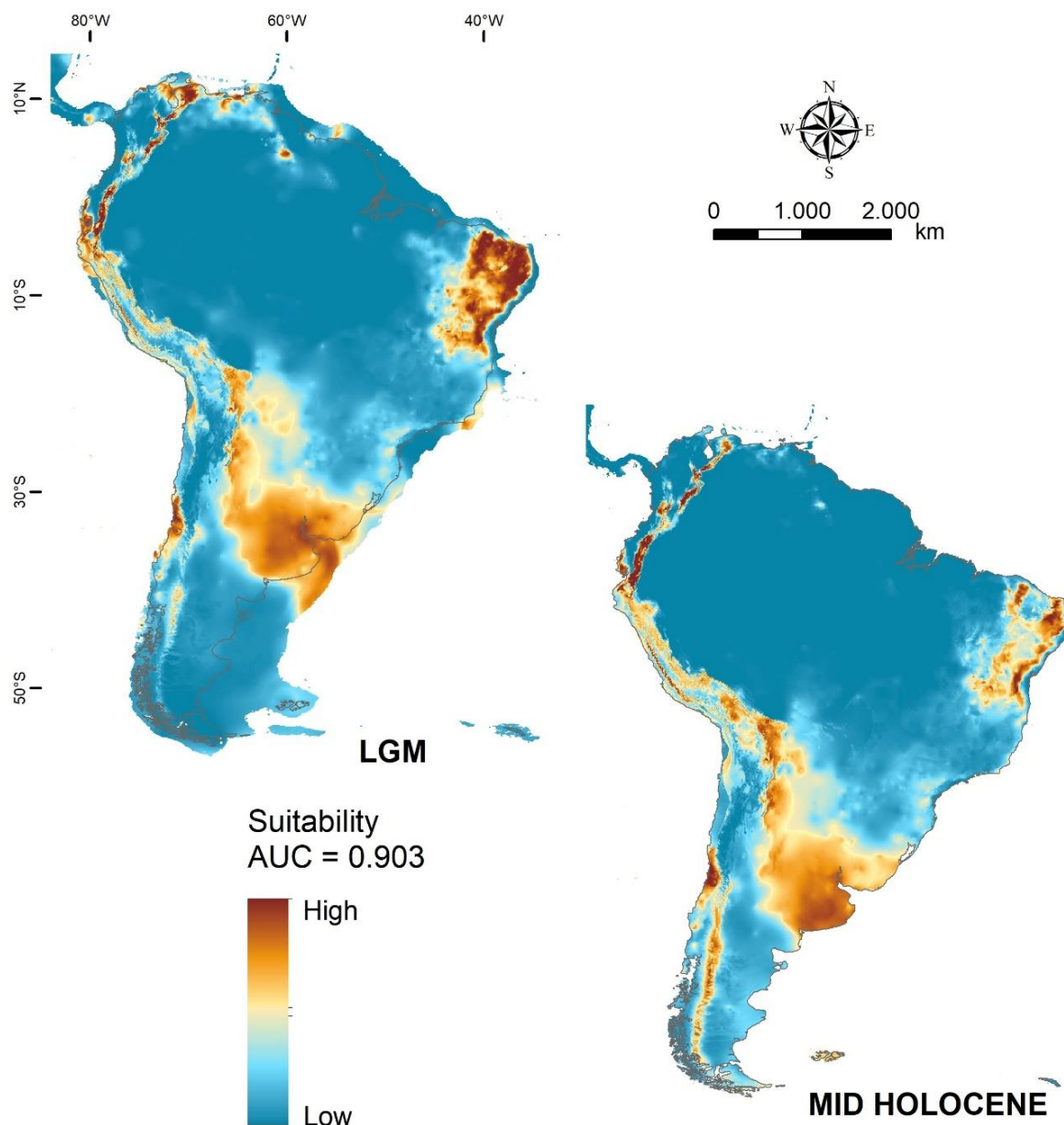


Figura 3. Potencial de distribuição geográfica dos taxa selecionados durante o último máximo glacial (25-15 ka) (à esquerda do mapa) e Holoceno médio (8,3-4,2 ka) (à direita do mapa) na América do Sul.

Fonte: o autor.

Para calcular a redução de AA para habitats abertos, realizamos um ponto de corte usando um limiar de 0,3179, conforme explicado na metodologia (Figura 4). Para facilitar o entendimento das mudanças, dividimos o mapa previsto em 3 regiões: nordeste do Brasil, Chaco e região dos Pampas, e outras regiões (que incluem as regiões mais ocidentais do continente, os atuais desertos de Atacama e Sechura, o Florestas Secas Tumbes-Piura, Florestas Temperadas Valdivianas e o sul do Brasil). A Tabela 2 mostra as áreas calculadas da AA para vegetação aberta durante o LGM e o Holoceno Médio.

