



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

LUCIANO JORGE SEREJO DOS ANJOS

MUDANÇAS CLIMÁTICAS E A RESILIÊNCIA DA FLORESTA AMAZÔNICA  
AO LONGO DO TEMPO E ESPAÇO

BELÉM-PA

2017

LUCIANO JORGE SEREJO DOS ANJOS

MUDANÇAS CLIMÁTICAS E A RESILIÊNCIA DA FLORESTA AMAZÔNICA  
AO LONGO DO TEMPO E ESPAÇO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Pará em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia

Orientador: Peter Mann de Toledo

Coorientador: Marcelo Cancela Lisboa Cohen

BELÉM-PA

2017

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Biblioteca do Instituto de Geociências/SIBI/UFPA

---

Anjos, Luciano Jorge Serejo dos, 1984-

Mudanças climáticas e a resiliência da floresta amazônica ao longo do tempo e espaço / Luciano Jorge Serejo dos Anjos. – 2017.

144 f. : il. ; 30 cm

Inclui bibliografias

Orientador: Peter Mann de Toledo

Coorientador: Marcelo Cancela Lisboa Cohen

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Pará, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Belém, 2017.

1. Mudanças climáticas - Amazônia. 2. Biodiversidade - Conservação. 3. Resiliência (Ecologia). I. Título.

CDD 22. ed.: 577.2209811

---

Elaborado por  
Hélio Braga Martins  
CRB-2/698

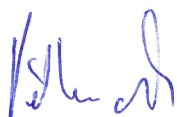
**LUCIANO JORGE SEREJO DOS ANJOS**

**MUDANÇAS CLIMÁTICAS E A FLORESTA AMAZÔNICA AO LONGO DO  
TEMPO E ESPAÇO**

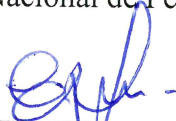
Tese apresentada para obtenção do grau de Doutorado pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará em convênio com o Museu Paraense Emílio Goeldi e EMBRAPA – Amazônia Oriental. Área de concentração em Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Data de aprovação: 01 / 12 / 2017

Banca Examinadora:



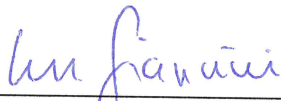
Peter Mann de Toledo - Orientador  
Doutor em Geologia  
Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais



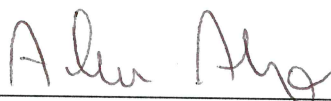
Everaldo Barreiros de Souza - Membro  
Doutor em Meteorologia  
Universidade Federal do Pará



Edson José Paulino da Rocha - Membro  
Doutor em Meteorologia  
Universidade Federal do Pará



Tereza Cristina Giannini - Membro  
Doutora em Ecologia  
Instituto Tecnológico Vale



Alexandre Luis Padovan Aleixo - Membro  
Doutor em Zoologia  
Museu Paraense Emilio Goeldi

## **AGRADECIMENTOS**

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer a minha esposa amada Andreza (Drê) e meus filhos Paulo Henrique (meu Goku), Lucas (meu Djedje-Merequechê) e Gabi (minha Miudinha). Vocês foram minha fortaleza durante o doutorado. Muito obrigado pela compreensão nessa difícil etapa profissional. Tenho certeza que esse sacrifício ainda irá nos proporcionar coisas boas nessa vida.

### **♥ Amo vocês demais ♥**

Essa tese deve ter um sabor especial para os meus pais, Geraldo e Rosete. Nordestinos, pobres, vieram para a cidade e tiveram poucas chances para estudar. Porém, hoje tem a oportunidade de verem um filho, criado e educado com muito amor, suor e sacrifício, concluir um doutorado. Amo vocês!!! Me dirijo também, em especial, à minha irmã Renata, mãe-solo – da minha amada sobrinha Yasmin – porém, mulher guerreira e que também busca a realização de um sonho pela educação. Mana, é possível!!!

Agradeço em especial ao meu orientador, Peter Mann de Toledo, que aceitou me orientar mesmo sem me conhecer, após uma rápida conversa ao telefone. O Peter é um excelente orientador, sobretudo, porque ele nos desafia intelectualmente. A teoria da estabilidade ecológica, a qual me apresentou, foi o ‘tipping point’ desta tese e promoveu uma transformação radical da minha visão sobre a natureza. Acredito que esse deve ser o papel do orientador. Tenho muito a agradecer também ao meu coorientador, Marcelo Cohen, que com suas valiosas contribuições enriqueceu este trabalho. Agradeço também à prof<sup>a</sup>. Ima que, além de ser uma grande cientista, é uma pessoa incrível, generosa e muito prestativa. Muito obrigado a todos!

Agradeço também, imensamente, a toda equipe do PPGCA, em especial à Elisane (minha amiga!), ao prof. Edson Rocha e a prof<sup>a</sup>. Aline Meiguins de Lima pelo apoio para o desenvolvimento deste projeto. Agradeço em especial ao suporte financeiro oferecido pela CAPES através da bolsa de doutorado. Sou grato também à PROPESP-UFPA, que possibilitou minha participação no Workshop de Modelagem de Mormoops no Museu Nacional do Rio de Janeiro. Ao longo dessa jornada fiz vários amigos: Nelson, Rose, Josiane, Saúl, Martinho, Andrés, Ronaldo, Rodrigo, Lana, Joyse, Amanda, Priscila, Manu, Douglas, Giordani, Altieri, Daniele; além de alguns que reencontrei: Sauri, Zoneibe, Neuza e Denis. Valeu rapaziada!

## RESUMO

O clima está mudando de forma acelerada e ainda não sabemos, ao certo, quais serão as consequências e a magnitude das mudanças sobre o ecossistema terrestre com maior biodiversidade do planeta, a floresta amazônica. Na busca para contornar tal limitação, aqui nós concebemos e executamos uma estrutura metodológica inovadora, com a robustez teórica necessária, capaz de (1) mensurar e mapear resiliência ecossistêmica em largas escalas; (2) avaliar a vulnerabilidade intrínseca dos ecossistemas às mudanças climáticas; (3) prever eventos catastróficos de transição entre a floresta amazônica e savanas; e (4) analisar os efeitos de mudanças climáticas do passado de forma quantitativa e qualitativa sobre os ecossistemas da bacia amazônica. Nossos resultados mostram que a floresta é intrinsecamente mais vulnerável a mudanças do clima em um futuro próximo do que outros ecossistemas terrestres. Além disso, há uma grande chance de as mudanças climáticas em curso dispararem repentinamente eventos catastróficos de transição a outros estados estáveis com menor densidade de cobertura vegetal. Nossos achados indicam que tais regimes de transição foram frequentes em função das oscilações climáticas do passado ao longo dos últimos 22 mil anos. Estes eventos paleobiogeográficos certamente contribuíram para estruturação ecológica e evolutiva da biota amazônica como a conhecemos hoje. No entanto, a forçante antropogênica dos dias atuais, caracterizada por transformações de grande magnitude e à elevadas taxas, tem um peso desproporcional na balança histórica e podem conduzir, em um futuro próximo, a um evento de extinção maciça da biodiversidade amazônica.

Palavras-chave: Mudanças climáticas. Biodiversidade. Resiliência. Conservação. Amazônia.

## **ABSTRACT**

The climate is changing fast, and we still do not know for sure what the consequences will be and the magnitude of the changes in the Earth's most biodiverse terrestrial ecosystem, the Amazon rainforest. To overcome such a scientific limitation, here we conceive and execute a four-fold innovative methodological structure, with the necessary interdisciplinary theoretical robustness. Such methods are capable of (1) measuring, and mapping ecosystem resilience at large scales; (2) assess the intrinsic vulnerability of ecosystems to climate change; (3) predict catastrophic transition events between the Amazon rainforest and savannas; and (4) to analyze the effects of past climate change in a quantitative and qualitative way on the ecosystems of the Amazon Basin. Our results show that forest is intrinsically more vulnerable to climate change in the near future than other terrestrial ecosystems. Also, there is highly probable chance that ongoing climate changes will suddenly trigger catastrophic transitional events to other stable states with lower plant cover density. Our findings indicate that such transitional regimes were frequent due to the climatic oscillations of the past over the last 22,000 years. Indeed, these paleobiogeographic events contributed to the ecological and evolutionary structuring of the Amazonian biota as we know it today. However, today's anthropogenic forcing, characterized by large-scale and high rates of transformations, has a disproportionate weight in the historical balance and may lead, in the near future, to an event of massive extinction of Amazonian biodiversity.

**Keywords:** Climate change. Biodiversity. Resilience. Conservation. Amazon.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.1- Estrutura que sintetiza o arcabouço metodológico utilizado na tese ..... 22
- Figura 2.1- Resiliência ecossistêmica baseada no nicho climático projetada sob o espaço geográfico. A Campos abertos; B Savanas; C Floresta. Altos valores (~1000) indicam uma alta capacidade de recuperação após um distúrbio, enquanto que baixos valores (~zero) significam uma recuperação mais lenta após um distúrbio. .... 33
- Figura 2.2- Modelo da resposta dos ecossistemas baseados na predição das frequências relativas (%) em função do gradiente de estresse climático. Os parâmetros do modelo exponencial indicam que há diferenças em termos de resistência ao estresse climático entre os estados estáveis. Grassland n=598; Savana n=889; Floresta n=891. .... 34
- Figura 2.3- Relação entre os eixos de variação climática e resiliência ecossistêmica. (A) Gradiente bidimensional de disponibilidade de umidade e (B) gradiente de disponibilidade energética. Se os ecossistemas forem expostos as condições climáticas não-análogas (retângulo cinza) é possível avaliar quais seriam os impactos e se estes teriam chances de se adaptar a novidade climática. Observações de floresta: n=14,466 amostras (38,30%); savana: n=19,923 amostras (52,75%); campos abertos: n=3,374 amostras (8,93%)..... 35
- Figura 3.1- Gradiente de resiliência ecossistêmica e a detecção do ponto de Maxwell. Resiliência climática estimada para floresta (A) e para savana (B). Em (C), a amplitude de resiliência entre os gradientes de floresta e savana. Os retângulos em (C) sob os menores valores indicam a fronteira entre os dois ecossistemas, onde prevalece um padrão de biestabilidade e baixa histerese.....57
- Figura 3.2- Limiares críticos de resiliência e a zona ecotonal biestável. Sob altos valores de resiliência ( $\geq 704$ ) ocorre a dominância de florestas (bolas verdes), enquanto que em baixos valores ( $\leq 448$ ) savanas se sobressaem (bolas roxas). Sob uma zona intermediária do gradiente de resiliência (polígono verde-musgo), há o equilíbrio das proporções observadas de floresta e savana, indicando uma zona de biestabilidade. Essa zona de transição deve ter um papel-chave na mediação de eventos de mudanças de estado estável entre floresta e savana..... 58



- Figura 3.3- Medindo a propensão a regimes de transição catastróficos sob o espaço climático bidimensional. Em (A) sobre o eixo X está o gradiente de temperatura média anual (AAT) e sobre o eixo Y a precipitação acumulada anual (ACP). Em (B) sobre o eixo X está a amplitude anual de temperatura (ART) e sobre o eixo Y está o coeficiente de sazonalidade da precipitação (PSC). Para ajustar os modelos lineares foram utilizadas n=1805 observações. .... 59
- Figura 4.1- Localização geográfica dos proxies paleoecológicos usados para validação das predições dos modelos. Os pontos pretos representam dados de pólenes fósseis; os pontos vermelhos são dados de isótopos estáveis de carbono; o elefante indica dados de fósseis da megafauna extinta. .... 81
- Figura 4.2- Variação temporal do clima desde o LGM na bacia amazônica. A Temperatura média anual; B Precipitação acumulada anual; C Amplitude de temperatura anual; D Coeficiente de sazonalidade da precipitação. A curva azul representa a variação climática a partir de um ajuste de um modelo aditivo generalizado (GAM) aos dados. As faixas cinzas verticais indicam os eventos paleoclimáticos mais importantes desde o LGM. .... 83
- Figura 4.3- Padrão espacial da amplitude (max–min) dos preditores climáticos para a bacia amazônica. A Precipitação acumulada anual; B Coeficiente de sazonalidade da precipitação; C Temperatura média anual; D Amplitude de temperatura anual. A amplitude foi calculada utilizando 23 fatias temporais, desde o LGM ao presente com intervalos de 1000 anos..... 84
- Figura 4.4- Resiliência florestal atual estimada com base em modelos do nicho climático do estado estável de floresta. O gradiente de cores indica alta (~1000) ou baixa (~0) resiliência ao longo da bacia amazônica..... 86
- Figura 4.5- Média aritmética (A) e desvio padrão (B) da resiliência florestal ao longo de 22 Ka. Cálculo realizado pixel-a-pixel sobre a distribuição projetada de 23 slices temporais. A resiliência ecossistêmica foi estimada através de modelos baseados no nicho climático do ecossistema de floresta..... 87

Figura 4.6- Dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas na bacia amazônica. Média aritmética dos valores de resiliência intra-período: LGM (22-19 ka); OD (19-15 ka); BA (15-13 ka); YD (13-11 ka); EH (11-8 ka); MH (8-4 ka); LH (4-1 ka). .... 88

Figura 4.7- Variação ao longo do tempo da área ocupada por florestas e savanas sobre a bacia amazônica. Pontos verdes são os dados simulados para floresta e os azuis para savana. O coeficiente da correlação de Pearson foi  $R=-0.90$  entre as duas variáveis, com alta significância estatística. As faixas cinzas verticais indicam os eventos paleoclimáticos mais relevantes em 22 Ka. .... 89

Figura 4.8- Correlação de Pearson entre as variáveis climáticas utilizadas na construção dos modelos e o tamanho da área ocupada por floresta tropical densa na bacia Amazônica ( $n=23$ ). A faixa cinza representa o Intervalo de confiança de 95%. Contribuição relativa de cada preditor e sua influência sobre o tamanho da área predita de floresta na bacia amazônica. .... 90

Figura 4.9- Validação das predições do modelo contra um conjunto multi-proxie de evidências paleoambientais independentes. Em A estão os dados palinológicos; em B estão os dados de isótopos de  $\delta^{13}C$ ; e em C estão os fósseis da Megafauna sobre a bacia amazônica. No eixo X, nós temos a escala temporal utilizada e no eixo Y a resiliência florestal predita através do modelo de nicho climático. As faixas horizontais indicam os limites entre os diferentes ecossistemas, inferidas a partir de um regime de transição entre estados estáveis. As faixas cinzas na vertical indicam os eventos climáticos mais relevantes que ocorreram desde o LGM. .... 92

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	13
<b>1.1 Contextualização</b> .....	13
<b>1.2 Arcabouço teórico da tese</b> .....	17
1.2.1 Teoria da estabilidade ecológica e transições críticas.....	17
1.2.2 Teoria do nicho ecológico e distribuição geográfica .....	18
<b>1.3 Arcabouço metodológico da tese</b> .....	20
<b>CAPÍTULO 2 MAPEANDO RESILIÊNCIA E AVALIANDO A VULNERABILIDADE DE ECOSISTEMAS TERRESTRES ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA AMÉRICA DO SUL</b> .....	24
<b>2.1 Introdução</b> .....	26
<b>2.2 Material e métodos</b> .....	28
2.2.1 Dados de cobertura vegetal e determinação dos estados estáveis .....	28
2.2.2 Dados de presença-ausência para modelagem de nicho ecológico .....	28
2.2.3 Variáveis climáticas e seleção dos preditores bioclimáticos .....	29
2.2.4 Modelando o nicho climático dos estados estáveis .....	30
2.2.5 Mapeando a resiliência ecossistêmica .....	31
2.2.6 Sensibilidade dos ecossistemas terrestres ao estresse climático.....	31
2.2.7 Exposição a climas não-análogos e capacidade adaptativa dos ecossistemas.....	32
<b>2.3 Resultados</b> .....	32
2.3.1 Mapeando a resiliência dos ecossistemas .....	32
2.3.2 Sensibilidade dos ecossistemas terrestres ao gradiente de estresse climático .....	33
2.3.3 Propensão para exposição a condições climáticas desfavoráveis.....	34
2.3.4 Capacidade adaptativa dos ecossistemas terrestres .....	36
<b>2.4 Discussão</b> .....	37
<b>CAPÍTULO 3 MUDANÇAS CLIMÁTICAS PODEM PROMOVER EVENTOS CATASTRÓFICOS SOBRE A FLORESTA AMAZÔNICA</b> .....	50

<b>3.1 Introdução</b> .....	52
<b>3.2 Material e métodos</b> .....	53
3.2.1 Modelando o nicho climático multidimensional de floresta e savana.....	53
3.2.2 Limite espacial de resiliência para floresta e savana .....	54
3.2.3 Prevendo os limiares de resiliência em regimes de transição.....	55
3.2.4 Calculando a tendência a um regime de transição e seus limiares climáticos associados .....	55
<b>3.3 Resultados</b> .....	56
<b>3.4 Discussão</b> .....	59
<b>CAPÍTULO 4 DINÂMICA ESPAÇO-TEMPORAL DOS ECOSISTEMAS SOBRE A BACIA AMAZÔNICA DESDE O ÚLTIMO GLACIAL MÁXIMO</b> .....	68
<b>4.1 Introdução</b> .....	70
<b>4.2 Material e métodos</b> .....	71
4.2.1 Reconstrução paleoclimática da bacia amazônica baseada em Modelos de Circulação Geral .....	71
4.2.2 TraCE21k.....	72
4.2.3 Baseline climático atual: precipitação e temperatura .....	72
4.2.4 Base de dados multi-temporal baseado no TraCE21k.....	73
4.2.5 Desviesamento do dado climático simulado .....	74
4.2.6 Downscaling para a resolução espacial padrão de 6 km .....	74
4.2.7 Reprojeção sobre o baseline climático atual.....	75
4.2.8 Preditores climáticos selecionados para a modelagem de nicho ecológico.....	75
4.2.9 Variação espaço-temporal do paleoclima na Amazônia .....	76
4.2.10 Determinando estados estáveis dos ecossistemas terrestres .....	76
4.2.11 Modelando o nicho climático de floresta e savana.....	77
4.2.12 Projetando os modelos de nicho sobre o espaço geográfico e através do tempo .....	78
4.2.13 Estimando resiliência ecossistêmica baseado em modelos de nicho ecológico .....	78
4.2.14 Medindo a estabilidade ecossistêmica ao longo dos últimos 22 Ka.....	78

4.2.15 Limiares de transição entre os ecossistemas.....	79
4.2.16 Simulando a dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas sobre a bacia amazônica....	79
4.2.17 Influência do clima sobre a área ocupada por florestas nos últimos 22 Ka.....	80
4.2.18 Validação das previsões dos modelos.....	80
<b>4.3 Resultados</b> .....	<b>82</b>
4.3.1 Reconstrução paleoclimática para a bacia amazônica .....	82
4.3.2 Importância dos preditores e validação dos modelos de nicho ecológico .....	84
4.3.3 Resiliência atual da floresta sobre o mapa.....	85
4.3.4 Mapeando a estabilidade da floresta ao longo de 22 Ka. ....	86
4.3.5 Influência da oscilação climática sobre os ecossistemas na bacia amazônica considerando diferentes eventos desde o LGM.....	87
4.3.6 Simulação da dinâmica dos ecossistemas ao longo de 22 Ka. ....	88
4.3.7 Efeitos do clima sobre a área de floresta nos últimos 22 Ka.....	89
4.3.8 Validação das previsões do modelo.....	90
<b>4.4 Discussão</b> .....	<b>92</b>
<b>CAPÍTULO 5 SÍNTESE E CONCLUSÕES</b> .....	<b>102</b>
<b>5.1 Síntese</b> .....	<b>102</b>
<b>5.2 Conclusões</b> .....	<b>102</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>112</b>
ANEXO A - SIMULAÇÃO DA DINÂMICA DE DISTRIBUIÇÃO DE <i>HARPIA HARPYJA</i> DESDE O ÚLTIMO GLACIAL MÁXIMO.....	113
ANEXO B - PALEODISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO <i>ALNUS</i> NA AMÉRICA DO SUL ....	115
ANEXO C - PALEODISTRIBUIÇÃO DE <i>MORMOOPS MEGALOPHYLLA</i> NA REGIÃO NEOTROPICAL .....	117
ANEXO D - PALEODISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE VEGETAL DE MANGUES DA COSTA ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL.....	119
ANEXO E - O ANTROPOCENO E OS DESAFIOS PARA A CONSTRUÇÃO DE ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO NA AMAZÔNIA .....	122

## CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1 Contextualização

A biodiversidade abrange um arranjo complexo, multifacetado e estruturado de seres vivos em diferentes escalas no tempo (SCHOLL; WIENS, 2016) e espaço (MITTELBACH et al., 2007). De acordo com GASTON e SPICER (2004), biodiversidade significa ‘a variedade de vida’, e coletivamente se refere a variação em todos os níveis de organização biológica. Mais especificamente, nós podemos mencionar a diversidade genética (populações, indivíduos, cromossomos, genes, nucleotídeos) (MIRALDO et al., 2016); a diversidade taxonômica (reinos, filos, classes, famílias, gêneros, espécies, subespécies) (HEYWOOD; BASTE, 1995); e a diversidade ecológica (domínios biogeográficos, biomas, províncias, ecorregiões, habitats e ecossistemas) (OLSON et al., 2001). Porém, apesar de todos os esforços, sua compreensão ainda hoje é deficitária (HORTAL et al., 2014).

É amplamente reconhecido que o ambiente físico compõe o ‘background’ ecológico e evolutivo para toda a gama de biodiversidade existente ou já extinta. Cada fator ambiental pode ter influência sobre incontáveis processos ecológicos (metabolismo, reprodução, comportamento) e evolutivos (adaptação, especiação e extinção). Tal fato pode ser inclusive estendido a nós seres humanos. A evolução do gênero *Homo*, sua expansão e domínio por vários continentes está associada, em partes, a mudanças no mundo físico que ocorreram ao longo dos últimos 2 milhões de anos (DEMENOCAL, 2011; TIMMERMANN; FRIEDRICH, 2016).

No início do século XIX, o naturalista Alexander von Humboldt já reconhecia e enfatizava a estreita relação entre os padrões de vegetação e as condições climáticas no clássico livro “*Essai sur la géographie des plantes*”, escrito em parceria com Aimé Bonpland (VON HUMBOLDT; BONPLAND, 1805). As plantas que compõem os ecossistemas terrestres em geral respondem de maneira previsível a disponibilidade de umidade e energia (WRIGHT et al., 2017a). Mesmo que sejam de diferentes linhagens evolutivas, as comunidades vegetais costumam apresentar traços fenotípicos adaptativos similares sob condições climáticas análogas. Nesse sentido, podemos afirmar que as condições ambientais são um vetor transversal de transformação dos sistemas vivos, responsável, em última instância, pelo fornecimento de matéria para a construção e energia para as atividades dos seres vivos.

Contudo, os seres vivos não são, tão somente, um recipiente passivo de tais condições abióticas, mas também apresentam a capacidade de modificar o ambiente físico dentro das diferentes escalas da organização biológica. Em largas escalas, por exemplo, sabe-se hoje que a floresta amazônica desempenha um papel-chave no sistema climático global, integrando uma intrincada rede de ‘feedbacks’ de matéria e energia, contribuindo em processos como a retenção de CO<sub>2</sub> na biomassa, produção de vapor d’água através da evapotranspiração e emissão de aerossóis que atuam como núcleos de condensação (ARAGÃO, 2012; NOBRE, 2014; NOBRE et al., 2016; WRIGHT et al., 2017b; ZEMP et al., 2017).

A busca por explicações para os padrões de biodiversidade que emergem em largas escalas (e.g. padrão latitudinal de riqueza de espécies) têm motivado a investigação por naturalistas e cientistas a pelo menos dois séculos. Perguntas do tipo “como tais padrões se originaram” e “quais os mecanismos subjacentes que permitem sua manutenção” ainda permanecem não totalmente elucidadas (MITTELBACH et al., 2007). As condições climáticas (e.g. temperatura, precipitação e suas derivações) com frequência são apontadas como fatores-chave para o estabelecimento destes padrões em largas escalas (DINIZ-FILHO et al., 2007; HAWKINS; DINIZ-FILHO, 2006). A importância de um fator ‘humano pré-histórico’ na modulação da biodiversidade também tem sido considerada recentemente em largas escalas (CLEMENT et al., 2015; ELLIS et al., 2013; KAPLAN et al., 2011; LEVIS et al., 2017).

Um padrão particularmente interessante e que tem demandado esforços de cientistas a várias gerações na busca de sua compreensão, é o da megadiversidade abrigada pela floresta amazônica. A investigação de padrão biológico tem importância global, já que se trata do ecossistema terrestre com maior biodiversidade do planeta (MITTERMEIER et al., 2003). Alfred Russel Wallace, em suas andanças pela bacia amazônica, notou que muitas espécies aparentadas se substituíam geograficamente ao longo de margens opostas de grandes rios amazônicos. Esta observação o levou, em 1852, a lançar uma hipótese que levava em conta a presença dos grandes rios como um fator relevante para a determinação da extraordinária diversidade biológica amazônica. A hipótese, que ficou conhecida como ‘rios como barreira’, propõe que as espécies no passado tiveram uma ampla distribuição e a formação da bacia hidrográfica amazônica gerou uma barreira à dispersão das populações, levando à diminuição do fluxo gênico e conseqüente especiação (HAFFER, 2008; RIBAS et al., 2012).

As oscilações das condições climáticas ao longo do tempo geológico também suscitaram a criação de uma hipótese explicativa para a grande biodiversidade amazônica. A hipótese dos Refúgios, proposta originalmente por (HAFFER, 1969), postula que variações

climáticas durante o Terciário e Quaternário produziram eventos cíclicos de retração e expansão dos ecossistemas florestais durante períodos frio-seco e quente-úmido, respectivamente. Especificamente, durante períodos com condições climáticas mais áridas, a contração de florestas tropicais formaria refúgios esparsos e isolados, promovendo a divergência entre populações fragmentadas, conduzindo subsequentemente a processos de especiação por vicariância. Atualmente, esta hipótese tem sido duramente criticada, especialmente por não ter sido baseada em dados paleoecológicos (BUSH, 2017; BUSH; OLIVEIRA, 2006; COLINVAUX; DE OLIVEIRA; BUSH, 2000). Outra crítica a hipótese dos refúgios é o fato de não haver congruência com a idade cronológica de eventos de especiação, estimados por datação de eventos geológicos (HOORN et al., 2010a), assim como especiações estimadas através do método do relógio molecular, o qual é baseado em análises de DNA de espécies atuais (RIBAS et al., 2012).

Embora haja questionamentos quanto ao poder de explicação da hipótese dos refúgios em relação aos padrões atuais de biodiversidade, evidências tem se acumulado nas últimas décadas indicando que consideráveis mudanças, tanto no meio abiótico quanto biótico (ANEXOS A-D) para aplicações de modelos de paleodistribuição realizados fora do escopo central da tese), ocorreram durante o período Quaternário na América do Sul (BAKER; FRITZ, 2015). São registros palinológicos, de isótopos estáveis de Carbono e Oxigênio, sedimentológicos ou paleontológicos que retratam o histórico de mudanças sobre o ambiente físico e os ecossistemas ao longo do tempo geológico (BUSH, 2011; BUSH et al., 2000, 2009; CASTRO et al., 2013; CHENG et al., 2013; COHEN et al., 2014; COLE; BHAGWAT; WILLIS, 2014; COLINVAUX et al., 1996; DA CRUZ MIRANDA; DE FÁTIMA ROSSETTI; CARLOS RUIZ PESSEDA, 2009; FREITAS et al., 2001; HOORN et al., 2010b; MAYLE; BEERLING, 2004; MAYLE; POWER, 2008; ROSSETTI et al., 2004; VAN DER HAMMEN; B; ABSY, 1994; WANG et al., 2017; WHITNEY et al., 2011). Porém, ainda há um baixo poder de generalização e extrapolação para grandes escalas por se tratar de observações pontuais sobre um geograficamente amplo e complexo sistema natural (BAKER; FRITZ, 2015).

Mudanças ambientais antropogênicas têm alterado os ecossistemas naturais com tal velocidade e em tal magnitude que cientistas tem sugerido o estabelecimento do ‘Antropoceno’, uma nova época geológica, onde o ser humano assume o papel principal como força de transformação sobre o planeta (MALHI, 2017). No ANEXO E, nós apresentamos um texto de reflexão sobre os efeitos do Antropoceno sobre a biodiversidade amazônica, destacando os desafios para a construção de estratégias de conservação nesse contexto de



crise. Esse capítulo integrará um livro técnico-científico, baseado no III Seminário Biota Amazônica promovido pelo Museu Paraense Emílio Goeldi.

Em virtude de tais transformações promovidas por atividades humanas, nas últimas duas décadas, um novo conjunto de questões emergiu devido ao estado atual de ameaça à biodiversidade, configurada como uma crise global (SALA et al., 2000, 2005). Através da destruição e fragmentação de habitats, sobre-exploração de espécies de uso comercial, evidências empíricas indicam que o processo de erosão da biodiversidade tem se tornado acelerado nas últimas décadas (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Estima-se que a taxa atual de extinção de espécies seja mil vezes maior do que a encontrada no registro fóssil. Em alguns estudos, dependendo da projeção e do cenário, ela pode alcançar um patamar 10 mil vezes maior em um futuro próximo (PIMM et al., 2014; VOS et al., 2015). As consequências da perda da biodiversidade serão catastróficas e poderá comprometer um enorme conjunto de bens e serviços fornecidos aos seres humanos (PECL et al., 2017).

Nesse contexto de forte ameaça a biodiversidade global, mudanças climáticas antropogênicas têm trazido forte preocupação a sociedade civil e a comunidade científica em geral (IPCC, 2014). O ano de 2016 foi o mais quente e seco do século para a América do Sul (ERFANIAN; WANG; FOMENKO, 2017; MANN et al., 2017). Isso representa um alto risco à extraordinária biodiversidade do continente (URBAN, 2015), em grande parte devido à alta sensibilidade climática dos ecossistemas (SEDDON et al., 2016). Projeções indicam que até o final do século XXI, o continente sofrerá principalmente com condições climáticas não-análogas, com pouca sobreposição com as condições climáticas atuais (GARCIA et al., 2014; WILLIAMS; JACKSON; KUTZBACH, 2007). Nesse contexto, dois resultados são esperados: (1) os ecossistemas podem se adaptar as novas condições climáticas, mantendo uma resposta funcional similar àquelas das condições originais; ou (2) ele perderá resiliência, aumentando gradativamente sua vulnerabilidade, até o ponto de um evento catastrófico de transição a um outro estado estável.

Os seres humanos fazem uso de um conjunto de benefícios provenientes da biodiversidade, embora a maioria das pessoas não reconheça. Sumariamente, os benefícios podem ser definidos como serviços de provisão (e.g. comida, água fresca, combustíveis), regulação (e.g. clima, polinização, controle de doenças), culturais (e.g. recreação, ecoturismo) e suporte (e.g. ciclagem de nutrientes, formação de solos) (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). A Amazônia, nesse sentido, pode ser considerada uma usina de serviços ecossistêmicos prestados pela biodiversidade à humanidade (NOBRE et al., 2016). Contudo, compreender e prever como a floresta amazônica responderá frente as mudanças

globais induzidas pelo homem tem sido um desafio para a ciência (BETTS; MALHI; ROBERTS, 2008; DAVIDSON et al., 2012). Evidências atuais apontam os potenciais impactos negativos dos distúrbios induzidos por ações antrópicas sobre a biodiversidade amazônica (BARLOW et al., 2016), porém ainda não há consenso a respeito da magnitude de tais eventos sobre o ecossistema amazônico em um cenário com mudanças ambientais severas induzidas pelo ser humano.

Algumas hipóteses surgiram ao longo da última década sobre os potenciais efeitos de mudanças climáticas e no uso do solo sobre o ecossistema amazônico. Alguns autores defendem que se as mudanças alcançarem um limiar crítico ('tipping point') em um futuro próximo, seria desencadeado grandes alterações sobre a bacia amazônica, como por exemplo, eventos de savanização em larga escala (LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; NOBRE; BORMA, 2009; OYAMA; NOBRE, 2003; SALAZAR; NOBRE; OYAMA, 2007). Outros autores sugerem que uma complexa interação entre fatores climáticos e de mudanças no uso do solo poderiam conduzir a um die-back florestal em grandes escalas (COX et al., 2004; MALHI et al., 2009; PHILLIPS et al., 2009). Essa hipótese tem sido sustentada por observações de experimentos executados em larga escala (BRANDO et al., 2014) e em uma meta-análise global recente (GREENWOOD et al., 2017).

## **1.2 Arcabouço teórico da tese**

### **1.2.1 Teoria da estabilidade ecológica e transições críticas**

HOLLING (1973) introduziu a noção de estabilidade em sistemas ecológicos e, assim, abriu oportunidades para um novo campo de pesquisa com diversificados empregos. As aplicações práticas desta poderosa teoria vão desde a previsão de colapsos em sociedades humanas, passando por avaliações de sustentabilidade, até o seu uso para prever o comportamento do mercado financeiro (SCHEFFER et al., 2012a). Em um mundo ideal, nós poderíamos esperar que os ecossistemas respondessem de maneira linear as mudanças ao longo de um gradiente ambiental (SCHEFFER et al., 2015). Entretanto, é mais comum observar mudanças bruscas entre ecossistemas se determinado limiar sobre um gradiente ambiental qualquer for atingido. Em outras palavras, isso significa que eventos de transições críticas podem ser disparados de maneira repentina se um nível crítico ('tipping point') do gradiente ambiental for ultrapassado.

Para cada status assumido por um ecossistema sob um gradiente ambiental é dado o nome de estado estável. Não raramente, são observados múltiplos estados estáveis em um sistema ecológico (HIROTA et al., 2011; MAYER; KHALYANI, 2011; SCHEFFER et al., 2012b; STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011). Um atributo central na teoria da estabilidade ecológica é o de resiliência. Em tal contexto, resiliência é interpretada como a capacidade de um ecossistema em recuperar seu estado original antes de sofrer um distúrbio (FOLKE et al., 2004; HOLLING, 1973; PIMM, 1984; SCHEFFER et al., 2001). No entanto, medir resiliência de maneira objetiva tem sido um desafio para a comunidade científica (REYER et al., 2015).

Nessa teoria, comumente é usada a analogia da estrutura de copos e bolas para representar um sistema complexo com múltiplos estados estáveis. Cada estado estável (bola) possui sua própria bacia de atração (copo), de modo que a profundidade da bacia pode ser interpretada como uma medida de resiliência do estado estável. O sistema é integrado por uma zona de instabilidade entre os estados estáveis denominada histerese. O estado estável que possui alta resiliência a uma determinada faixa do gradiente ambiental tende sempre a voltar rapidamente ao seu estado de equilíbrio após uma perturbação. Se a profundidade da bacia de atração diminuir em função de mudanças ambientais poderia haver a diminuição da resiliência do ecossistema. Assim, se a resiliência diminuir até um certo limiar, tal fator pode disparar um evento catastrófico de transição a um outro estado estável. O retorno ao estado estável original não seria tão fácil por causa do fenômeno da histerese, representada por uma zona de instabilidade entre os estados estáveis.

### 1.2.2 Teoria do nicho ecológico e distribuição geográfica

Entender como os organismos estão distribuídos pelo espaço geográfico é uma ambição antiga desde o período dos grandes naturalistas (ver WALLACE, 1876). Em 1917, Joseph Grinnell foi o primeiro cientista a fazer a correlação entre o padrão observado de distribuição geográfica e as variáveis abióticas estruturadas sobre o espaço (GRINNELL, 1917). Uma década depois, Charles Elton mostra em seu livro que, em uma escala local, interações ecológicas e a partição dos recursos entre as espécies também influenciam a distribuição geográfica das espécies (ELTON, 1927).