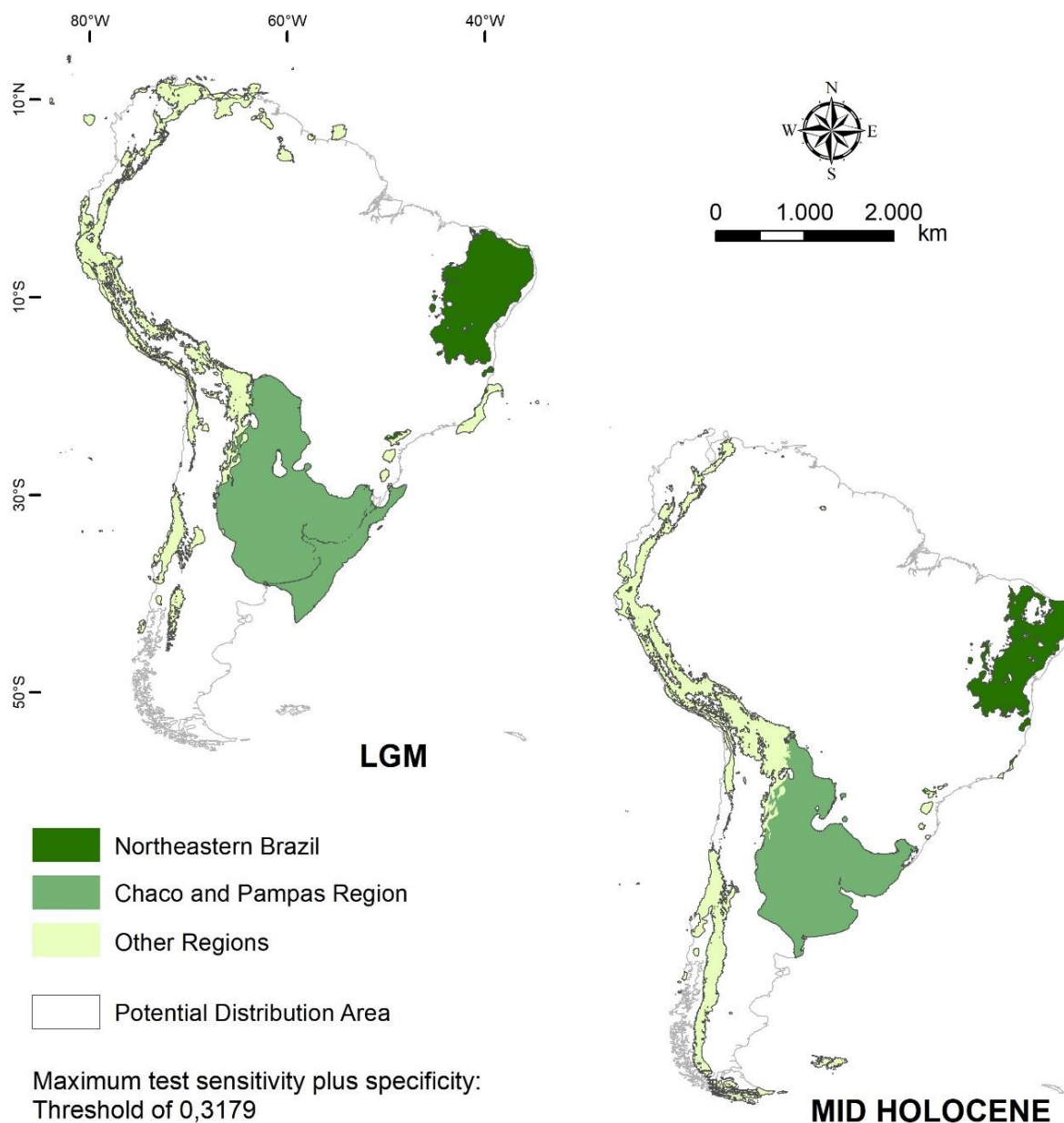


Figura 4. Áreas aptas para vegetação aberta durante o último máximo glacial (25-15 ka) (à esquerda do mapa) e Holoceno médio (8,3-4,2 ka) (à direita do mapa) da América do Sul, considerando os valores superiores a 0,3179% de probabilidade de ocorrência (usando o limite máximo de sensibilidade do teste com especificidade). O mapa previsto é dividido em 3 grandes regiões: Nordeste do Brasil, região do Chaco e Pampas e outras regiões.

Fonte: o autor.

Tabela 2. Áreas adequadas calculadas de acordo com o limite máximo de sensibilidade do teste com especificidade durante o LGM e o Holoceno Médio e porcentagem de contração/expansão.

REGIÕES	LGM (KM ²)	HOLOCENO MÉDIO (KM ²)	% CONTRAÇÃO/EXPANSÃO
---------	------------------------	-----------------------------------	-------------------------

Nordeste do Brasil	1018320,35	749188,52	-26,43
Região do Chaco e Pampas	2986726,11	2278143,13	-23,72
Outras regiões	1697957,93	1894548,15	11,58
Total	5703004,40	4921879,80	-13,70

Mudanças nas variáveis climáticas e ambientais entre o último máximo glacial e o Holoceno médio, especialmente na precipitação anual, são aparentemente responsáveis por um total de 13,70% de contração de AA para áreas de vegetação aberta na América do Sul. A região do Chaco e Pampas sofreu uma redução de 23,72% de AA, principalmente devido a uma redução da plataforma continental. O Nordeste do Brasil, atualmente ocupado principalmente pelo ecossistema Caatinga, sofreu a maior redução de AA para habitats abertos (26,43%). As demais áreas previstas receberam uma expansão de AA para habitats abertos (11,58%).