Porém, quem mais contribuiu para o desenvolvimento e consolidação da teoria do nicho ecológico foi George Evelyn Hutchinson. Em 1957, Hutchinson introduziu a ideia de um nicho  $n$ -dimensional, representando um tipo de hipervolume ambiental no qual a espécie seria capaz de sobreviver, crescer e reproduzir (HUTCHINSON, 1957). Hutchinson inovou

também quando propôs que o nicho ecológico apresentava uma interface no espaço ambiental n-dimensional e outra sobre o espaço geográfico bidimensional, chamado de dualidade ‘Hutchinsoniana’ (COLWELL; RANGEL, 2009). Ele também propôs a ideia de um ‘nicho fundamental’, que reúne todas as prováveis combinações de variáveis abióticas as quais uma espécie pode persistir, e o ‘nicho realizado’ que representa um subconjunto do nicho fundamental, ocupado de fato pela espécie, já descontando interações ecológicas negativas e a restrição imposta pela capacidade de dispersão.

Para sumarizar toda essa complexidade da relação dos organismos com o seu meio, com frequência é utilizado um modelo heurístico chamado Diagrama BAM (SOBERÓN; PETERSON, 2005). Cada letra do diagrama BAM representa um fator que influencia a distribuição geográfica dos organismos. O “B” representa o componente biótico, no caso as interações interespecíficas, o “A” indica as condições abióticas estruturadas sobre o espaço geográfico e o “M” é a mobilidade ou capacidade de dispersão dos organismos. Intuitivamente, podemos pensar em cada um desses fatores como um círculo sobre o espaço geográfico “G”. Dentro de “G”, haverá um conjunto de condições abióticas que são adequadas para um organismo em particular. A área ocupada pelo círculo de “A” seria uma aproximação do nicho fundamental da espécie. Da área total desse círculo, o organismo poderia ocorrer apenas em uma fração que está em intercessão com “B”, no qual representa as interações biológicas positivas ( $A \cap B$ ). Desse subconjunto, uma fração ainda menor do espaço ambiental estaria disponível para espécie acessar através da dispersão ( $A \cap B \cap M$ ). A ocupação do espaço geográfico por um organismo seria condicionada a combinação desses três fatores nessa área em particular.

O modo mais difundido de mensuração e aproximação do nicho ecológico das espécies é a chamada Modelagem de Nicho Ecológico (MNE) ou Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE) (PETERSON; SOBERÓN, 2012). A MNE vem se consolidando nos últimos anos como um dos campos de pesquisa com maior atividade, com o emprego dos modelos em diversas áreas da biologia e ecologia (ELITH et al., 2006; FRANKLIN, 2010; GUIAN et al., 2005; GUIAN; ZIMMERMAN, 2000; HIRZEL; LE LAY, 2008; PETERSON et al., 2011; SOBERÓN; PETERSON, 2005). Esses métodos, apesar de baseados em diferentes pressupostos teóricos (RANGEL; LOYOLA, 2012), essencialmente quantificam a relação entre observações empíricas (presença/ausência ou somente presença) e variáveis ambientais estruturadas espacialmente, projetando assim o hipervolume ambiental através do tempo e/ou do espaço geográfico.

### 1.3 Arcabouço metodológico da tese

As mudanças climáticas induzidas por atividades antrópicas são hoje uma realidade (IPCC, 2014) e as transformações, conduzidas a taxas aceleradas, têm colocado em risco a biodiversidade global e todos os serviços fornecidos por ela (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Nesse sentido, é fundamental nós, seres humanos, darmos uma resposta rápida, acurada, adequada e à altura do desafio, no sentido de compreender, prever e buscar controlar os efeitos de tais transformações que se avizinham (BROECKER, 2009).

Nós vivemos na era de ‘big data’, fase que tem se notabilizado pelo grande volume, variedade, velocidade e veracidade de dados, em todos os segmentos da sociedade humana. Para as ciências ambientais e ecologia não é diferente (HAMPTON et al., 2013). Atualmente, há uma ampla disponibilidade de dados de diversas fontes (sensores remotos, estações meteorológicas, coleções científicas entre outras), a maioria disponível on-line, que medem diversos atributos do ambiente físico e dos ecossistemas (FOODY et al., 2015; HE et al., 2015; LAUSCH et al., 2016; ROCCHINI et al., 2011; SCHIMEL et al., 2016; WILSON; JETZ, 2016). Já existem algumas iniciativas importantes que buscam viabilizar e operacionalizar o monitoramento da biodiversidade através de métricas produzidas por dados de sensores remotos (KISSLING et al., 2015, 2017; PEREIRA et al., 2013). Porém, ainda se encontram nos estágios iniciais de produção e com dados ainda insuficientemente elaborados.

Embora, haja a produção de gigantescos volumes de dados, quase todos são gerados de maneira independente e ainda são raros os esforços de integração teórica e metodológica para gerar informações acuradas para a tomada de decisões. Além disso, a maioria dos modelos ambientais de previsão tem falhado por não incluir mecanismos biológicos explícitos, o que pode comprometer a acurácia das previsões para um futuro próximo (URBAN et al., 2016). Aqui, nós propomos, a análise integrada dos ecossistemas terrestres a mudanças ambientais em larga escala a partir da unificação de importantes corpos teóricos e que incorpora explicitamente mecanismos ecológicos, a fim de avaliar a resposta dos ecossistemas às mudanças climáticas.

Na Figura 1.1, nós apresentamos, sumariamente, a estrutura metodológica construída com a finalidade de analisar e prever a resposta dos ecossistemas terrestres, em especial a floresta amazônica, frente às mudanças climáticas em curso.

Na seção A da Figura 1.1 estão os dados de entrada das análises, provenientes de observações de sensores remotos e estações meteorológicas que caracterizam os ecossistemas terrestres (Modis – Tree cover) e as condições climáticas (CHPclim, WorldClim)

predominantes sobre a América do Sul. Há também dados provenientes de simulações paleoclimáticas transientes oriundas do Modelo de Circulação Global Trace21k;

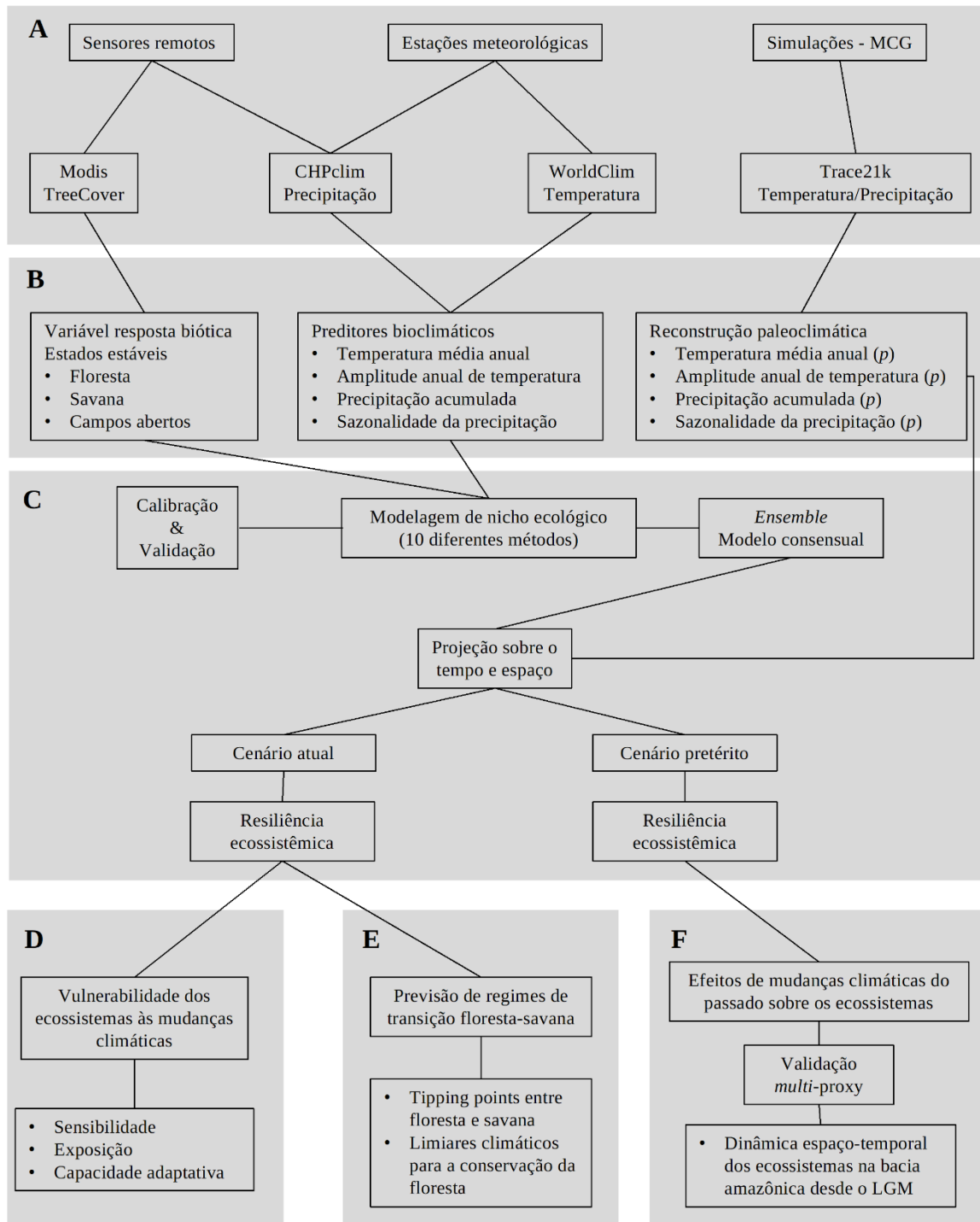
Na seção B estão os passos de preparação das variáveis antes do procedimento de modelagem. Há, dessa forma, a delimitação dos estados estáveis a partir da variável contínua de ‘tree cover’ e a escolha e cálculo das variáveis bioclimáticas. Nessa seção, é realizada também o processo de reconstrução paleoclimática a partir da simulação transiente, através do método do fator de mudança, para o uso ao longo do procedimento de modelagem;

Na seção C, está discriminado o procedimento de modelagem do nicho climático dos estados estáveis para estimar a resiliência dos ecossistemas. Este passo consiste na definição da estratégia de modelagem, como a escolha dos métodos de modelagem, partição das amostras entre treino e teste, métricas de avaliação da acurácia e composição de um ‘ensemble’ consensual. Após isso, os modelos que medem a resiliência dos ecossistemas foram então projetados sobre o espaço geográfico no cenário atual e pretérito;

Na seção D e E, nós utilizamos os modelos projetados sobre o cenário atual para avaliar a vulnerabilidade intrínseca dos ecossistemas as mudanças climáticas e prever regimes de transição entre floresta e savana;

Na seção F, nós avaliamos e validamos a dinâmica dos ecossistemas terrestres sobre a bacia amazônica em um contexto de oscilação climática ao longo de 22 mil anos.

Figura 1.1- Estrutura que sintetiza o arcabouço metodológico utilizado na tese



Fonte: Do autor.

## 1.4 Objetivos da tese

- Quantificar e mapear a resiliência dos ecossistemas terrestres da América do Sul, e avaliar sua vulnerabilidade intrínseca em função de sua sensibilidade ao estresse climático, a propensão de exposição a condições climáticas não-análogas e suas capacidades adaptativas frente as novidades climáticas (Capítulo 2);
- Determinar os limiares climáticos críticos para a Amazônia a partir da compreensão do mecanismo ecológico que controla regimes de transição entre floresta e savana (Capítulo 3);
- Analisar como mudanças climáticas do passado desde o LGM afetaram os ecossistemas terrestres sobre a bacia amazônica e qual a magnitude de tais mudanças (Capítulo 4).

## 1.5 Apresentação da tese

Neste item, é apresentada a estrutura organizacional da tese, a qual segue a normativa estabelecida pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA). O volume inicia com o Capítulo 1, onde é feita uma contextualização em amplo sentido, mostrando as interfaces existentes entre biodiversidade, clima e mudanças climáticas ao longo do tempo e do espaço, com ênfase particular sobre a Amazônia. No Capítulo 2, é apresentada uma estrutura metodológica capaz de mensurar a resiliência dos ecossistemas terrestres em largas escalas, com base no nicho climático multidimensional de estados estáveis. Tal métrica é utilizada subsequentemente para avaliar a vulnerabilidade intrínseca dos ecossistemas às mudanças climáticas. No Capítulo 3, é feita uma investigação do mecanismo responsável por controlar eventos de transição entre floresta e savana com base na medida de resiliência adotada em todo o escopo do estudo. A partir de tais análises foi possível determinar os valores críticos de resiliência antes da consolidação de eventos catastróficos de transição, e seus limiares climáticos associados. No Capítulo 4, utilizando a mesma estimativa de resiliência, baseada no nicho climático, porém, levando em conta a dinâmica espaço-temporal das mudanças climáticas desde o LGM, são analisados os efeitos de tais eventos climáticos sobre os ecossistemas da bacia amazônica de forma qualitativa e quantitativa. Nos Anexos, constam alguns estudos extra tese desenvolvidos, porém com relevância em tal contexto teórico e metodológico, além do comprovante de submissão do Capítulo 2 à revista PlosOne.



## **CAPÍTULO 2 MAPEANDO RESILIÊNCIA E AVALIANDO A VULNERABILIDADE DE ECOSISTEMAS TERRESTRES ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA AMÉRICA DO SUL<sup>1</sup>**

### **Resumo**

Mudanças climáticas têm sido apontada como um dos principais vetores de ameaça ao funcionamento e integridade dos ecossistemas na atualidade, embora ainda existam muitas incertezas sobre os efeitos desta ameaça sobre a biodiversidade. Aqui nós propomos uma nova abordagem metodológica para estimar, de forma espacialmente explícita, um atributo teórico dos ecossistemas ainda pouco explorado em aplicações práticas, a resiliência. A partir da estimativa de resiliência baseada no nicho climático multidimensional dos ecossistemas, nós nos propomos a avaliar sua vulnerabilidade intrínseca a mudanças no clima. Nós utilizamos dados de sensores remotos de alta resolução espacial e técnicas de modelagem de nicho ecológico para calcular e mapear a resiliência climática dos estados estáveis de floresta, savana e campo aberto da América do Sul. Adicionalmente, nós avaliamos de forma comparativa a sensibilidade dos ecossistemas ao estresse climático, a chance de exposição a condições climáticas não-análogas e suas respectivas capacidades adaptativas frente a mudanças climáticas. Os resultados indicam que as florestas são mais vulneráveis a mudanças climáticas do que savanas ou campos abertos. Isso pelo fato desses ecossistemas terem apresentado uma menor resistência ao estresse climático e uma chance maior de exposição a condições climáticas não-análogas em um futuro próximo. Se isso ocorrer, o ecossistema florestal tem menos chances de se adaptar do que savanas ou campos abertos devido ao seu estreito nicho climático. Portanto, é esperado um cenário catastrófico para as florestas do continente, sobretudo para a Amazônia. A consolidação de novidades climáticas provocaria a perda de resiliência do ecossistema florestal com a consequente erosão da biodiversidade, aumentando significativamente a chance de um evento de transição crítica a um outro estado estável com menor densidade de cobertura vegetal (e.g. savanas ou campos abertos).

**Palavras-chave:** ecossistemas terrestres, resiliência, vulnerabilidade, mudanças climáticas.

---

<sup>1</sup> Submetido a Revista PlosOne, Qualis A1 na Área de Avaliação de Ciências Ambientais.

**Abstract**

Climate change has been identified as one of the leading vectors of threats to the functioning and integrity of ecosystems today, although there are still many uncertainties about its effects on biodiversity. Here we propose a new methodological approach to estimate, in a spatially explicit way, a theoretical attribute of ecosystems still little explored in practical applications, resilience. From the estimation of resilience based on the climatic niche of the ecosystems, we propose to evaluate their vulnerability intrinsic to the changes in the climate. We used high-resolution remote sensing data and ecological niche modeling techniques to calculate and map the resilience of the stable states of forest, savanna, and grassland for South America. Also, we evaluated the sensitivity of ecosystems to climatic stress, the chance of exposure to non-analogous climatic conditions and their respective adaptive capacities in the face of climate change. The results indicate that forests are more vulnerable to climate change than savannas or grasslands. Such pattern is because this ecosystem has shown less resistance to climate stress and a higher chance of exposure to non-analogous climatic conditions in the near future. If this occurs, the forest ecosystem is less likely to adapt than savannas or grasslands because of its narrow climate niche. Therefore, a catastrophic scenario is expected for the continent's forests, especially for the Amazon, in a near future. The consolidation of climate novelties would result in loss of resilience of the forest ecosystem with the consequent erosion of biodiversity, significantly increasing the chance of a critical transition event to another stable state with a lower density of vegetation cover (e.g., savannas or grasslands).

**Keywords:** terrestrial ecosystems, resilience, vulnerability, climate changes.

## 2.1 Introdução

Os ecossistemas terrestres são caracterizados, em grande medida, pelos traços fenotípicos funcionais carregados pelas plantas que os compõem (Kattge et al., 2011). Esses traços da cobertura vegetal são adaptações das espécies, consolidadas ao longo do tempo evolutivo, principalmente em função da disponibilidade energética e de umidade (Donoghue e Edwards, 2014; Oliveras e Malhi, 2016). Com a ampla oferta atual de produtos de sensores remotos que descrevem os ecossistemas terrestres (Schimel et al., 2016), sabe-se hoje que em largas escalas a resposta dos ecossistemas, em termos de cobertura de árvores, obedece um padrão não-linear quando confrontado com um gradiente climático. O padrão observado indica que há uma substituição repentina entre classes de vegetação a partir de um determinado limiar climático (Hirota et al., 2011; Mayer e Khalyani, 2011; Scheffer et al., 2009; Staver et al., 2011). Assume-se que, nesse contexto, cada classe de vegetação represente um estado estável independente, inseridos em um sistema ecológico complexo e com sua respectiva bacia de atração (Hirota et al., 2011).

A persistência de um ecossistema, em termos estruturais e funcionais ao longo de uma faixa do gradiente climático, sugere também que cada estado estável deve estar estritamente adaptado e evoluiu sob um subconjunto de condições abióticas, encerrados no hipervolume multidimensional de seu nicho climático. Dessa forma, é esperado que, sob tal combinação de condições, o ecossistema tenha uma capacidade maior de absorver perturbações e recuperar a condição mais próxima ao estado original, no menor tempo após um distúrbio. Esse atributo dos ecossistemas é formalmente definido como resiliência (Folke et al., 2004; Holling, 1973; Pimm, 1984; Scheffer et al., 2001; Scheffer e Carpenter, 2003).

A teoria prevê que se houverem mudanças sob as condições ambientais e um determinado limiar crítico de resiliência for alcançado, eventos catastróficos de transição entre estados estáveis podem ser disparados abruptamente (Scheffer e Carpenter, 2003). Nesse sentido, torna-se crucial medir e monitorar a resiliência dos ecossistemas pelo fato deste atributo, além de ter um papel fundamental na mediação de eventos de transição entre diferentes estados estáveis (Gunderson, 2000), representar a saúde dos ecossistemas (Trumbore et al., 2015). Vários estudos têm sido dedicados a investigar e compreender os mecanismos por trás de eventos de transições críticas nos ecossistemas terrestres tropicais (Dantas et al., 2016; Flores et al., 2017; Holmgren et al., 2013; Verbesselt et al., 2016).

Apesar dos avanços teóricos e metodológicos recentes, resiliência é um conceito que permanece em um contexto qualitativo (Scheffer et al., 2015) e quantificá-la em largas escalas

pode ser desafiador (Reyer et al., 2015). Para contornar esta limitação, nós propomos aqui o acoplamento metodológico de dois importantes campos teóricos em Ecologia: a teoria da estabilidade ecológica (Holling, 1973) e a teoria do nicho ecológico (Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Alguns estudos já propuseram medir resiliência dos ecossistemas em largas escalas através do cálculo de probabilidade de encontrar um ecossistema em um determinado nível de precipitação (Hirota et al., 2011; Zemp et al., 2017a; Zemp et al., 2017b). No entanto, nenhum dos autores consideraram o robusto corpo teórico e os recentes avanços metodológicos da modelagem de nicho ecológico (Franklin, 2010; Peterson et al., 2011). Com essa abordagem é possível construir modelos espacialmente explícitos que medem a resiliência dos estados estáveis através de uma métrica de adequabilidade climática, baseando-se no nicho multidimensional ocupado preferencialmente por cada estado estável.

Devido a relação estreita entre a manutenção, estrutura e funcionamento dos ecossistemas terrestres e a disponibilidade energética e de umidade, mudanças climáticas em curso (Erfanian et al., 2017; Mann et al., 2017) são apontadas atualmente como um dos principais vetores de ameaça a integridade dos ecossistemas terrestres (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), podendo acarretar o comprometimento de um enorme conjunto de bens e serviços fornecidos aos seres humanos (Pecl et al., 2017). Para a América do Sul em particular, isso representa um alto risco à extraordinária biodiversidade do continente devido a alta sensibilidade climática dos ecossistemas (Seddon et al., 2016). Projeções indicam que até o final do século 21, o continente sofrerá principalmente com condições climáticas não-análogas, com pouca sobreposição com as condições climáticas atuais (Garcia et al., 2014; Williams et al., 2007).

Contudo, de maneira geral, ainda se sabe pouco sobre quais serão os efeitos das mudanças climáticas sobre a resiliência e a resposta dos ecossistemas terrestres em termos estruturais e funcionais. Nesse sentido torna-se fundamental avaliar a vulnerabilidade intrínseca dos ecossistemas terrestres a esta ameaça. Para realizar avaliações nesse sentido é necessário fazer a decomposição da vulnerabilidade em três diferentes eixos: a sensibilidade, a exposição e a capacidade adaptativa do ecossistema (Dawson et al., 2011). Aqui, nós propomos estimar a sensibilidade dos ecossistemas terrestres da América do Sul, de forma comparativa, a partir da análise da resistência do ecossistema ao aumento gradual do estresse climático. Adicionalmente, nós avaliaremos a chance de exposição à condições climáticas desfavoráveis em um futuro próximo, identificando a propensão de cada estado estável ao enfrentamento de climas não-análogos sob as margens ou fora de seu nicho climático ótimo, levando em conta tendências climáticas observadas e simuladas. E por fim, para inferir sobre

a capacidade adaptativa dos ecossistemas a mudanças no clima, nós avaliaremos o montante de variabilidade climática ao qual o ecossistema consegue tolerar sem perder sua estrutura e/ou função.

## **2.2 Material e métodos**

### **2.2.1 Dados de cobertura vegetal e determinação dos estados estáveis**

Para definir os ecossistemas terrestres da América do Sul como estados estáveis, nós utilizamos a variável denominada cobertura de árvores, para o ano de 2001, proveniente do sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer Satellite). Essa variável descreve o percentual de cobertura vegetal sobre os continentes variando entre zero e 100% (Townshend et al., 2011), podendo ser interpretado também como densidade ou abundância de árvores. Os limites de transição entre os estados estáveis foram inferidos a partir da distribuição das frequências da variável de acordo com (Hirota et al., 2011), a qual apresentou uma distribuição observada trimodal. Cada moda da distribuição compreende a um estado estável do sistema ecológico terrestre. O estado estável campos abertos varia entre valores de zero a 5% de cobertura de árvores; savanas apresentam valores de cobertura de árvores entre 5 e 60%; e florestas possuem valores de cobertura de árvores superiores a 60%. O dataset original foi degradado de 500 m para 6 km de resolução espacial, abrangendo toda a América do Sul.

Para minimizar os efeitos de mudanças históricas do uso do solo sobre a cobertura vegetal e tentar resgatar a distribuição mais próxima ao original, nós optamos por avaliar a acurácia da classificação dos três ecossistemas confrontando-os com uma base de dados consensual de cobertura da terra de alta resolução (Tuanmu e Jetz, 2014). Sempre que um pixel era classificado como um estado estável do ecossistema sobre a variável cobertura de árvores, mas se enquadrava em outra classificação da vegetação, a célula era reclassificada com base no dataset consensual.

### **2.2.2 Dados de presença-ausência para modelagem de nicho ecológico**

Após a correção das imprecisões de classificação devido ao viés do uso histórico do uso do solo, a base de dados raster foi convertida para um dado binário de presença-ausência, onde cada pixel do mapa foi convertido como um ponto no formato vetorial. Ao total, para toda a América do Sul foram gerados  $n=37763$  pontos, dos quais 53% foram classificados

como savanas; 38% como floresta; e 9% como campos abertos. Os estados estáveis são mutuamente exclusivos e substitutos geográficos, de modo que quando um determinado ecossistema é registrado como presente (1) os outros automaticamente estarão ausentes (0). Esses dados de presença-ausência dos ecossistemas foram utilizados como o input no procedimento de modelagem de nicho ecológico descrito a seguir. A cada ponto de presença ou ausência foi atribuída uma assinatura georreferenciada com a informação de longitude e latitude.

### 2.2.3 Variáveis climáticas e seleção dos preditores bioclimáticos

Aqui as condições climáticas da América do Sul foram operacionalizadas através de dois eixos: (1) disponibilidade de umidade e (2) disponibilidade energética. Nessa escala de estudo, tais fatores são considerados os principais preditores dos padrões de resposta dos ecossistemas terrestres (Lehmann et al., 2014; Oliveras e Malhi, 2016). Para descrever o padrão de disponibilidade de umidade, nós utilizamos a precipitação atual para a América do Sul do dataset climático CHPclim (v.1.0), produzido pelo Climate Hazards Group's Precipitation Climatology. Trata-se de uma combinação de dados de satélites, indicadores fisiográficos e normais climatológicas *in situ*. O produto final é a medida de precipitação climatológica global mensal com uma resolução espacial de  $0.05^\circ$  (~6 km) (Funk et al., 2015). Essa base de dados foi copiada do endereço '<http://chg.geog.ucsb.edu/data/CHPclim/>' no formato 'tiff' e depois foi recortado para a região de interesse do estudo. O CHPclim possui uma importante vantagem comparativa em relação a outras bases climáticas de precipitação disponíveis para a América do Sul (e.g. Worldclim). Ela possui um melhor ajuste para regiões com baixas densidades de estações meteorológicas e alta variabilidade de precipitação, como a Amazônia, e responde de forma satisfatória a complexidade do relevo tais como a cordilheira dos Andes (Funk et al., 2015).

Para descrever a disponibilidade energética ao longo do continente, nós utilizamos a base de dados de temperatura do WorldClim (Hijmans et al., 2005), que consiste em uma média climatológica entre 1950-2000 com dados provenientes de estações meteorológicas distribuídas por todo o globo. A resolução espacial do dataset é de  $0.041^\circ$  (~5 km). Embora apresente a mesma limitação da baixa densidade de estações meteorológicas para a região neotropical, a variável em questão não apresenta uma significativa variabilidade próxima do equador, de modo que esse fator não compromete a qualidade do dado observado. Por fim, nós selecionamos quatro preditores bioclimáticos relacionados a disponibilidade energética e

de umidade, os quais são fatores determinantes do ponto de vista ecofisiológico dos ecossistemas: (1) precipitação acumulada anual; (2) sazonalidade da precipitação; (3) temperatura média anual e (4) amplitude anual de temperatura.

#### 2.2.4 Modelando o nicho climático dos estados estáveis

A modelagem de nicho ecológico encontra forte suporte na teoria do nicho ecológico (Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957; ver Colwell e Rangel, 2009), a qual prediz que cada organismo possui um hipervolume n-dimensional no espaço ambiental com condições ótimas para sua sobrevivência, crescimento e reprodução (para revisão ver Guisan et al., 2005; Guisan e Zimmerman, 2000; Hirzel e Le Lay, 2008; Soberón e Nakamura, 2009). Basicamente, os vários métodos de modelagem quantificam as relações entre as ocorrências (presença/ausência) e os preditores ambientais a fim de delimitar e ajustar o hiperespaço ambiental. O resultado é a quantificação e a espacialização da adequabilidade do ambiente para o ecossistema modelado.

Para modelar a distribuição dos ecossistemas, representados aqui como estados estáveis, nós utilizamos o pacote biomod2 implementado no software R (Thuiller et al., 2009). Os modelos de distribuição foram calibrados utilizando dados de presença-ausência de cada ecossistema e os preditores climáticos ao longo continente sul-americano. Nós adotamos a estratégia de ‘ensemble’ que consiste em enfatizar as predições mais consensuais entre diferentes métodos de modelagem (Araújo e New, 2007; Franklin, 2010) minimizando assim o efeito das incertezas sobre a predição dos modelos (Diniz-Filho et al., 2009). Os modelos foram rodados utilizando 10 métodos diferentes: Bioclim (SRE), Classification Tree Analysis (CTA) (Scull et al., 2005); Maxent (Phillips et al., 2016, 2006); Random Forest (RF) (Breiman, 2001); Generalized Linear Models (GLM) (Guisan et al., 2002); Generalized Additive Models (GAM) (Hastie e Tibshirani, 1986); Function Discriminant Analysis (FDA) (Manel et al., 1999); Artificial Neural Networks (ANN) (Manel et al., 1999); Multiple Additive Regression Splines (MARS) (Friedman, 1991).

Para cada método foram rodadas 10 réplicas com partição de 75 e 25% para treino e teste respectivamente. A avaliação da qualidade dos modelos produzidos pelos diferentes métodos foi feita com as métricas True Skill Statistics (TSS) e Receive Operating Characteristic (ROC). Os melhores modelos para compor o ‘ensemble’ foram selecionados utilizando a métrica (TSS) que mede a qualidade combinando sensibilidade e especificidade

(Allouche et al., 2006). Para efeito de limiar foram considerados para compor o ‘ensemble’ apenas os modelos com valores iguais ou maiores a  $TSS=0.7$ . O modelo de distribuição consensual foi obtido através da média aritmética entre os melhores modelos dos diferentes métodos (Diniz-Filho et al., 2010).

### 2.2.5 Mapeando a resiliência ecossistêmica

Aqui nós apresentamos uma interpretação alternativa para o mapa de adequabilidade climática produzido a partir da modelagem de nicho ecológico. Pela primeira vez é sugerida explicitamente a convergência metodológica entre as previsões da teoria de estados estáveis e nicho ecológico. A adaptação fenotípica do ecossistema a um determinado conjunto de condições climáticas tem uma relação forte e direta com a resiliência do próprio ecossistema. É esperado que a medida que o ecossistema se afaste das condições climáticas do seu nicho ótimo, a resiliência deste diminua. Dessa forma, o produto dos métodos de modelagem de nicho é usado aqui como uma medida contínua e objetiva de resiliência, variando entre zero (resiliência mínima) a 1000 (resiliência máxima) para os três estados estáveis de cobertura vegetal da América do Sul.

### 2.2.6 Sensibilidade dos ecossistemas terrestres ao estresse climático

A sensibilidade dos ecossistemas foi inferida a partir da resistência do ecossistema ao aumento gradativo do estresse climático, expresso pelo percentual observado do ecossistema. Para estimar o estresse climático encarado pelo ecossistema, nós invertemos o gradiente de adequabilidade climática predito pela modelagem de nicho, de modo que os locais com baixa adequabilidade (próximo ao zero) assumiram altos valores (próximo de 1000), indicando um maior estresse climático e vice-versa. Sob o gradiente de estresse climático de cada estado estável, nós calculamos a frequência relativa das observações e construímos um modelo exponencial, onde a curva ajustada prevê a frequência relativa dos ecossistemas em função do aumento gradativo do estresse climático. O parâmetro que define o ajuste da curva do modelo exponencial aos dados observados foi, então, usado como um indicador da resistência do ecossistema ao estresse climático para efeito de comparação entre os estados estáveis. Assim, era esperado que os ecossistemas mais sensíveis tivessem uma baixa resistência ao estresse climático, refletido sob o valor do parâmetro do modelo exponencial e com as mudanças de grande magnitude na frequência relativa a partir de um pequeno incremento do estresse climá-



tico. Por outro lado, ecossistemas mais resistentes necessitariam de uma quantidade maior de estresse climático antes de sofrerem com mudanças de grande magnitude.

### 2.2.7 Exposição a climas não-análogos e capacidade adaptativa dos ecossistemas

Sob um espaço climático bidimensional, representando a disponibilidade de umidade e energética presente na América do Sul, nós avaliamos a propensão dos ecossistemas à exposição sob condições climáticas não-análogas e suas respectivas capacidades de adaptação baseado no espaço climático ocupado por cada estado estável e seu respectivo gradiente de resiliência. Nós tomamos como referência as tendências climáticas atuais observadas (Erfanian et al., 2017; Fu, 2015; Fu et al., 2013) e simulações de cenários climáticos para o futuro (Boisier et al., 2015; Garcia et al., 2014; Malhi et al., 2009) para balizar a provável orientação das mudanças climáticas para a América do Sul. De maneira geral, os dados observados e simulados apontam para uma tendência de aumento da sazonalidade climática associada ao incremento da aridez e da temperatura para a América do Sul. Nesse sentido, nós delimitamos então um polígono sob o espaço climático bidimensional o qual indica a provável orientação da mudança em uma escala continental. Quando os dados observados dos estados estáveis, em termos de sua resiliência, são confrontados com o polígono é possível indicar quais ecossistemas seriam mais expostos a condições climáticas não-análogas em um futuro próximo e também qual seria a sua capacidade para se adaptar a uma nova realidade climática.

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Mapeando a resiliência dos ecossistemas

Aqui nós apresentamos uma estimativa contínua de resiliência ecossistêmica, de forma espacialmente explícita, baseada no nicho climático ao qual cada ecossistema está adaptado (Figura 2.1). Campos abertos possuem alta resiliência ao longo de elevadas altitudes e ambientes com forte aridez, como os Andes, incluindo também o deserto do Atacama e a Patagônia (Figura 2.1A). Savanas são amplamente distribuídas pelo continente e apresentam alta resiliência principalmente ao longo do polígono diagonal continental e também ao norte da América do Sul (Figura 2.1B). Florestas possuem alta resiliência próximo ao equador, cobrindo quase inteiramente a bacia amazônica até o sopé dos Andes (Figura 2.1C). As florestas também ocupam uma estreita faixa seguindo a costa do litoral atlântico (floresta

atlântica) e na região situada próximo a latitude 50°, a Leste da América do Sul (floresta de araucárias), porém todas com um nível menor de resiliência quando comparado com florestas da bacia amazônica. Na porção ocidental, no sul do continente, o modelo previu a presença de uma faixa vertical de floresta temperada (Valdivia).

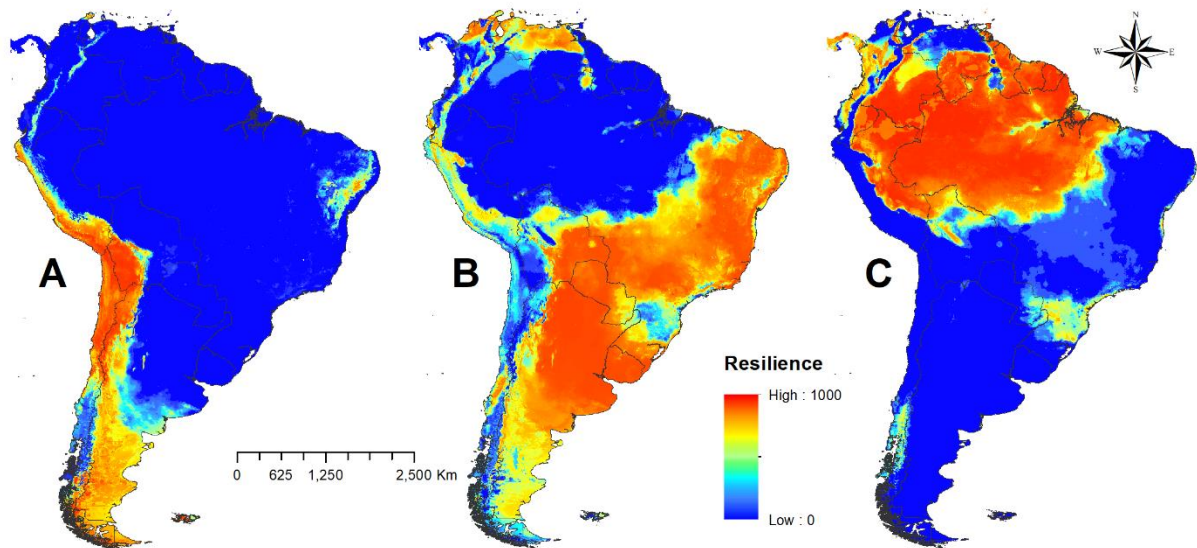


Figura 2.1. Resiliência ecossistêmica baseada no nicho climático projetada sob o espaço geográfico. A Campos abertos; B Savanas; C Floresta. Altos valores (~1000) indicam uma alta capacidade de recuperação após um distúrbio, enquanto que baixos valores (~zero) significam uma recuperação mais lenta após um distúrbio.