4 DISCUSSÃO

Na América do Sul, durante o LGM, era notável a presença de áreas com vegetação aberta, ambiente ideal não somente para espécies restritas a estes locais, mas como também para outros megaherbívoros, uma vez que áreas abertas poderiam lhes servir para uma melhor locomoção. No sul do Brasil, as pastagens foram os principais biomas durante o LGM (Behling, 2002). O fim da era glacial trouxe consigo um aumento da precipitação, modificando não só a vegetação, mas também o nível dos mares, o que pode ser notado com a diminuição de plataformas continentais. Os oito taxa selecionados para este estudo são espécies de habitat especificamente abertos, ou seja, de ambientes áridos ou semiáridos (Alberdi, Cartelle & Prado, 2003; Scillato-Yané *et al*, 2005; Araújo-Júnior & Porpino, 2011; Zurita *et al.*, 2012; Oliveira *et al*, 2017; Xavier, Dantas & Silva-Santana, 2018; Oliveira *et al*, 2020; Omena *et al.*, 2020; Tomassini *et al.*, 2020), das quais as áreas adequadas foram afetadas baseando-se nas reconstruções para a América do Sul durante o LGM.

A influência da precipitação anual dos nossos resultados sobre a modelagem do LGM está de acordo com o que se é esperado, devido aos processos ecológicos sazonais encontrados no domínio de ocupação dos taxa selecionados. Os ciclos fenológicos em campos, pastagens e outras áreas abertas são fortemente sazonais e governados pelas chuvas (Burbridge *et al*, 2004). De acordo com Burbridge *et al.* (2004), a evolução da biota sul-americana provavelmente foi influenciada pela importância relativa da precipitação, concentração atmosférica de CO₂ e temperatura durante a dinâmica da vegetação LGM e Holoceno. Entre as variáveis climáticas, a variabilidade da precipitação tem papel preponderante sobre as mudanças da vegetação por ser responsável pela disponibilidade de água no sistema. Por esse motivo, a precipitação é geralmente considerada como o principal fator que controla a estrutura/dinâmica do ecossistema e conduz os processos biológicos (Notaro *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2020).

As projeções feitas para o Holoceno apresentadas por este trabalho mostram uma considerável perda de áreas adequadas (13,7%) para os taxa selecionados, o que indica uma redução dos ambientes abertos. Um total de perda de 23,72% nas regiões dos Pampas e Chaco, na qual durante o LGM eram encontrados semidesertos temperados e pequenas áreas de deserto temperado (Iriondo &

Garcia, 1993; Ray & Adams, 2001). Perdas de 26,43% no nordeste do Brasil, onde as projeções feitas por Ray e Adams (2001) mostram que no LGM havia a presença de uma vegetação predominante de gramíneas e pequenos arbustos, trazendo as condições necessárias e adequadas para manter aquelas espécies restritas a vegetações abertas.

Contudo, apesar da potencial perda de áreas adequadas para as oito espécies durante a transição Pleistoceno-Holoceno, é possível notar uma leve expansão, de 11,58%, para ambientes de vegetação aberta nas regiões mais ocidentais da América do Sul e no sul do Brasil durante o Holoceno Médio. Em ambas as projeções (LGM e Holoceno Médio) as espécies não ocupam áreas de vegetação densa, como por exemplo, a Amazônia.

Como demonstrado por Araújo *et al.* (2021), a cobertura de área vegetal aberta sofre uma redução na transição Pleistoceno-Holoceno, no entanto, não ocorre um desaparecimento total de áreas atreladas as mudanças climáticas, o que suporta a ideia de que outros fatores – bióticos ou abióticos – foram responsáveis pela extinção da megafauna sul-americana, em conjunto com as mudanças climáticas. Devido aos seus hábitos alimentares, as espécies *Equus sp.*, *Glossotherium sp.*, *Glyptodon clavipes*, *Glyptotherium sp.*, *Lestodon armatus*, *Panochthus sp.*, *Pampatherium humboldtii* e *Xenorhinotherium bahiense* (Alberdi, Cartelle & Prado, 2003; Scillato-Yané *et al.*, 2005; Araújo-Júnior & Porpino, 2011; Zurita *et al.*, 2012; Oliveira *et al.*, 2017; Xavier, Dantas e Silva-Santana, 2018; Oliveira *et al.*, 2020; Omena *et al.*, 2020) possivelmente passaram a se deparar com dificuldades para encontrar recursos. Sendo assim, uma redução de recursos dentro destes habitats também pode ser vista e avaliada como um possível agente a favor da extinção de grandes mamíferos (Lino *et al.*, 2019). Logo, as mudanças climáticas não poderiam ser vistas como o único fator responsável pela extinção dos grandes mamíferos sul-americanos.

Os modelos de distribuição de espécies sugerem que mudanças ambientais podem tornar os habitats inadequados às espécies, bem como também os diminuir, mas não os tornam totalmente inóspitos (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013). Lima-Ribeiro & Diniz-Filho (2012), por exemplo, indicam que a perda de áreas adequadas para a espécie *Smilodon populator* são expressivas, porém não totais. A dinâmica de distribuição geográfica da megafauna, de vegetação aberta e/ou densa, sofreu com o estresse gerado pelas mudanças climáticas, contudo é considerável atentar-se as áreas existentes no Holoceno Médio que poderiam vir a manter estas espécies, ainda que em populações com menor número. Logo, as mudanças climáticas em si não seriam o único fator crucial para o desaparecimento total destes animais em regiões cujo habitat foram reduzidos.