Há um forte padrão, estruturado espacialmente, de perda da resiliência na direção das zonas de transição entre os três estados estáveis. Os modelos baseados no nicho climático dos ecossistemas foram altamente sensíveis ao detectar que zonas de ecótonos tendem a ter um menor valor de resiliência para os ecossistemas do que as áreas sob o seu respectivo nicho climático ótimo. Esse padrão reforça a ideia de substituição geográfica dos ecossistemas a partir de eventos de transição pela perda de resiliência ao longo do espaço geográfico e de um gradiente climático.

### 2.3.2 Sensibilidade dos ecossistemas terrestres ao gradiente de estresse climático

De um modo geral, os ecossistemas apresentaram um comportamento estatístico similar, com a diminuição de suas frequências relativas acompanhando o aumento gradativo

do estresse climático (Figura 2.2). No entanto, existem diferenças importantes no que diz respeito as formas das curvas de resposta observadas entre os três estados estáveis. Para savanas e campos abertos, a distribuição das observações apresenta uma maior equidade, enquanto que floresta concentra quase 80% das observações na faixa de menor estresse climático (próximo ao ótimo climático). Por conta disso, savanas e campos abertos possuem uma curva de resposta mais suavizada a medida que ocorre o aumento do estresse climático em comparação ao ecossistema florestal. Isso é refletido também sobre o valor do parâmetro do modelo exponencial que mostra floresta com o maior valor ( $\lambda=-0.024$ ) em comparação com savana ( $\lambda=-0.007$ ) e campo aberto ( $\lambda=-0.010$ ). Isso indica uma resistência maior de savanas e campos abertos ao estresse climático do que florestas, sugerindo que este último apresenta uma elevada sensibilidade se forem submetidos ao aumento do estresse climático.

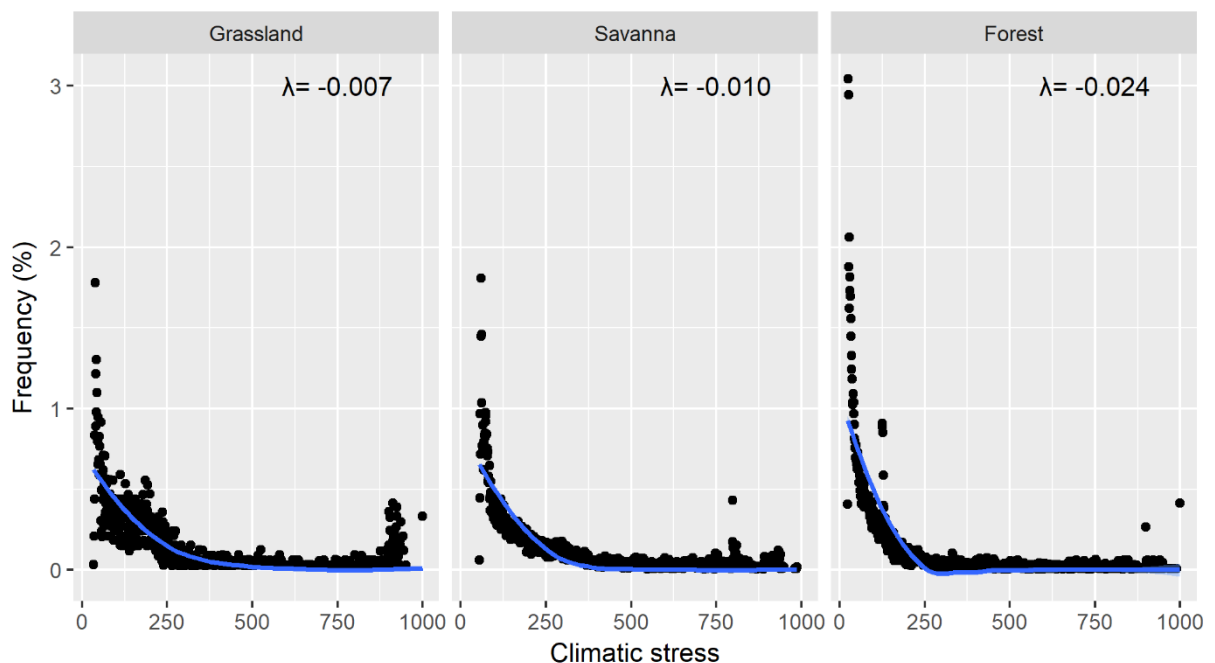


Figura 2.2. Modelo da resposta dos ecossistemas baseado na predição das frequências relativas (%) em função do gradiente de estresse climático. Os parâmetros do modelo exponencial indicam que há diferenças em termos de resistência ao estresse climático entre os estados estáveis. Grassland n=598; Savana n=889; Floresta n=891.

### 2.3.3 Propensão para exposição a condições climáticas desfavoráveis

Em relação ao gradiente de disponibilidade de umidade e sua interação com a resiliência, florestas apresentam alta resiliência sob a faixa com volumes de chuva acima de 2000 mm/ano, combinados a uma relativamente baixa sazonalidade da precipitação ao longo

do ano (<100%) (Figura 2.3). Savanas estão adaptadas a faixa de precipitação entre 500 e 1800 mm/ano, de modo que a resiliência tende a diminuir na direção do aumento da sazonalidade da precipitação e do incremento de volumes anuais de chuva. Em contraposição aos dois ecossistemas, campos abertos mostram alta resiliência na faixa do gradiente onde predomina um clima mais árido, com baixos volumes de precipitação e alta sazonalidade da chuva ao longo do ano. Nesse sentido, se forem consolidadas a tendência observadas e os cenários climáticos simulados para o futuro, que preveem menores volumes anuais de precipitação e maior sazonalidade sob a zona do polígono cinza, tais combinações poderiam favorecer tanto savanas quanto campos abertos em detrimento de florestas, que inevitavelmente perderia resiliência com a redução da umidade.

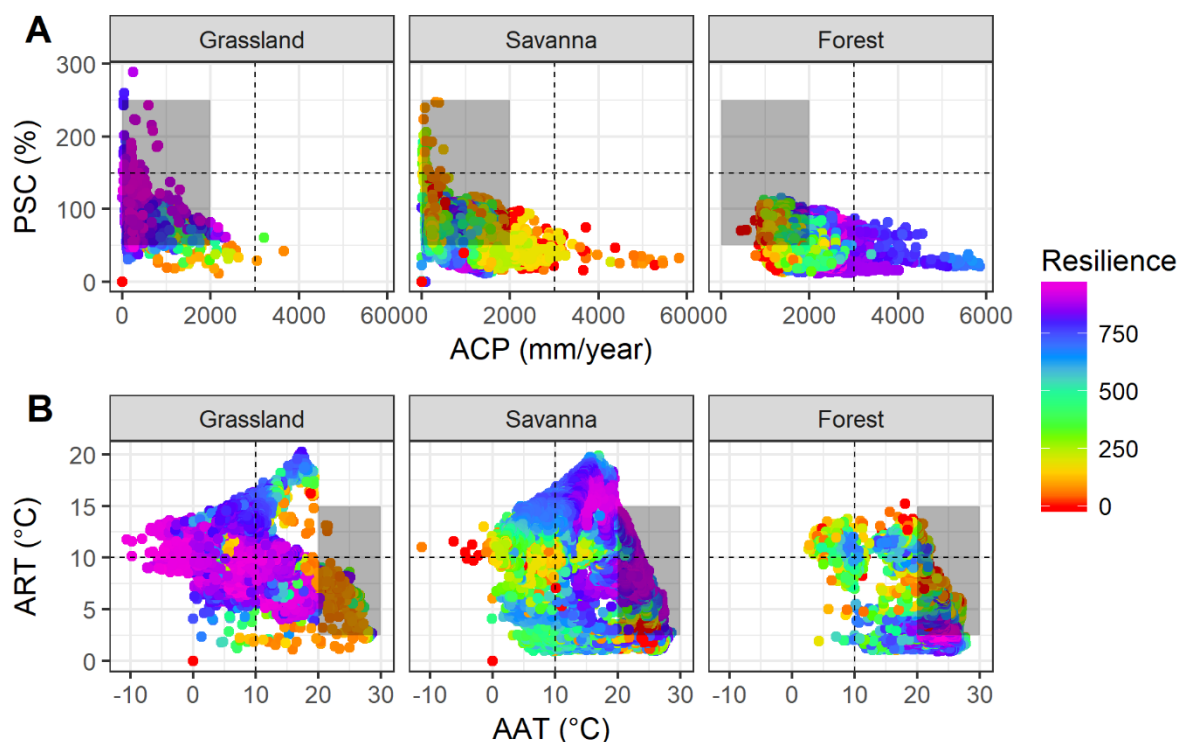


Figura 2.3. Relação entre os eixos de variação climática e resiliência ecossistêmica. (A) Gradiente bidimensional de disponibilidade de umidade e (B) gradiente de disponibilidade energética. Se os ecossistemas forem expostos as condições climáticas não-análogas (retângulo cinza) é possível avaliar quais seriam os impactos e se estes teriam chances de se adaptar a novidade climática. Observações de floresta: n=14,466 amostras (38,30%); savana: n=19,923 amostras (52,75%); campos abertos: n=3,374 amostras (8,93%).

Em relação ao gradiente de disponibilidade energética, florestas são adaptadas, com altos níveis de resiliência, a uma estreita faixa de elevadas temperaturas médias anuais (entre 20-28 °C), porém tolerando apenas uma baixa variabilidade intranual (entre 0-5 °C/ano). Fora dessa faixa foi observada uma perda drástica de resiliência do ecossistema. Por outro lado,

savanas possuem alta resiliência em temperaturas médias anuais maiores que 10 °C, suportando também temperaturas superiores a 25 °C. A resiliência tende a diminuir em temperaturas abaixo de 10 °C. Savanas também persistem em locais com grande variação na temperatura ao longo do ano que podem alcançar até 20 °C de diferença entre as temperaturas mínimas e máximas. Campos abertos são adaptados a temperaturas negativas até altas temperaturas médias anuais, próximo aos 20 °C, com grande amplitude térmica anual (acima de 5 °C até 20 °C/ano). No que diz respeito as tendências de incremento da temperatura em dados observados e simulados em um futuro próximo, delimitado pelo polígono cinza, tais condições poderiam favorecer o ecossistema florestal, desde que não haja um aumento da amplitude anual da temperatura. Caso ocorra um aumento da variabilidade anual de temperatura, o cenário seria mais favorável a savanas em detrimento florestas, as quais provavelmente perderiam resiliência nesse caso.

#### 2.3.4 Capacidade adaptativa dos ecossistemas terrestres

Em termos de disponibilidade de umidade, florestas e savanas apresentam uma resposta como uma forte relação adaptativa do tipo nicho-específica, persistindo sobre uma faixa específica do gradiente de umidade (Figura 2.3). Nesse caso, tal padrão sugere uma baixa capacidade adaptativa a novas condições fora do nicho climático ótimo dos ecossistemas. Por outro lado, campos abertos mostraram a manutenção de altos níveis de resiliência sob uma vasta amplitude de disponibilidade de umidade. O padrão é ainda mais realçado no eixo da sazonalidade da precipitação, onde tal ecossistema tem condições de manter altos níveis de resiliência sob uma grande amplitude de disponibilidade de umidade. A maior restrição adaptativa em termos de resiliência de campos abertos são as regiões com volumes de chuva superiores a 2000 mm/ano.

Por outro lado, em relação ao gradiente de temperatura, savanas e campos abertos teriam uma maior capacidade adaptativa a novidades climáticas em um futuro próximo devido ocuparem com altos valores de resiliência um vasto conjunto de combinações de temperatura. O ecossistema florestal, em termos de temperatura, possui um nicho climático relativamente estreito em comparação aos outros dois estados estáveis, apresentando alta resiliência apenas sob condições de altas temperaturas combinadas com uma baixa variabilidade anual. Tal fato sugere que savanas e campos abertos apresentam uma maior capacidade adaptativa a mudanças na ordem de disponibilidade energética do que floresta, a qual possui um estreito nicho climático.

## 2.4 Discussão

Nossos resultados indicam que os ecossistemas terrestres da América do Sul são sensíveis em alguma medida se estes forem submetidos ao aumento gradual de estresse climático. Isso era esperado visto que a frequência relativa dos ecossistemas deveria diminuir a medida que condições marginais do nicho climático do estado estável em questão se consolidam. No entanto, há diferenças na forma das respostas entre os estados estáveis. Quando os parâmetros do modelo exponencial foram comparados entre os ecossistemas, floresta apresentou a menor resistência ao estresse climático, o que indica uma maior sensibilidade intrínseca a mudanças no clima. Estudos corroboram esse resultado, indicando que florestas são mais sensíveis a variabilidade climática (Holmgren et al., 2013; Seddon et al., 2016), principalmente em função do eixo da disponibilidade de umidade (Hilker et al., 2014; Malhi et al., 2008; Seidl et al., 2017). Esse resultado revela a fragilidade desses ecossistemas à mudanças climáticas, uma vez que a vulnerabilidade é positivamente correlacionada com a sensibilidade (Dawson et al., 2011).

A curva de resposta do estado estável de floresta aponta também que bastaria um pequeno incremento sob o gradiente de estresse climático que tal fato poderia disparar transformações de grande magnitude e em larga escala, caso seja atingido um limiar de ruptura (Nobre e Borma, 2009; Salazar et al., 2007; Salazar e Nobre, 2010). Esse fator pode ser crítico em curto prazo e com níveis de transformações aceleradas como as atuais, de modo que é particularmente crítico identificar limiares de rápido declínio florestal porque podem custar algumas décadas para as florestas restaurarem os serviços que elas fornecem (Trumbore et al., 2015). Por outro lado, seria necessário um input maior de estresse climático para savanas ou campos abertos se tornarem mais suscetíveis a transformações de grande magnitude. Talvez fatores ecológicos, históricos e evolutivos podem explicar a maior tolerância ao estresse climático dos outros estados estáveis com menor percentual de cobertura de árvores, principalmente quanto ao déficit hídrico e o efeito do fogo sobre a biota (Bond e Keeley, 2005; Jolly et al., 2015).

Dados observados mostram que quando florestas são submetidas em algum grau ao estresse climático, principalmente ao déficit de umidade, a sua capacidade de reter CO<sub>2</sub> na biomassa é comprometida (Baccini et al., 2017; Brienen et al., 2015; Feldpausch et al., 2016; Phillips et al., 2009). A redução da disponibilidade de umidade ao longo do ano afeta a composição florística de espécies florestais (Esquivel-Muelbert et al., 2017) e também está associada a altas taxas de mortalidade de árvores (Allen et al., 2010; Greenwood et al., 2017). Além disso o estresse hídrico, combinado com fatores como o fogo, podem provocar a perda

de espécies e a erosão da biodiversidade (Barlow e Peres, 2008; Brando et al., 2014). Além disso, mudanças no uso do solo em largas escalas, como desmatamento ou exploração seletiva de madeira, tem afetado parâmetros climáticos biofísicos, como a temperatura do ar (Alkama e Cescatti, 2016), assim como o regime de precipitação (Chambers e Artaxo, 2017; Khanna et al., 2017). Visto que a temperatura é um importante preditor da manutenção de estrutura e função dos ecossistemas terrestres, é esperado que essas variações bioclimáticas de temperatura afetem diretamente e de maneira negativa, a resiliência das florestas.

A provável resposta dos ecossistemas se forem expostos à condições climáticas não-análogas as quais eles estão adaptados é a perda de resiliência do ecossistema. Levando em conta a orientação das mudanças de dados observados e simulações, principalmente de acentuação do déficit hídrico, nossos resultados indicam que as florestas são mais propensas a encarar condições climáticas desfavoráveis em um futuro próximo do que os outros ecossistemas terrestres com menor percentual de cobertura vegetal. Isso implica em um quadro de maior vulnerabilidade desses ecossistemas, já que isso está relacionado a uma chance maior de exposição a climas não-análogos (Dawson et al., 2011). Evidências empíricas mostram que a floresta tem apresentado uma recuperação mais lenta da biomassa após eventos extremos de seca em áreas de bordas do sudoeste amazônico (Morton et al., 2013; Saatchi et al., 2013), sugerindo que o ecossistema florestal tem perdido resiliência em largas escalas ao longo dos últimos anos.

Em contrapartida, essas novas condições climáticas podem virtualmente favorecer outros estados estáveis, com o respectivo incremento de sua resiliência. Desse modo, se torna evidente que a dinâmica de resiliência dentro de um sistema ecológico com multiestabilidade está intimamente relacionado a eventos de transição entre os estados estáveis e depende diretamente da orientação da mudança, podendo favorecer um ou outro estado estável. Por exemplo, no fim do Mioceno Superior houve uma redução da temperatura global e o ecossistema de campos abertos dominaram a maior parte do continente (Herbert et al., 2016). Porém, no Eoceno, sob condições de temperatura e precipitação mais elevadas, florestas prosperaram em detrimento dos outros dois estados (Fine e Ree, 2006).

Nós assumimos a premissa de que um determinado estado estável do ecossistema só apresentará alta resiliência se este estiver sob as condições ótimas de seu nicho climático ao qual ele evoluiu e está adaptado. Por outro lado, sob condições sub-ótimas ou marginais de seu nicho, a resiliência do ecossistema deverá ser baixa. Em outras palavras, a resposta depende de um fator que é intrínseco a cada estado estável, independente da orientação da

mudança climática. Nós demonstramos que florestas apresentam uma chance maior de sucumbir devido sua baixa resistência ao estresse climático.

Florestas tropicais reconhecidamente possuem uma estreita tolerância termal (Janzen, 1967; Perez et al., 2016). Isso é uma evidência de uma maior vulnerabilidade às mudanças climáticas, pois representa uma baixa capacidade adaptativa em comparação aos outros ecossistemas que conseguem manter altos valores de resiliência sob uma grande amplitude de condições climáticas. Além disso, em tese, para um evento de adaptação ocorrer, a estratégia adaptativa deveria estar dentro dos limites da diversidade de respostas, ou seja, plasticidade fenotípica, mostradas sob o clima atual. Fora dos limites do nicho climático não haveria adaptação em tempo hábil e o ecossistema sucumbiria perdendo estrutura e função até alcançar um ponto de ruptura a outro estado estável.

Nossos resultados apontam que, nesse sentido, savana levam vantagem em relação à floresta. Savanas são bem-sucedidas em um amplo espectro de disponibilidade de umidade e temperatura, tolerando ainda forte sazonalidade climática ao longo do ano. Isso significa que esse estado estável pode manter uma resposta em termos de *treecover* similar a despeito da variação climática, o que confere um grande potencial adaptativo ao ecossistema se este for exposto a condições climáticas não-análogas as atuais.

Aparentemente, não haverá restrições de energia em um futuro próximo, visto que todas as projeções simuladas apontam para um aumento da temperatura, independente do cenário de emissão (IPCC, 2014). Um aumento da concentração de gás carbônico poderia virtualmente favorecer as florestas pelo aumento da disponibilidade de CO<sub>2</sub> como um recurso (Huntingford et al., 2013; Lloyd e Farquhar, 2008). No entanto, o fator mais crítico para a persistência das florestas é a ampla necessidade de umidade (Betts et al., 2008; Davidson et al., 2012; Malhi et al., 2009). Em contraposição a hipótese de que florestas são resilientes a mudanças climáticas (Huntingford et al., 2013), os nossos resultados sugerem que, devido a estreita relação adaptativa de cunho ecofisiológico e evolutivo entre os ecossistemas terrestres e o clima, os altos valores de resiliência climática só podem ser mantidos sob as condições do nicho climático ótimo ocupado pelo ecossistema. Isso deve se refletir sobre as respostas dos ecossistemas após um evento de distúrbio (Poorter et al., 2016).

Nesse contexto de fortes transformações induzidas por mudanças climáticas, a resiliência estimada a partir do nicho climático surge como uma métrica alternativa da saúde dos ecossistemas (Trumbore et al., 2015) que pode ser útil na concepção e execução de estratégias conservacionistas em diferentes escalas. Por exemplo, resiliência ecossistêmica pode ser monitorada em tempo real no sentido de prever eventos catastróficos de transição



entre estados estáveis em função de mudanças climáticas observadas ou simuladas (Verbesselt et al., 2016). Isso é possível visto que dados provenientes de sensores remotos hoje são amplamente disponíveis com alta resolução espacial, espectral e temporal (Turner et al., 2003).

Uma outra aplicação potencial seria subsidiar a restauração dos ecossistemas degradados por atividades humanas. Haja vista que o sucesso de um processo de restauração ecológica deve estar ligado diretamente ao componente de resiliência dos ecossistemas da região-alvo. Em outras palavras, para recuperar, por exemplo, uma floresta em uma área com baixa resiliência para este tipo de ecossistema será mais dispendioso em termos de recursos e tempo, quando não inviável, o que afetaria diretamente a implementação da restauração do ecossistema o mais próximo possível do original. Tal medida exhibe algumas vantagens em relação as tradicionais métricas de diversidade, como riqueza e composição de espécies, pois há a implementação de um conceito que tem implicações sobre a integridade e funcionalidade dos ecossistemas.

## 2.5 AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a Ima Célia Guimarães Vieira, Aline Meiguins de Lima, Roberta Macedo Cerqueira e Edson José Paulino da Rocha por suas valiosas contribuições e sugestões ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

## 2.6 REFERÊNCIAS

- Alkama, R., Cescatti, A., 2016. Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. *Science* (80-.). 351, 600–604.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42–47. doi: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Baccini, A., Walker, W., Carvahlo, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., Houghton, R., 2017. Tropical forests are a net carbon source based on new measurements of gain and loss. *Rev.* 5962, 1–11. doi:10.1126/science.1252826
- Barlow, J., Peres, C.A., 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363, 1787–1794. doi:10.1098/rstb.2007.0013
- Betts, R.A., Malhi, Y., Roberts, J.T., 2008. The future of the Amazon: new perspectives from climate, ecosystem and social sciences. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1729–1735. doi:10.1098/rstb.2008.0011
- Boisier, J.P., Ciais, P., Ducharne, A., Guimberteau, M., 2015. Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. *Nat. Clim. Chang.* 5, 656–660. doi:10.1038/nclimate2658
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387–94. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.025
- Brando, P.M., Balch, J.K., Nepstad, D.C., Morton, D.C., Putz, F.E., Coe, M.T., Silvério, D., Macedo, M.N., Davidson, E. a, Nóbrega, C.C., Alencar, A., Soares-Filho, B.S., 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 6347–52. doi:10.1073/pnas.1305499111
- Breiman, L., 2001. Random forests. *Mach. Learn.* 45, 5–32. doi:10.1023/A:1010933404324
- Brienen, R.J.W., Phillips, O.L., Feldpausch, T.R., Gloor, E., Baker, T.R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S.L., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C, G.A., Bánki, O.S., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R.G.A., Camargo, J.L.C., Castilho, C. V, Chama, V., Chao, K.J., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo Valverde, F., da Costa, L., de

- Oliveira, E.A., Di Fiore, A., Erwin, T.L., Fauset, S., Forsthofer, M., Galbraith, D.R., Grahame, E.S., Groot, N., Hérault, B., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S., Licona, J., Magnussen, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza, C., Neill, D.A., Nogueira, E.M., Núñez, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada, A., Pardo-Molina, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Pickavance, G.C., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Restrepo, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Stropp, J., Talbot, J., ter Steege, H., Teran-Aguilar, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., Toledo, M., Torello-Raventos, M., Umetsu, R.K., van der Heijden, G.M.F., van der Hout, P., Guimarães Vieira, I.C., Vieira, S.A., Vilanova, E., Vos, V.A., Zagt, R.J., 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344–8. doi:10.1038/nature14283
- Chambers, J.Q., Artaxo, P., 2017. Biosphere–atmosphere interactions: Deforestation size influences rainfall. *Nat. Publ. Gr.* doi:10.1038/nclimate3238
- Colwell, R.K., Rangel, T.F., 2009. Hutchinson’s duality: the once and future niche. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106 Suppl, 19651–8. doi:10.1073/pnas.0901650106
- Dantas, D.L., Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R.S., Pausas, J.G., 2016. Disturbance maintains alternative biome states. *Ecol. Lett.* 19, 12–19. doi:10.1111/ele.12537
- Davidson, E.A., de Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., C Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., C. Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., Bustamante, M.M.C., Arau, A.C. De, Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., de Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., C Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., C. Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., 2012. The Amazon basin in transition. *Nature* 481, 321–328. doi:10.1038/nature10717
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M., 2011. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate 332.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rangel, T.F., Loyola, R.D., Hof, C., Nogue, D., Arau, M.B., Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R.D., Hof, C., NoguÃ©s-Bravo, D., AraÃ©jo, M.B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography (Cop.)*. 32, 897–906. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x
- Diniz-Filho, J.A.F., Ferro, V.G., Santos, T., Nabout, J.C., Dobrovolski, R., De Marco, P., 2010. The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix*. *Rev. Bras. Entomol.* 54, 339–349.
- Donoghue, M.J., Edwards, E.J., 2014. Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 547–572. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905

- Elton, C.S., 1927. *Animal Ecology*, Animal ecology. Charles Elton. doi:10.1098/rstb.2010.0107
- Erfanian, A., Wang, G., Fomenko, L., 2017. Unprecedented drought over tropical South America in 2016: significantly under-predicted by tropical SST. *Sci. Rep.* 7, 5811. doi:10.1038/s41598-017-05373-2
- Esquivel-Muelbert, A., Galbraith, D., Dexter, K.G., Baker, T.R., Lewis, S.L., Meir, P., Rowland, L., Costa, A.C.L. da, Nepstad, D., Phillips, O.L., 2017. Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. *Sci. Rep.* 7, 8334. doi:10.1038/s41598-017-08105-8
- Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Lloyd, J., Malhi, Y., Alarcón, A., Dávila, E.Á., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Arroyo, L., Aymard, G.A.C., Baker, T.R., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Castro, W., Chama, V., Chave, J., Domingues, T.F., Fauset, S., Groot, N., Coronado, E.H., Laurance, S., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Licona, J.C., Marimon, B.S., Bautista, C.M., Neill, D.A., Oliveira, E.A., Santos, C.O., Camacho, N.C.P., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R.P., Silveira, M., Steege, H., Stropp, J., Terborgh, J., Heijden, G.M.F., Martinez, R.V., Vilanova, E., Vos, V.A., 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochem. Cycles* 30, 964–982. doi:10.1002/2015GB005133.
- Fine, P.V.A., Ree, R.H., 2006. Evidence for a Time-Integrated Species-Area Effect on the Latitudinal Gradient in Tree Diversity. *Am. Nat.* 168, 796–804. doi:10.1086/508635
- Flores, B.M., Holmgren, M., Xu, C., van Nes, E.H., Jakovac, C.C., Mesquita, R.C.G., Scheffer, M., 2017. Floodplains as an Achilles' heel of Amazonian forest resilience. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201617988. doi:10.1073/pnas.1617988114
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Ann Rev Ecol Syst* 35, 557–581. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711
- Franklin, J., 2010. Mapping species distributions: spatial inference and prediction.
- Friedman, J.H., 1991. Multivariate Adaptive Regression Splines. *Ann. Stat.* 19, 1–67. doi:10.1214/aos/1176347963
- Fu, R., 2015. Global warming-accelerated drying in the tropics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 201503231. doi:10.1073/pnas.1503231112
- Fu, R., Yin, L., Li, W., Arias, P.A., Dickinson, R.E., Huang, L., Chakraborty, S., Fernandes, K., Liebmann, B., Fisher, R., Myneni, R.B., 2013. Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 18110–18115. doi:10.1073/pnas.1302584110
- Funk, Funk, C., Verdin, A., Michaelsen, J., Peterson, P., Pedreros, D., Husak, G., 2015. A global satellite-assisted precipitation climatology. *Earth Syst. Sci. Data* 7, 1–15. doi:10.5676/DWD

- Garcia, R.A., Cabeza, M., Rahbek, C., Araujo, M.B., 2014. Multiple Dimensions of Climate Change and Their Implications for Biodiversity. *Science* (80-). 344, 1247579–1247579. doi:10.1126/science.1247579
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.D., Fensham, R., Laughlin, D.C., Kattge, J., Bönisch, G., Kraft, N.J.B., Jump, A.S., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol. Lett.* doi:10.1111/ele.12748
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427–433.
- Guisan, A., Edwards, T.C., Hastie, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Modell.* 157.
- Guisan, A., Thuiller, W., Antoine, G., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Guisan, A., Zimmerman, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135, 147–186.
- Gunderson, L., 2000. Ecological resilience in theory and application. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 425–439. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.425
- Hastie, T., Tibshirani, R., 1986. Generalized Additive Models. *Statistics (Ber)*. 10, 409–435. doi:10.1214/ss/1177013604
- Herbert, T.D., Lawrence, K.T., Tzanova, A., Peterson, L.C., Caballero-Gill, R., Kelly, C.S., 2016. Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nat. Geosci.* 9. doi:10.1038/ngeo2813
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hilker, T., Lyapustin, A.I., Tucker, C.J., Hall, F.G., Myneni, R.B., Wang, Y., Bi, J., Mendes de Moura, Y., Sellers, P.J., 2014. Vegetation dynamics and rainfall sensitivity of the Amazon. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 16041–16046. doi:10.1073/pnas.1404870111
- Hirota, M., Holmgren, M., Nes, E.H. Van, Scheffer, M., 2011. Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science* (80-). 334, 232–235. doi:10.1126/science.1210657
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *J. Appl. Ecol.* 45, 1372–1381. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000245
- Holmgren, M., Hirota, M., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2013. Effects of interannual climate variability on tropical tree cover. *Nat. Clim. Chang.* 3, 755–758. doi:10.1038/nclimate1906

- Huntingford, C., Zelazowski, P., Galbraith, D., Mercado, L.M., Sitch, S., Fisher, R., Lomas, M., Walker, A.P., Jones, C.D., Booth, B.B.B., Malhi, Y., Hemming, D., Kay, G., Good, P., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Atkin, O.K., Lloyd, J., Gloor, E., Zaragoza-Castells, J., Meir, P., Betts, R., Harris, P.P., Nobre, C., Marengo, J., Cox, P.M., 2013. Simulated resilience of tropical rainforests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nat. Geosci.* 6, 268–273. doi:10.1038/ngeo1741
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014 Synthesis Report. Contrib. Work. Groups I, II III to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.* 1–151.
- Janzen, D.H., 1967. Why Mountain Passes Are Higher in the Tropics. *Am. Nat.* doi:10.1086/282487
- Jolly, W.M., Cochrane, M.A., Freeborn, P.H., Holden, Z.A., Brown, T.J., Williamson, G.J., Bowman, D.M.J.S., 2015. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nat. Commun.* 6, 1–11. doi:10.1038/ncomms8537
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R. V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2905–2935. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x
- Khanna, J., Medvigy, D., Fueglistaler, S., Walko, R., 2017. Regional dry-season climate changes due to three decades of Amazonian deforestation. doi:10.1038/NCLIMATE3226
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfili, J., Hutley, L.B., Ratnam, J., Jose, J.S., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., San Jose, J., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R.,

- Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., 2014. Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science* (80-). 343, 548–553. doi:10.1126/science.1247355
- Lloyd, J., Farquhar, G.D., 2008. Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1811–1817. doi:10.1098/rstb.2007.0032
- Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 20610–20615. doi:10.1073/pnas.0804619106
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169–72. doi:10.1126/science.1146961
- Manel, S., Dias, J.M., Ormerod, S.J., 1999. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: A case study with a Himalayan river bird. *Ecol. Modell.* 120, 337–347. doi:10.1016/S0304-3800(99)00113-1
- Mann, M.E., Miller, S.K., Rahmstorf, S., Steinman, B.A., Tingley, M., 2017. Record temperature streak bears anthropogenic fingerprint. *Geophys. Res. Lett.* 7936–7944. doi:10.1002/2017GL074056
- Mayer, A.L., Khalyani, A.H., 2011. Grass Trumps Trees with Fire. *Science* (80-). 334, 188–189. doi:10.1126/science.1213908
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resour. Institute, Washington, DC.
- Morton, D.C., Le Page, Y., DeFries, R., Collatz, G.J., Hurtt, G.C., 2013. Understorey fire frequency and the fate of burned forests in southern Amazonia. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368, 20120163–20120163. doi:10.1098/rstb.2012.0163
- Nobre, C.A., Borma, L.D.S., 2009. “Tipping points” for the Amazon forest. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 1, 28–36. doi: 10.1016/j.cosust.2009.07.003
- Oliveras, I., Malhi, Y., 2016. Many shades of green: The dynamic tropical forest-savanna transitions. *Philos. Trans. Ser. B, Biol. Sci.* doi: 10.1002/cjoc.2013.
- Pecl, G.T., Araujo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengard, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnertved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchel, N.J., 2017. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science* (80-). in press. doi:10.1126/science. aai9214
- Perez, T.M., Stroud, J.T., Feeley, K.J., 2016. Thermal trouble in the tropics. *Science* (80-). 351, 1392–1393. doi:10.1126/science. aaf3343

- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Bastos Araujo, M., 2011. Ecological niches and geographic distributions, *Choice Reviews Online*. doi:10.5860/CHOICE.49-6266
- Phillips, O.L., Aragão, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. a, van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, A.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jiménez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D. a, Nepstad, D., Patiño, S., Peñuela, M.C., Prieto, A., Ramírez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H. Ter, Stropp, J., Vásquez, R., Zelazowski, P., Alvarez Dávila, E., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio C, E., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Peña Cruz, A., Pitman, N.C. a, Núñez Vargas, P., Ramírez-Angulo, H., Rudas, A., Salamão, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., Heijden, G. Van Der, Cristina, Á., Oliveira, A. De, Dávila, E.A., Fiore, A. Di, C, E.H., Cruz, A.P., Vargas, P.N., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* (80-). 323, 1344–1347. doi:10.1126/science.1164033
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Dudík, M., Schapire, R.E., Blair, M.E., 2016. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* (Cop.). 40, 887–893. doi:10.1111/ecog.03049
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., Phillips, E.N.C.A.N.D.P.R., J, S., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190, 231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321–326. doi:10.1038/315635c0
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Zambrano, A.M.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., Almeida-cortez, J.S. De, Cabral, G.A.L., Jong, B.H.J. De, Denslow, J.S., Dent, D.H., Dewalt, S.J., Hernandez-stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J., Lohbeck, M., Marín-spiotta, E., Martínez-ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-gaona, S., Oliveira, A.A. De, Orihuela-belmonte, E., Peña-claros, M., Pérez-garcía, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-velázquez, J., Romero-pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 1–15. doi:10.1038/nature16512
- Reyer, C.P.O., Rammig, A., Brouwers, N., Langerwisch, F., 2015. Forest resilience, tipping points and global change processes. *J. Ecol.* 103, 1–4. doi:10.1111/1365-2745.12342
- Saatchi, S., Asefi-Najafabady, S., Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Anderson, L.O., Myneni, R.B., Nemani, R., 2013. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 565–570. doi:10.1073/pnas.1204651110
- Salazar, L.F., Nobre, C.A., 2010. Climate change and thresholds of biome shifts in Amazonia. *Geophys. Res. Lett.* 37, 1–5. doi:10.1029/2010GL043538