Desse modo, as mudanças climáticas notadas de uma época para outra, foram sim responsáveis por um percentual no que se trata da extinção da megafauna sul-americana restrita a vegetação aberta, uma vez que a perda considerável de habitats climaticamente adequados para que estas espécies pudessem vir a ser mantidas sofreu seus efeitos. Contudo, é importante observar que outros fatores, como impacto da caça humana, patologias, baixa natalidade etc., não podem ser descartados e merecem atenção dentro das pesquisas que aferem a extinção destes animais. Logo, se faz necessário mais pesquisas, que trabalhem em conjunto avaliando todas as possíveis causas que vieram a extinguir os grandes mamíferos do Pleistoceno, para que então futuramente se possa entender melhor o motivo do desaparecimento destes gigantes na América do Sul.

5 CONCLUSÃO

Os modelos de distribuição de espécie apontam uma potencial perda de habitats adequados para espécies da megafauna restritas a vegetação aberta na América do Sul durante o Holoceno Médio. Durante o Último Máximo Glacial, estas espécies seriam encontradas em ambientes áridos e semiáridos, cujo clima seria mais seco e frio, contudo, as mudanças climáticas ocorridas de uma época para a outra e, por consequência, mudanças ambientais, levaram a uma diminuição destas áreas em algumas regiões sul-americanas. Entretanto, em meados do Holoceno, onde o clima agora seria mais quente e úmido, ainda seria possível encontrar algumas áreas que poderiam vir a manter os taxa em questão, refutando a hipótese de que somente as mudanças climáticas seriam responsáveis pelo total desaparecimento da megafauna na América do Sul. Posteriormente a esta análise inicial, seguiremos a pesquisa utilizando novos períodos de tempo (*early-Holocene*, *Greenlandian* (11.7-8.326 ka), v1.0; *late-Holocene*, *Meghalayan* (4.2-0.3 ka), v1.0; *Younger Dryas Stadial* (12.9-11.7 ka), v1.0; *Bølling-Allerød* (14.7-12.9 ka), v1.0; *Heinrich Stadial* (17.0-14.7 ka), v1.0.) disponibilizados pelo Paleoclim.org, para desta forma melhor aferir em qual período houve uma real redução da megafauna em regiões da América do Sul.

REFERÊNCIAS

- ALBERDI, T. M.; CARTELLE, C.; PRADO, L. J. El registro Pleistoceno de Equus (Amerhippus) e Hippidion (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. **Rev. Asoc. Paleontol.** Argentina, Buenos Aires, 2003.
- ARAÚJO, T; MACHADO, H; MOTHÉ D; DOS SANTOS AVILLA, L. Species distribution modeling reveals the ecological niche of extinct megafauna from South America. **Quaternary Research 1–8.** 2021.
- ARAÚJO-JÚNIOR, I. H.; PORPINO, O. K. Assembleias fossilíferas de mamíferos do Quaternário do Estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: diversidade e aspectos tafonômicos e paleoecológicos. **Pesquisas Em Geociências**, 38(1), 67–83. 2011.
- ARRUDA, D. M.; SCHAEFER, C. E. G. R.; FONSECA, R. S.; SOLAR, R. R. C.; FERNANDES-FILHO, E.I. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: new insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. **Global Ecology and Biogeography 27**, 47-56. 2017.
- BARNOSKY, A. D.; LINDSEY, E. L. Timing of Quaternary Megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. **Quaternary International 217**, 10–29. 2010.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during late Quaternary times: a synthesis. **Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology 177**, 19–27. 2002.
- BOIVIN, N. L. *et al.* Ecological consequences of human niche construction: examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 113**, 6388–6396. 2016.
- BROOK, B. W.; SODHI, N. S.; BRADSHAW, C. J. A. Synergies among extinction drivers under global change. **Trends in Ecology and Evolution 23**, 453-460. 2008.
- 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 5**, 1-9. 2018.
- BURBRIDGE, R.E.; MAYLE, F.E.; KILLEEN, T.J. Fifty-thousand-year vegetation and climate history of Noel Kempff Mercado National Park, Bolivian Amazon. **Quaternary Research 61**, 215-230. 2004.
- BURNEY, D. A.; FLANNERY, T. F. Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. **Trends in Ecology and Evolution 20**, 395–401. 2005.

CHEN, Z.; WANG, W.; FU, J. Vegetation response to precipitation anomalies under different climatic and biogeographical conditions in China. **Scientific Reports** **10**, 1-16, 2020.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P.; SOIBELZON L. Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia"** **5**, 1-19. 2003.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P.; SOIBELZON, L. **Did humans cause the Late Pleistocene-Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas?** In Haynes G (ed.). American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene. Reno: Springer Science. p. 125-144. 2009.

COLINVAUX, P. A.; OLIVEIRA, P. E.; BUSH, M. B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial timescales: the failure of the aridity and refuge hypothesis. **Quaternary Science Reviews** **19**, 141-169. 2000.

DALAPICOLLA, J. **Tutorial de modelos de distribuição de espécies: guia prático usando o MaxEnt e o ArcGIS 10**. Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória. 2016.

DAMUTH, J. Population-density and body size in mammals. **Nature** **290**, 699-700. 1981.

DANTAS, M. A. T. *et al.* Paleobiogeography of meso-mammals from South America and the potential historically stable intertropical areas during the Late Quaternary. **PaleoDest, Paleontologia em Destaque** **37**, 111. 2022.

ELITH, J.; PHILIPS, S. J.; HASTIE, T.; DUDIK, M. CHEE, Y. E.; YATES, C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Biodiversity Research** **17**, 43-57. 2011.

ELITH, J.; LEATHWICK, J. R. Species Distribution Models: ecological explanation and prediction across space and time. **The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **40**, 677-697. 2009.

FRAY, C.; EWING, M. Pleistocene sedimentation and fauna of the Argentine shelf. I. Wisconsin sea level as indicated in Argentine Continental shelf sediments. **Proceeding, Academy Natural Science Philadelphia** **115**, 113-126. 1963.

IBGE, 2019. Biomas e sistema costeiro-marinho do Brasil: compatível com a escala 1:250 000 / **Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais**. - Rio de Janeiro: IBGE. 168 p. (Relatórios metodológicos e vetores; v. 45).

FERRAZ, K.; SIQUEIRA, M. F.; ALEXANDRINO, E.; LUZ; D. T. A.; COUTO, H. T. Z. Environmental suitability of a highly fragmented and heterogeneous landscape for forest bird species in south-eastern Brazil. **Environmental Conservation** **39**, 316-324. 2012.

FIRESTONE, R. B. *et al.* Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the Megafauna extinctions and the Younger Dryas cooling. **PNAS** **104**, 16016–16021. 2007.

GRAHAM, R. W.; LUNDELIUS, E. L. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinction. In Martin PS & Klein RG (eds.). Quaternary extinction: a prehistoric revolution. **Tucson: University of Arizona Press**. p. 211-222. 1984

GRAYSON, D. K. Nineteenth-century explanations of Pleistocene extinctions: A review and analysis. In Martin PS & Klein RG (eds.). Quaternary extinctions: A prehistoric revolution. **Tucson: University of Arizona Press**. p. 5-39. 1984.

GRAYSON, D. Deciphering North American Pleistocene extinctions. **Journal of Anthropological Research** **63**, 185-213. 2007.

IRIONDO, M. H.; GARCIA, N. O. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology** **101**, 209–220. 1993.

JOHNSON, C.N. Determinants of loss of mammal species during the Late Quaternary ‘megafauna’ extinctions: life history and ecology, but not body size. **Proceedings of the Royal Society** **269**, 2221-27. 2002.

JORGE, M. L. S. P.; GALETTI, M.; RIBEIRO, M. C.; FERRAZ, K. M. P. M. B. Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in hotspot. **Biological Conservation** **163**, 49-57. 2013.

LIMA-RIBEIRO, S. M.; DINIZ-FILHO, F. A. J. Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: uma abordagem promissora em Paleoecologia. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2012.

LIMA-RIBEIRO, M. S.; DINIZ-FILHO, J.A.F. **Modelos Ecológicos e a Extinção da Megafauna: Clima e Homem na América do Sul**. Editora Cubo, São Carlos, São Paulo, Brasil. 155 pp. 2013.

LIMA-RIBEIRO, M. S.; NOGUÉS-BRAVO, D.; TERRIBILE, L. C.; BATRA, P.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Climate and humans set the place and time of Proboscidean extinction in late Quaternary of South America. **Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology** **392**, 546–556. 2013.

LINO, A.; FONSECA, C.; ROJAS, D.; FISCHER, E.; PEREIRA, M.J.R. A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals. **Mammalian Biology** **94**, 69–76. 2019.

LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of Biogeography** **40**, 778-7789. 2013.

MARTIN, P. S; WRIGHT H. E. **Prehistoric overkill**. Pleistocene extinctions, pp. 75–120. New Haven, CT: Yale University Press. 1967.

MAYLE, F.E.; POWER, M.J. Impact of a drier early-mid Holocene climate upon Amazonian forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** **363**, 1829–1838. 2008.

NASCIMENTO, N. F. F.; AGNE, C. E. Q.; BATALHA-FILHO, H.; ARAUJO, H. F. P. Population history of the Blue-backed Manakin (*Chiroxiphia Pareola*) supports Plio-Pleistocene diversification in the Amazon and shows a recent connection with the Atlantic Forest. **Journal of Ornithology** **162**, 549-563. 2021.

NOGUÉS-BRAVO, D. Predicting the past distribution of species climatic niches. **Global Ecology and Biogeography** **18**, 521-531. 2009.

NOTARO, M. *et al.* Complex seasonal cycle of ecohydrology in the Southwest United States. **Journal of Geophysical Research Atmospheres** **115**, 1-20. 2010.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; WAGNER, H. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.5-5. 2019.

OLIVEIRA, K. *et al.* Fantastic beasts and what they ate: Revealing feeding habits and ecological niche of late Quaternary Macraucheniidae from South America. **Quaternary Science Reviews**, Volume 231, 2020.

OLIVEIRA, M. A. *et al.* Quaternary mammals from central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments. **Revista Brasileira de Paleontologia**. 20(1):31-44, janeiro/abril 2017.

OLSON, D.M. *et al.* Terrestrial Ecoregions of the World: a new map of life on Earth: a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience** **51**, 933-938. 2001.