- Salazar, L.F., Nobre, C.A., Oyama, M.D., 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America 34. doi:10.1029/2007GL029695
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E.H., Rietkerk, M., Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, 53–59. doi:10.1038/nature08227
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. a, Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–6. doi:10.1038/35098000
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* 18, 648–656. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.002
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Dakos, V., Nes, E.H. Van, 2015. Generic Indicators of Ecological Resilience: Inferring the Chance of a Critical Transition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* doi:10.1146/annurev-ecolsys-112414-054242
- Schimel, D., Latimer, A., Jetz, W., Cavender-bares, J., Pavlick, R., Schimel, D., Davis, F.W., Asner, G.P., Guralnick, R., Kattge, J., Latimer, A.M., Moorcroft, P., Schaepman, M.E., Schildhauer, M.P., Schneider, F.D., Schrod, F., Stahl, U., Ustin, S.L., 2016. Monitoring plant functional diversity from space. *Nat. Publ. Gr.* 1–5. doi:10.1038/nplants.2016.24
- Scull, P., Franklin, J., Chadwick, O.A., 2005. The application of classification tree analysis to soil type prediction in a desert landscape. *Ecol. Modell.* 181, 1–15. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.06.036
- Seddon, A.W., Macias-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D., Willis, K.J., 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531, 229–232. doi:10.1038/nature16986
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T., Reyer, C., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Chang.* 7, 395–402. doi:10.1038/nclimate3303
- Soberón, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 19644–19650. doi:10.1073/pnas.0901637106
- Staver, A.C., Archibald, S., Levin, S., 2011. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science* (80-). 334, 230–232. doi:10.1126/science.1210465
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., Araujo, M.B., 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography (Cop.)*. 32, 369–373. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x
- Townshend, J.R., Hansen, M.C., Carroll, M., DiMiceli, C., Sohlberg, R., Huang, C., 2011. Vegetation Continuous Fields MOD44B, 2010 Percent Tree Cover. Collect. 5, Univ. Maryland, Coll. Park. Maryl. 1–12. doi: <http://glcf.umiacs.umd.edu/data/vcf/>
- Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. *Science* (80-). 349, 814–818. doi:10.1126/science.aac6759

- Tuanmu, M.N., Jetz, W., 2014. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1031–1045. doi:10.1111/geb.12182
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., Steininger, M., 2003. Remote sensing for biodiversity science and conservation.
- Verbesselt, J., Umlauf, N., Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., Herold, M., Zeileis, A., Scheffer, M., 2016. Remotely sensed resilience of tropical forests. *Nat. Clim. Chang.* 1, 1–5. doi:10.1038/nclimate3108
- Williams, J.W., Jackson, S.T., Kutzbach, J.E., 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD.
- Zemp, D.C., Schleussner, C.-F., Barbosa, H.M.J., Hirota, M., Montade, V., Sampaio, G., Staal, A., Wang-Erlandsson, L., Rammig, A., 2017a. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. *Nat. Commun.* 8, 14681. doi:10.1038/ncomms14681
- Zemp, D.C., Schleussner, C.F., Barbosa, H.M.J., Rammig, A., 2017b. Deforestation effects on Amazon forest resilience. *Geophys. Res. Lett.* 44, 6182–6190. doi:10.1002/2017GL072955

## **CAPÍTULO 3 MUDANÇAS CLIMÁTICAS PODEM PROMOVER EVENTOS CATASTRÓFICOS SOBRE A FLORESTA AMAZÔNICA**

### **Resumo**

A consolidação de um clima não-análogo em um futuro próximo provavelmente afetará a estrutura e o funcionamento da maior floresta tropical do planeta. No entanto, os mecanismos ecológicos subjacentes a estes potenciais eventos ainda são pouco compreendidos. Aqui, nós investigamos o mecanismo responsável por controlar o regime de transição floresta-savana através de uma medida objetiva de resiliência, baseada no nicho climático multidimensional dos ecossistemas. Os padrões observados, de forma espacialmente explícita, evidenciam que há uma dominância alternada, onde floresta e savana possuem suas respectivas bacias de atração. Porém, nós observamos que os dois estados estáveis podem coexistir apenas em uma estreita zona ecotonal de biestabilidade. Nessa região em particular, há uma equivalência entre floresta e savana em termos quantitativos e sua presença indica, além de uma baixa histerese, uma propensão a um regime de transição catastrófico entre floresta e savana. Nesse sentido, nós determinamos os níveis críticos de resiliência que intermediam a dinâmica de transição entre floresta e savana através de tal zona ecotonal biestável. Além disso, nós encontramos que essa região biestável está fortemente associada a limiares climáticos críticos, principalmente sobre o eixo da disponibilidade de umidade e sazonalidade climática, porém com menor efeito da temperatura média anual. Nesse sentido, nós podemos esperar que se tais limiares climáticos forem alcançados, em função das mudanças climáticas em curso, e os limites de resiliência da floresta forem ultrapassados, eventos catastróficos em larga escala serão disparados. Os efeitos esperados passam pela erosão da biodiversidade amazônica, com a extinção maciça de espécies, culminando na consolidação de um estado estável com ecossistemas simplificados, com menor densidade de cobertura de árvores.

**Palavras-chave:** Amazônia, resiliência, biestabilidade, regime de transição catastrófico, limiares críticos de resiliência.

**Abstract**

The consolidation of a non-analogous climate in the near future is likely to affect the structure and functioning of the most extensive rainforest on the planet. However, ecological mechanisms underlying these potential events are still poorly understood. Here, we investigate the mechanism responsible for controlling the forest-savanna transition regime through a measured objective of resilience, based on the multidimensional climatic niche of ecosystems. The standards observed, in a spatially explicit way, show that there is an alternating dominance, where forest and savanna have their respective basins of attraction. However, we note that the two stable states can coexist only in a narrow ecotonal zone of bistability. In this region, in particular, there is an equivalence between forest and savanna in quantitative terms and its presence indicates, in addition to a low hysteresis, a propensity for a catastrophic regime shift between forest and savanna. In this sense, we determine the critical levels of resilience that intermediate the dynamics of transition between forest and savanna through such bistable ecotonal zone. Also, we found that this bistable region is strongly associated with thresholds climatic conditions, mainly on the axis of the availability of humidity and seasonality climatic, but with a lower effect of the annual average temperature. In this sense, we can that if such climatic thresholds are reached, due to and forest resilience limits are exceeded, catastrophic will be triggered. The expected effects are due to the erosion of the Amazonian biodiversity, with the massive extinction of species, culminating in the consolidation of a stable state with ecosystems simplified, with lower density of tree cover.

**Keywords:** Amazon, resilience, bistability, catastrophic regime shift, tipping point.

### 3.1 Introdução

Dados observados apontam que 2016 foi o ano mais quente e seco na Amazônia desde o início das observações (Jiménez-Muñoz et al., 2016). Nesse contexto, o fenômeno El Niño (ENSO) assume um papel-chave como um fator determinante dos eventos climáticos extremos interanuais na Amazônia. Esse padrão climático, com temperaturas mais altas e maior duração da estação seca, parece compor uma tendência para o bioma, sobretudo em suas bordas de leste a sudoeste (Li et al., 2008; Fu et al., 2013; Jiménez-Muñoz et al., 2013). Para um futuro próximo, a previsão é de acentuação desse cenário, visto que simulações climáticas prevêm que até o final do século 21, a bacia amazônica sofrerá com condições não-análogas com pouca sobreposição ao clima atual (Williams et al., 2007; Malhi et al., 2009; Garcia et al., 2014).

Os ecossistemas terrestres reconhecidamente dependem da disponibilidade energética e de umidade para manutenção de sua estrutura e funcionamento (Murphy & Bowman, 2012; Donoghue & Edwards, 2014; Oliveras & Malhi, 2016). Contudo, florestas não são apenas um recipiente passivo das condições abióticas (Zemp et al., 2017). A floresta amazônica, com sua imensa riqueza biológica (Mittermeier et al., 2003), desempenha um papel-chave no sistema climático global, integrando uma intrincada rede de feedbacks de matéria e energia em largas escalas (Aragão et al., 2014; Nobre et al., 2016). Portanto, é esperado que as mudanças climáticas em curso, promovidas principalmente pela crescente taxa de emissão de gases do efeito estufa para a atmosfera (IPCC, 2014), afetem a integridade e o funcionamento da floresta amazônica (Davidson et al., 2012), o que pode acarretar no comprometimento de um enorme conjunto de bens e serviços fornecidos aos seres humanos (Cardinale et al., 2012; Pecl et al., 2017).

No entanto, ainda existem muitas incertezas sobre como a floresta responderá se houver a consolidação de tais mudanças no clima. Isso, em grande parte, se deve a não inclusão de mecanismos biológicos na construção de modelos preditivos (Urban et al., 2016). De acordo com a teoria da estabilidade ecológica (Scheffer et al., 2001), ao longo de um gradiente ambiental, um regime de transição catastrófico pode ser disparado repentinamente entre estados estáveis se um determinado limiar de resiliência for alcançado. Virtualmente os ecossistemas como estados estáveis podem coexistir sobre a mesma faixa do gradiente ambiental, fenômeno descrito como biestabilidade (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011). Um conceito central na teoria da estabilidade ecológica é o de resiliência. Resiliência, no contexto de sistemas ecológicos complexos, pode ser interpretado como a capacidade de um

ecossistema se recuperar após sofrer um distúrbio (Holling, 1973; Pimm, 1984; Scheffer et al., 2001; Folke et al., 2004).

Neste estudo, para compreender as potenciais respostas da floresta amazônica frente as mudanças no clima, nós propomos investigar o mecanismo ecológico que controla os regimes de transição entre floresta-savana e as devidas implicações sobre o ecossistema florestal. Para alcançar tal objetivo, nós medimos e mapeamos a resiliência dos estados estáveis de floresta e savana, através da modelagem do nicho climático multidimensional dos ecossistemas, utilizando dados de sensores remotos de alta resolução espacial (Anjos & Toledo, in prep.). Essa nova abordagem, que integra diferentes corpos teóricos e metodológicos, representa um significativo avanço para a conservação da biodiversidade amazônica pois melhorará nossa capacidade preditiva em antecipar eventos catastróficos de transição.

## **3.2 Material e métodos**

### **3.2.1 Modelando o nicho climático multidimensional de floresta e savana**

Os dados de presença-ausência dos estados estáveis dos ecossistemas, usados como input na modelagem de nicho ecológico, foram definidos a partir de um histograma de frequência trimodal da variável cobertura de árvores (0-100%), provenientes do sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer Satellite) (Townshend et al., 2011). A resolução espacial do raster é de 6 km de lado e abrange toda a América do Sul. O estado estável de savana apresenta valores de cobertura de árvores entre 5 e 60%, enquanto que floresta apresenta valores superiores a 60% (Hirota et al., 2011). Dentro desse intervalo, o estado estável em questão assume o valor de presença (1), e fora é considerado como ausente (0). Após a correção das imprecisões de classificação devido ao viés do uso histórico do solo, realizada com uma base consensual de classes de vegetação de alta resolução (Tuanmu & Jetz, 2014), o raster foi convertido para o formato vetorial de ponto, onde cada observação recebeu a respectiva coordenada geográfica de longitude e latitude.

Como preditores bioclimáticos para a modelagem de nicho ecológico, nós usamos o dataset climático CHPclim (v.1.0) produzido pelo Climate Hazards Group's Precipitation Climatology com uma resolução espacial de  $0.05^\circ$  (~ 6 km) para descrever os padrões de precipitação da América do Sul (Funk et al., 2015). Os padrões de temperatura ao longo do continente foram descritos com a base de dados do WorldClim (Hijmans et al., 2005) com resolução espacial de  $0.041^\circ$  (~5 km). Nós selecionamos quatro preditores bioclimáticos

relacionados a disponibilidade energética (temperatura) e de umidade (precipitação), os quais são fatores reconhecidamente importantes do ponto de vista ecofisiológico dos ecossistemas (Lehmann et al., 2014; Oliveras & Malhi, 2016): (1) precipitação acumulada anual (ACP); (2) sazonalidade da precipitação (PSC); (3) temperatura média anual (AAT) e (4) amplitude anual de temperatura (ART).

Para modelar o nicho ecológico dos ecossistemas como estados estáveis, nós utilizamos o pacote *biomod2* implementado no software R (Thuiller et al., 2009). Os modelos de nicho foram calibrados utilizando dados de presença-ausência de cada ecossistema combinado com os quatro preditores bioclimáticos descritos acima. Nós adotamos a estratégia de ensemble, que consiste em enfatizar as previsões mais consensuais entre diferentes métodos de modelagem (Araújo & New, 2007; Franklin, 2010), minimizando assim o efeito das incertezas sobre a predição dos modelos (Diniz-Filho et al., 2009). Os modelos foram rodados utilizando 10 métodos diferentes: Bioclim (SRE), Classification Tree Analysis (CTA) (Scull et al., 2005); Maxent (Phillips et al., 2006, 2016); Random Forest (RF) (Breiman, 2001); Generalized Linear Models (GLM) (Guisan et al., 2002); Generalized Additive Models (GAM) (Hastie & Tibshirani, 1986); Function Discriminant Analysis (FDA) (Manel et al., 1999); Artificial Neural Networks (ANN) (Manel et al., 1999); Multiple Additive Regression Splines (MARS) (Friedman, 1991).

Para cada método foram rodadas 10 réplicas com partição de 75 e 25% para treino e teste, respectivamente. A avaliação da qualidade dos modelos produzidos pelos diferentes métodos foi feita com as métricas True Skill Statistics (TSS) e Receive Operating Characteristic (ROC). Os melhores modelos para compor o ensemble foram selecionados utilizando a métrica TSS que mede a qualidade combinando sensibilidade e especificidade (Allouche et al., 2006). Para efeito de limiar foram considerados para compor o ensemble apenas os modelos com  $TSS \geq 0.6$ . O modelo de distribuição consensual foi então obtido através da média aritmética entre os melhores modelos dos diferentes métodos (Diniz-Filho et al., 2010).

### 3.2.2 Limite espacial de resiliência para floresta e savana

Este estudo enfatiza os mecanismos naturais de transição entre a floresta amazônica e os ecossistemas savaníceos adjacentes (e.g. cerrado, gransabana) a partir de um gradiente de resiliência baseado no nicho climático multidimensional de estados estáveis. Portanto, a área do estudo compreende toda a bacia amazônica e as áreas adjacentes fronteiriças ao bioma,

situada entre as latitudes 10° N e 20° S e longitudes 40°W e 80° W. A resolução espacial do raster é de 0.05° (~ 6 km) contendo 432,042 pixels.

Aqui os modelos de adequabilidade climática, derivados da modelagem de nicho ecológico são usados alternativamente como uma medida direta e objetiva de resiliência dos ecossistemas (Anjos & Toledo, in prep). Para identificar os limites geográficos de resiliência entre a floresta amazônica e savanas adjacentes, nós calculamos a amplitude entre os gradientes de resiliência dos dois estados estáveis, sobre todas os pixels da área de estudo, a fim de identificar as zonas de dominâncias e aquelas onde há biestabilidade entre os ecossistemas de forma espacialmente explícita. As regiões com altos valores de amplitude indicam que floresta ou savana, dependendo da região, apresentam a dominância em termos de resiliência, enquanto que baixos valores de amplitude (próximos de zero), indicam que há um contrabalanceamento da resiliência entre os dois ecossistemas, de forma que os ecossistemas seriam equivalentes ao apresentarem biestabilidade.

### 3.2.3 Prevendo os limiares de resiliência em regimes de transição

Para identificar os limiares críticos de resiliência antes de regimes de transição entre floresta e savana, nós calculamos a proporção observada de cada estado estável (floresta ou savana) ao longo de cada unidade medida de resiliência florestal para a área do estudo. Foram contabilizadas 446 amostras independentes e sem autocorrelação espacial, onde foram calculadas a proporção de floresta e savana, variando entre 0 (zero) e 1 (um) ao longo do gradiente de resiliência. As proporções observadas, tal como variável resposta, foram então plotadas em função do gradiente de resiliência florestal. Em seguida, nós ajustamos um modelo estatístico de regressão local não-linear (LOESS) aos dados observados a fim de estimar os pontos de corte críticos sob o gradiente de resiliência no momento em que as curvas assumissem um comportamento independente e divergentes entre si.

### 3.2.4 Calculando a tendência a um regime de transição e seus limiares climáticos associados

Nós medimos a propensão a regimes de transições a partir do cálculo da anomalia espacial da resiliência entre os rasters dos dois estados estáveis. Os valores do output da operação variam entre [+1000] (positivo), os quais são relacionados ao aumento da resiliência de floresta, e [-1000] (negativo) que indicam um aumento da resiliência de savana. Usando esse gradiente, nós contabilizamos o número de observações de floresta e savana sob cada



unidade da anomalia medida para calcular a proporção observada de floresta e savana ao longo do gradiente da anomalia. Após esse procedimento, que gerou um conjunto de 1,805 observações com independência estatística e sem autocorrelação espacial, nós plotamos as observações sob um scatterplot bidimensional, onde os respectivos preditores bioclimáticos são os eixos.

Nós separamos os fatores sob o espaço climático bidimensional em (a) disponibilidade energética e umidade e (b) sazonalidade climática. Após isso, nós então ajustamos um modelo linear, o qual a orientação da reta indicará qual o tipo de relação estatística entre os preditores e qual a tendência a transformações entre os ecossistemas. Atribuindo um gradiente de cor, relacionado a variável de tendências a um regime de transição, foi possível também identificar a partir de mudanças bruscas de cor os limiares climáticos críticos para a transição entre os estados estáveis.

### **3.3 Resultados**

Nós mapeamos a distribuição da resiliência ecossistêmica dos estados estáveis de floresta e savana com base na ocupação de seus respectivos nichos climáticos multidimensionais (Figura 3.1 A e B). Os modelos apresentaram alta sensibilidade ao preverem a dominância alternada dos estados estáveis sobre o espaço com a substituição geográfica sincronizada entre os ecossistemas. Tal padrão de dominância alternada entre os dois estados estáveis fica ainda mais evidente na Figura 1C, onde altos valores de amplitude de resiliência dominam quase toda a área do estudo. Contudo, nós detectamos apenas uma estreita fronteira de biestabilidade entre os dois ecossistemas, onde prevalecem baixos valores de amplitude de resiliência (próximo a zero), realçada pelos retângulos pretos na Figura 3.1 C. Tal zona ecotonal biestável deve ser responsável pela mediação de eventos de transição entre os dois estados estáveis, sendo descrita no campo teórico como ponto de Maxwell. Sua presença indica, além de biestabilidade entre os ecossistemas, uma baixa histerese, caso ocorra o retorno ao estado estável original.