OMENA, C. E. *et al.* Late Pleistocene meso-megaherbivores from Brazilian Intertropical Region: isotopic diet ($\delta^{13}\text{C}$), niche differentiation, guilds and paleoenvironmental reconstruction ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$). **International Journal of Paleobiology**, p. 2299-2304. 2020.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling** **190**, 231-259. 2006.

PRATES, L.; PEREZ, I. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. **Nature Communications** **12**, 1-11. 2021.

PRIETO, A.R. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. **Quaternary Research** **45**, 73-88. 1994.

PURVIS A. *et al.* Predicting extinction risk in declining species. **Proceedings of the Royal Society B** **267**, 1947-1952. 2000.

QUATTROCCHIO, M. E.; DESCHAMPS, C.; ZABALA, C.; BORROMEI, A. M.; GRILL, S.; GUERSTEIN, R. **Cuaternario del sur de la Provincia del Buenos Aires, Estartigrafia e inferencias paleoambientales.** In “El Holoceno em la Argentina” (m. Iriondo, Ed.), pp.22-34. 1993.

RABASSA, J.; CORONATO, A. M.; SALEMNE, M. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). **Journal of South American Earth Sciences** **20**, 81-103. 2005.

RAY, N.; ADAMS, J.M. A GIS-based vegetation map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). **Internet Archaeology** **11**. 2001.

RINCÓN, D. A.; WHITE, S. R.; MCDONALD, G. Late Pleistocene cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte Tar Pits, Sierra de Perijá, western Venezuela. **Journal of Vertebrate Paleontology**. 2008.

ROTHSCHILD, B. M.; LAUB, R. Hyperdisease in the late Pleistocene: validation of an early 20th century hypothesis. **Naturwissenschaften** **93**, 557–564. 2006.

SCILLATO-YANÉ, J. G. *et al.* Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. **Journal of South American Earth Sciences**, Volume 20, Issues 1–2, Pages 131-138. October 2005.

TOMASSINI, R. L.; MONTALVO, C. L.; GARRONE, M. C. *et al.* Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. **Sci Rep** **10**, 10955. 2020.

TONNI, E.P.; FIDALGO, F. Consideraciones sobre los câmbios climáticos durante el pleistoceno tardio-reciente em la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. **Ameghiniana** **15**, 235-253. 1978.

VALE, C.G.; TARROSO, P.; BRITO, J.C. Predicting species distribution at range margins: testing the effects of study area extent, resolution, and threshold selection in the Shara-Sahel transition zone. **Diversity and Distributions** **20**, 20-33. 2014.

VARELA, S.; LOBO, J. M.; HORTAL, J. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors, and concepts. **Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology** **310**, 451-463. 2011.

XAVIER, T. C. M.; DANTAS, T. A. M.; SILVA-SANTANA, C. C. Megafauna pleistocênica da microrregião de Senhor do Bonfim, Bahia. **Estudos Geológicos**, p19-31. 2018.

ZURITA, E. A. *et al.* The Pleistocene Glyptodontidae gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 15(3):273-280, setembro/dezembro 2012.

APÊNDICE A – ESPÉCIES DA MEGAFUNA ESTRITAS A VEGETAÇÃO ABERTA

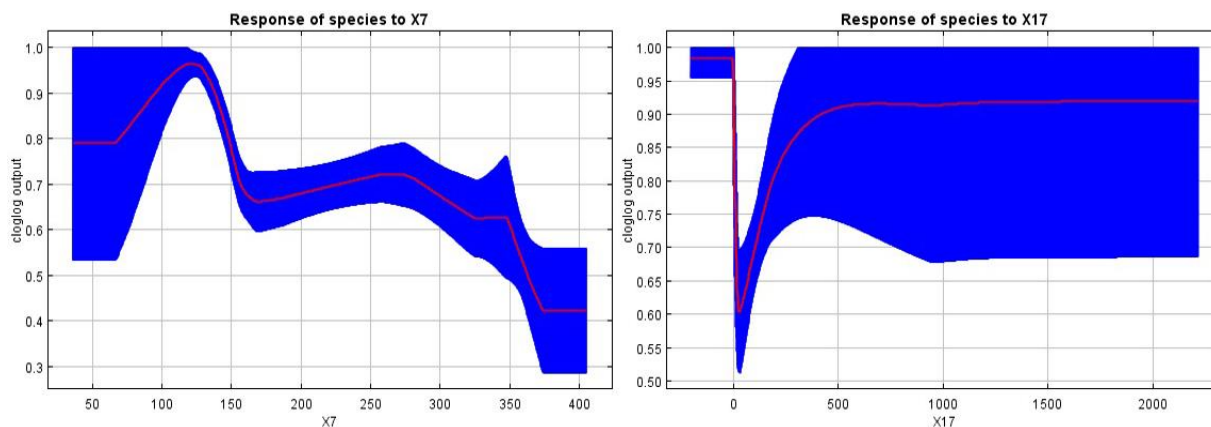
Order	Family	Species	Habitat	Food sources	Feeding Habitat	References
Perissodactyla	Equidae	<i>Equus (amerhippus) neogeus</i>	Open savanna	C4	Grazer	https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1789977 https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/952/1715
Pilosa	Mylodontidae	<i>Glossotherium sp.</i>	Arboreal savanna	C3/C4	Mixed-feeder	https://doi.org/10.22456/1807-9806.23836
Cingulata	Chlamyphoridae	<i>Glyptotherium sp.</i>	Arboreal savanna	C3/C4	Mixed-feeder	https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1789977 https://doi.org/10.4072/rbp.2012.3.04
Cingulata	Chlamyphoridae	<i>Glyptodon clavipes</i>	Open savanna	C3/C4	Grazer	https://doi.org/10.4072/rbp.2012.3.04 https://doi.org/10.4072/rbp.2017.1.03
Pilosa	Mylodontidae	<i>Lestodon armatus</i>	Open savanna	C3/C4	Grazer	https://doi.org/10.1038/s41598-020-67863-0 https://doi.org/10.1002/jmor.10399
Cingulata	Pampatheriidae	<i>Pampatherium humboldtii</i>	Open savanna	C3/C4	Grazer	https://doi.org/10.1016/j.jsames.2005.06.012
Cingulata	Chlamyphoridae	<i>Panochthus sp.</i>	Open savanna	C3/C4	Grazer	https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1789977 https://doi.org/10.18190/1980-8208/estudiosgeologicos.v28n2p19-31
Litopterna	Macraucheniiidae	<i>Xenorhinotherium bahiense</i>	Arboreal savanna	C3/C4	Browser	https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1789977 https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106178

APÊNDICE B – TABELA DE CORRELAÇÃO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

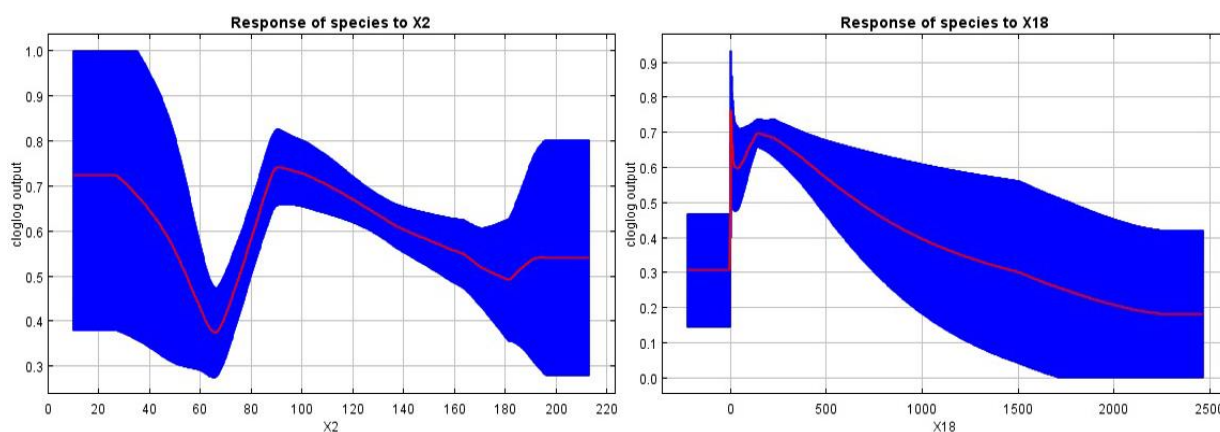
	BIO1	BIO10	BIO11	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15	BIO16	BIO17	BIO18	BIO19	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO6	BIO7	BIO8	BIO9
BIO1	1,000	0,954	0,978	0,496	0,464	0,147	0,166	0,486	0,201	0,342	0,411	-0,201	0,647	-0,610	0,874	0,958	-0,511	0,922	0,935
BIO10	0,954	1,000	0,872	0,367	0,357	0,086	0,078	0,369	0,128	0,232	0,307	-0,067	0,427	-0,346	0,965	0,850	-0,265	0,910	0,868
BIO11	0,978	0,872	1,000	0,560	0,514	0,180	0,217	0,541	0,239	0,394	0,465	-0,290	0,761	-0,762	0,766	0,985	-0,656	0,883	0,931
BIO12	0,496	0,367	0,560	1,000	0,906	0,641	-0,028	0,931	0,703	0,674	0,844	-0,482	0,483	-0,586	0,241	0,600	-0,623	0,398	0,515
BIO13	0,464	0,357	0,514	0,906	1,000	0,376	0,205	0,984	0,435	0,443	0,777	-0,349	0,455	-0,511	0,271	0,543	-0,511	0,370	0,487
BIO14	0,147	0,086	0,180	0,641	0,376	1,000	-0,464	0,394	0,969	0,655	0,473	-0,487	0,131	-0,233	-0,052	0,247	-0,407	0,127	0,148
BIO15	0,166	0,078	0,217	-0,028	0,205	-0,464	1,000	0,191	-0,458	-0,218	0,017	0,198	0,363	-0,313	0,107	0,159	-0,123	0,151	0,152
BIO16	0,486	0,369	0,541	0,931	0,984	0,394	0,191	1,000	0,448	0,479	0,784	-0,375	0,477	-0,548	0,277	0,571	-0,546	0,388	0,508
BIO17	0,201	0,128	0,239	0,703	0,435	0,969	-0,458	0,448	1,000	0,717	0,533	-0,507	0,192	-0,289	-0,019	0,303	-0,455	0,169	0,203
BIO18	0,342	0,232	0,394	0,674	0,443	0,655	-0,218	0,479	0,717	1,000	0,446	-0,326	0,352	-0,447	0,110	0,394	-0,456	0,335	0,281
BIO19	0,411	0,307	0,465	0,844	0,777	0,473	0,017	0,784	0,533	0,446	1,000	-0,429	0,381	-0,485	0,217	0,513	-0,522	0,280	0,472
BIO2	-0,201	-0,067	-0,290	-0,482	-0,349	-0,487	0,198	-0,375	-0,507	-0,326	-0,429	1,000	-0,182	0,469	0,167	-0,430	0,783	-0,116	-0,260
BIO3	0,647	0,427	0,761	0,483	0,455	0,131	0,363	0,477	0,192	0,352	0,381	-0,182	1,000	-0,892	0,326	0,733	-0,731	0,524	0,666
BIO4	-0,610	-0,346	-0,762	-0,586	-0,511	-0,233	-0,313	-0,548	-0,289	-0,447	-0,485	0,469	-0,892	1,000	-0,189	-0,762	0,907	-0,488	-0,634
BIO5	0,874	0,965	0,766	0,241	0,271	-0,052	0,107	0,277	-0,019	0,110	0,217	0,167	0,326	-0,189	1,000	0,719	-0,041	0,845	0,784
BIO6	0,958	0,850	0,985	0,600	0,543	0,247	0,159	0,571	0,303	0,394	0,513	-0,430	0,733	-0,762	0,719	1,000	-0,724	0,850	0,930
BIO7	-0,511	-0,265	-0,656	-0,623	-0,511	-0,407	-0,123	-0,546	-0,455	-0,456	-0,522	0,783	-0,731	0,907	-0,041	-0,724	1,000	-0,384	-0,558
BIO8	0,922	0,910	0,883	0,398	0,370	0,127	0,151	0,388	0,169	0,335	0,280	-0,116	0,524	-0,488	0,845	0,850	-0,384	1,000	0,767
BIO9	0,935	0,868	0,931	0,515	0,487	0,148	0,152	0,508	0,203	0,281	0,472	-0,260	0,666	-0,634	0,784	0,930	-0,558	0,767	1,000

APÊNDICE C – CURVAS DE RESPOSTA DAS ESPÉCIES AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

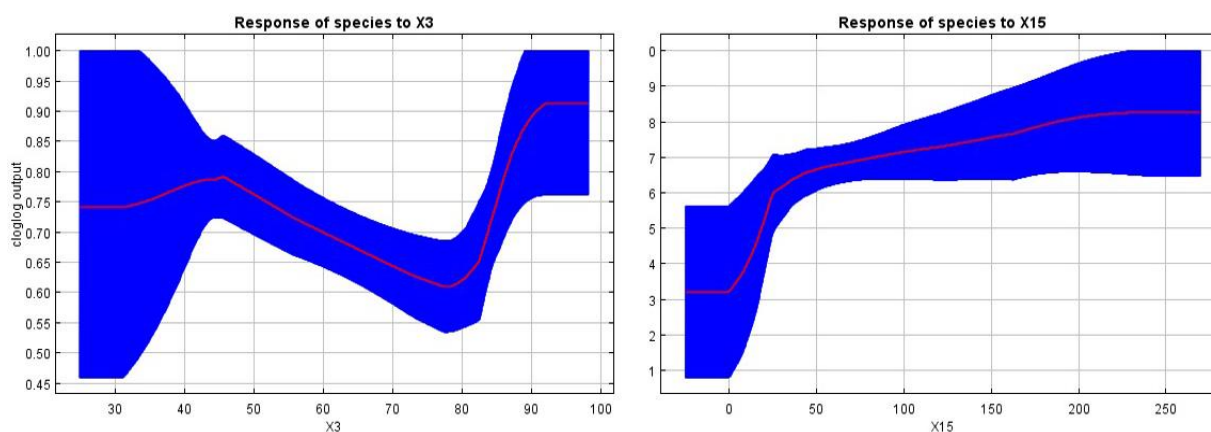
Probabilidade de ocorrência das espécies de acordo com as variáveis ambientais e suas devidas influências para o modelo.



Faixa anual de temperatura (BIO7) – Precipitação do trimestre mais seco (BIO17)



Intervalo diurno médio (BIO2) – Precipitação do trimestre mais quente (BIO18)



Isotermalidade (BIO3) – Sazonalidade da precipitação (BIO15)

AGRADECIMENTOS

À professora Célia Cristina Clemente Machado, não só por ter aceitado embarcar neste trabalho juntamente a mim, mas também por todo seu companheirismo, orientação e dedicação.

Ao professor Mario Dantas, da Universidade Federal da Bahia, pelas leituras sugeridas e compartilhamento de dados que foram extremamente necessários ao longo dessa orientação. Assim como também por sua disponibilidade.

À todas minhas professoras e professores da graduação, que sempre me incentivaram e me levaram a enxergar a Ciência com outros olhos.

Às minhas mães, Vânia e Ronylda, por toda energia e tempo dedicados para que eu pudesse me formar.

À minha irmã, Emillyanne, por todas as palavras de apoio durante todo o meu processo de graduação, e por sempre acreditar em meu potencial.

Aos meus amigos e colegas de graduação, por todo companheirismo durante estes anos.

E, em especial, aos meus amigos Felipe, Bárbara, Pablo e Mariana, que sempre estiveram presente em minhas conquistas acadêmicas, me apoiando e comemorando cada uma de minhas vitórias.