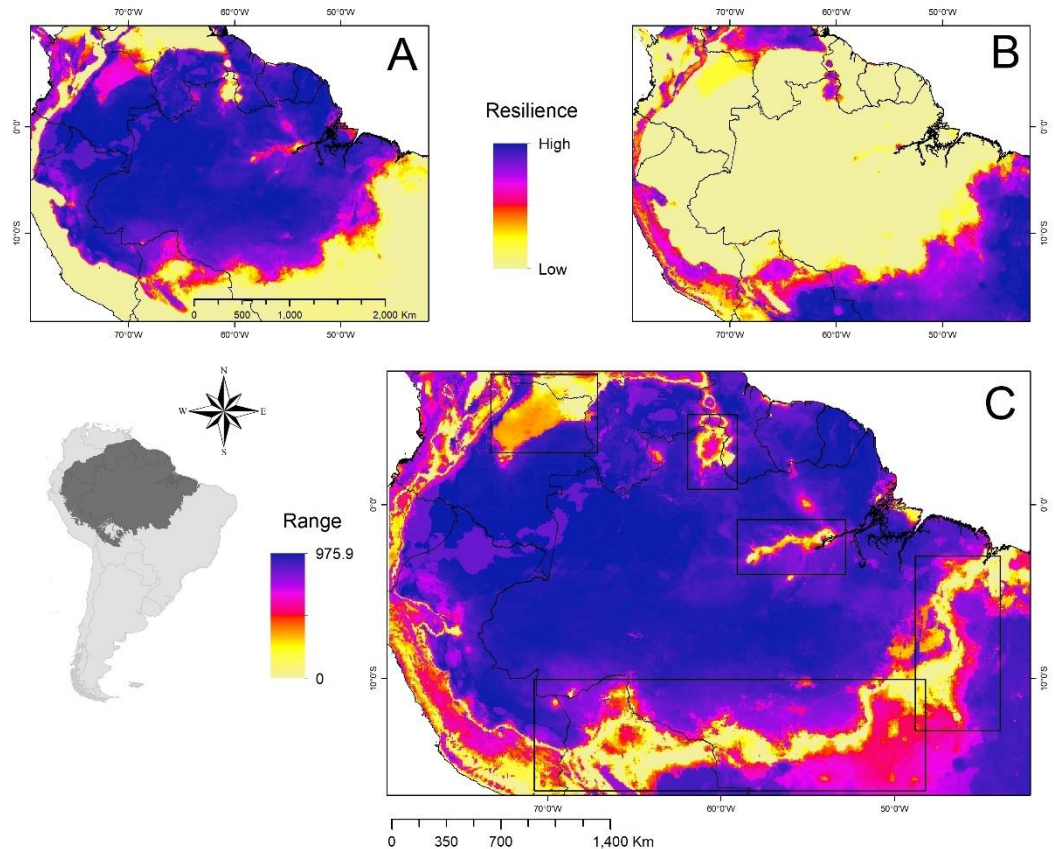


Figura 3.1. Gradiente de resiliência ecossistêmica e a detecção do ponto de Maxwell. Resiliência climática estimada para floresta (A) e para savana (B). Em (C), a amplitude de resiliência entre os gradientes de floresta e savana. Os retângulos em (C) sob os menores valores indicam a fronteira entre os dois ecossistemas, onde prevalece um padrão de biestabilidade e baixa histerese.

Na Figura 3.2, nós observamos empiricamente, sob o gradiente de resiliência florestal, que a partir de um determinado limite, na direção dos maiores valores, há a predominância do estado estável de floresta (bolas verdes), refletida na maior proporção de observações quando comparado a savanas (bolas roxas). Abaixo de um determinado limite de resiliência, na direção dos menores valores, o padrão se inverte, visto que há proporcionalmente mais savana do que floresta. Porém, entre os dois extremos do gradiente, identificamos uma zona ecotonal de resiliência (retângulo verde-musgo), onde os valores observados entre floresta e savana são proporcionalmente similares ( $\sim 0.5$ ), indicando a presença de mosaicos de habitats na paisagem, onde não há dominância de nenhum dos dois estados estáveis (Figura 3.2). Com o auxílio de um modelo de regressão local não-linear ajustado aos dados, nós observamos que os valores críticos de resiliência, antes de eventos catastróficos de transição entre floresta e savana, estão entre 704 a 448 sob o gradiente de resiliência florestal.

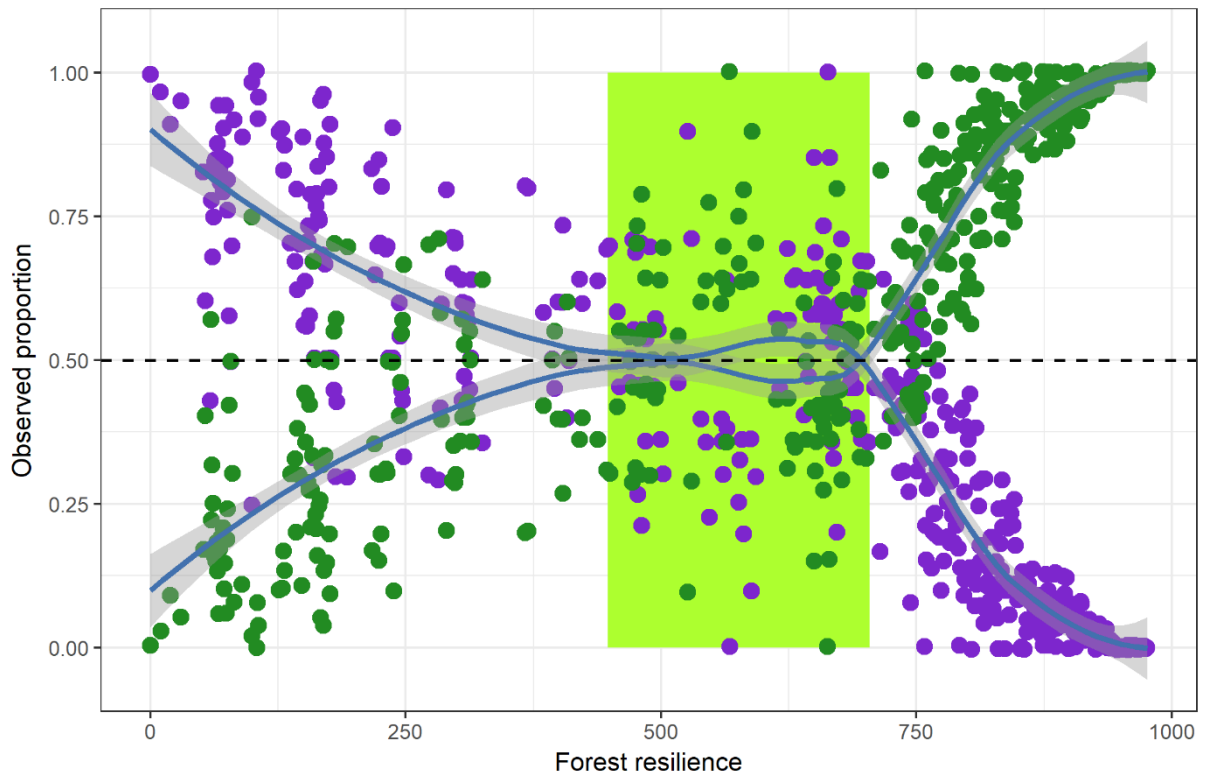


Figura 3.2. Limiares críticos de resiliência e a zona ecotonal biestável. Sob altos valores de resiliência ( $\geq 704$ ) ocorre a dominância de florestas (bolas verdes), enquanto que em baixos valores ( $\leq 448$ ) savanas se sobressaem (bolas roxas). Sob uma zona intermediária do gradiente de resiliência (polígono verde-musgo), há o equilíbrio das proporções observadas de floresta e savana, indicando uma zona de biestabilidade. Essa zona de transição deve ter um papel-chave na mediação de eventos de mudanças de estado estável entre floresta e savana.

Na Figura 3.3, nós apresentamos uma métrica de tendência a regimes de transição catastróficos sob o espaço climático bidimensional da área de estudo. No gráfico de disponibilidade energética e umidade para os ecossistemas (Figura 3.3 A), nós observamos que há uma forte tendência a transformações catastróficas entre floresta e savana associado a um limiar crítico de disponibilidade umidade. Em níveis de precipitação abaixo do limiar de 1500 mm/ano (ACP), há uma mudança repentina com um aumento explícito da chance de savanização, independente dos valores observados de temperatura média anual (AAT). Por outro lado, no gráfico de sazonalidade climática (Figura 3.3 B), os resultados indicam que o aumento da sazonalidade climática, tanto em termos de temperatura (ART) quanto de precipitação (PSC), é positivamente correlacionado com a tendência a savanização da área de estudo, podendo conduzir a eventos de transições repentinos de floresta a savana.

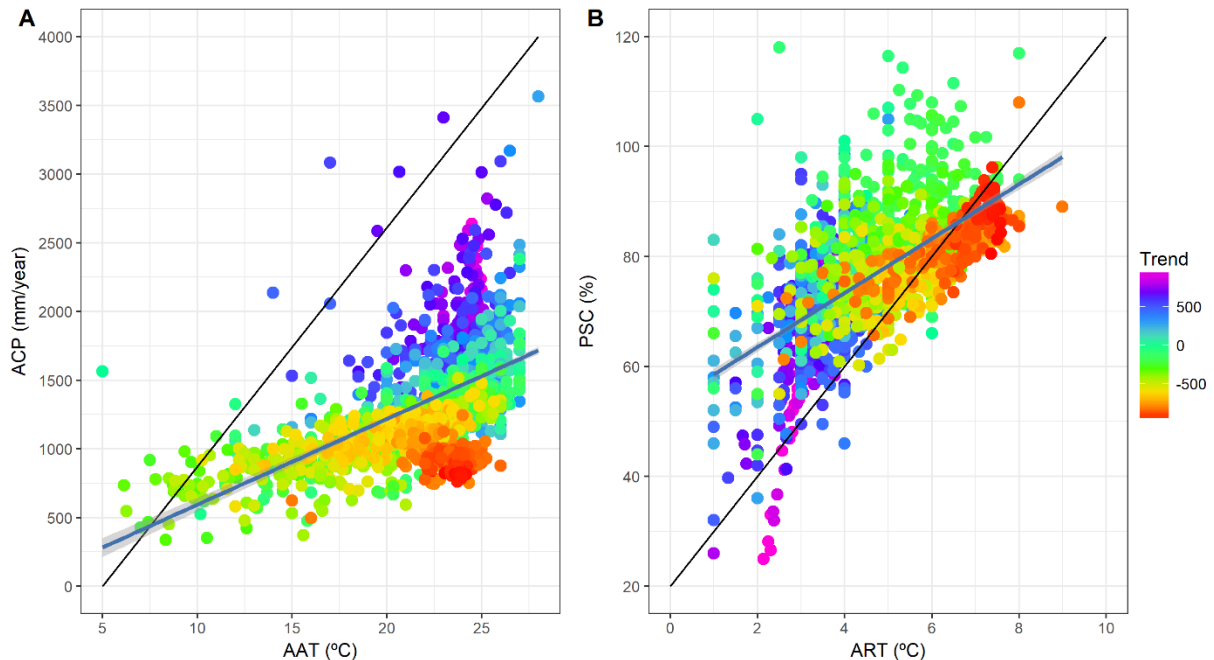


Figura 3.3. Medindo a propensão a regimes de transição catastróficos sob o espaço climático bidimensional. Em (A) sobre o eixo X está o gradiente de temperatura média anual (AAT) e sobre o eixo Y a precipitação acumulada anual (ACP). Em (B) sobre o eixo X está a amplitude anual de temperatura (ART) e sobre o eixo Y está o coeficiente de sazonalidade da precipitação (PSC). Para ajustar os modelos lineares foram utilizadas  $n=1805$  observações.

### 3.4 Discussão

As evidências apresentadas aqui, tais como a detecção do ponto de Maxwell de forma espacialmente explícita, reforçam que um eventual regime de transição entre floresta e savana aconteceria de forma repentina e em proporções catastróficas, caso o limiar crítico de resiliência seja alcançado (Staal et al., 2016). Com a perda sistemática de resiliência, induzida por mudanças ambientais antropogênicas, ocorreria a erosão da biodiversidade, com a extinção maciça de espécies florestais através de um fenômeno descrito como die-back florestal (Cox et al., 2004). Esse processo de degradação, em tese, culminaria na consolidação de um outro patamar de estabilidade ecológica sobre a bacia amazônica, com menor densidade de cobertura de árvores (e.g. savanas) (Zemp et al., 2017). Tal resultado é possível visto que florestas são mais vulneráveis a mudanças climáticas em um futuro próximo do que outros ecossistemas terrestres (Anjos & Toledo, in prep.; Perez et al., 2016).

Aparentemente, o processo de transição sobre a bacia amazônica já se iniciou (Malhi et al., 2008; Davidson et al., 2012). Evidências empíricas observadas, com dados de diferentes fontes, têm demonstrado que a floresta está perdendo a capacidade natural de autorregeneração. Em geral, tem sido observada uma recuperação mais lenta destes

ecossistemas em termos estruturais e funcionais após perturbações, principalmente sob as bordas sudeste e leste do bioma, próximo a zona ecotonal com o cerrado. Por exemplo, a capacidade das florestas em reter carbono na biomassa nessa região tem sido comprometida em função do déficit de umidade observado (Phillips et al., 2009; Brienen et al., 2015; Feldpausch et al., 2016; Baccini et al., 2017). Florestas da várzea amazônica também tem mostrado uma taxa de recuperação mais lenta após eventos de fogo e longos períodos secos (Flores et al. 2017). No mesmo sentido, eventos de secas severas também estão associados a altas taxas de mortalidade de árvores (Allen et al., 2010; Greenwood et al., 2017), com os efeitos sendo agravados por incêndios florestais (Barlow & Peres, 2008; Brando et al., 2014).

Nesse sentido, a determinação explícita de limiares críticos de resiliência em largas escalas significa um avanço particularmente importante para a conservação da Amazônia, visto que teríamos uma melhor capacidade preditiva para antecipar os efeitos de mudanças do clima sobre a floresta, garantindo uma atuação mais proativa no sentido de assegurar um espaço mínimo de operação para o ecossistema (Scheffer et al., 2015). Alguns autores já haviam explorado essa hipótese anteriormente baseada em modelos acoplados de clima e dinâmica vegetacional (Oyama & Nobre, 2003; Nobre & Borma, 2009; Salazar & Nobre, 2010), porém sem explorar explicitamente o mecanismo ecológico subjacente aos regimes de transição.

A zona ecotonal biestável (ponto de Maxwell) está associada a regimes de transição catastróficas e indica também a presença de um limiar ambientalmente bem definido (Wuyts et al., 2017). Nesse sentido, a correlação das tendências observadas a um regime de transição sob o espaço climático bidimensional permitiu a concepção de uma métrica climática útil, que indica os limiares para o monitoramento de eventos catastróficos. Além disso, com tal procedimento foi possível medir a importância dos preditores bioclimáticos na determinação dos potenciais regimes de transição catastróficos.

Nossos achados indicam que mudanças na temperatura média anual teriam pouca influência sobre o regime de transição entre floresta e savana. Em outras palavras, em um cenário de crescentes temperaturas (IPCC, 2014), com maior concentração de gases de efeito estufa na atmosfera, aparentemente não será esse o fator que determinará eventos catastróficos de transição entre floresta e savana, embora alguns autores considerem como relevante o efeito da fertilização de CO<sub>2</sub> sobre a produtividade das florestas (Lloyd & Farquhar, 2008; Cox et al., 2013; Huntingford et al., 2013).

Os nossos resultados indicam que o fator mais importante, quando analisado o eixo de disponibilidade energética e de umidade, é o volume acumulado anual de precipitação (ACP).

De acordo como nossos achados, para não serem disparados eventos catastróficos de transição entre floresta e savana, teria que chover no mínimo 1500 mm/ano sobre uma determinada região. Esse limiar climático crítico é corroborado por alguns autores com outras abordagens metodológicas (Malhi et al., 2009; Wuyts et al., 2017). Em um estudo recente, o autor indica um breakpoint de aproximadamente 2000 mm/ano (Ahlström et al., 2017), como um valor crítico para a manutenção de altos valores de produtividade primária bruta. Porém tal limiar não é baseado em uma medida objetiva de resiliência ecossistêmica. Infelizmente, todos os dados observados e simulados indicam uma tendência ao aumento da aridez sobre a bacia amazônica (Li et al., 2008; Malhi et al., 2009; Fu et al., 2013; Boisier et al., 2015; Erfanian et al., 2017), principalmente sobre as bordas sudoeste e leste do bioma.

Sob o eixo da sazonalidade climática, nossos resultados apontam que o aumento da sazonalidade da precipitação e da temperatura tem uma associação direta com uma maior propensão a regimes de transição catastróficos entre floresta e savana. Dados observados têm apontado um aumento da sazonalidade das chuvas sobre a bacia amazônica, em função do prolongamento da estação seca, principalmente sobre as bordas de leste ao sudoeste do bioma (Li et al., 2008; Fu et al., 2013; Boisier et al., 2015). Outro fator negativo, que tem acentuado ainda mais a crescente da sazonalidade da precipitação, é o aumento da frequência de eventos extremos de seca, provocados principalmente por El-Niño mais severos (Jiménez-Muñoz et al., 2016).

Nossos resultados indicam que, em função do padrão de dominância alternada através do gradiente de resiliência, a floresta amazônica e os ecossistemas savaníceos adjacentes representam dois estados estáveis independentes, onde cada um possui sua própria bacia de atração, corroborando estudos anteriores (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011). Contudo, nossos achados sugerem que a coexistência entre savana e floresta está restrita a uma estreita zona ecotonal de biestabilidade, conhecida como ponto de Maxwell, contrariando a hipótese de que florestas e savanas possuem extensas áreas de bimodalidade (Staver et al., 2011). Isso pode ser explicado pelo fato de nossos modelos serem baseados no nicho climático multidimensional dos estados estáveis, o que significa uma maior sensibilidade em função da melhor resolução ecológica, quando comparado a estudos anteriores, geralmente bidimensionais. Wuyts et al. (2017) encontraram um resultado similar ao deste estudo, indicando também que atividades humanas, como mudanças no uso do solo, têm promovido o aumento da biestabilidade na região tropical da América do Sul.

### 3.5 AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a Ima Célia Guimarães Vieira, Aline Meiguins de Lima, Roberta Macedo Cerqueira e Edson José Paulino da Rocha por suas valiosas contribuições e sugestões ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

### 3.6 REFERÊNCIAS

- Ahlström A, Canadell JG, Schurgers G, Wu M, Berry JA, Guan K, Jackson RB (2017) Hydrologic resilience and Amazon productivity. *Nature Communications*, **8**, 387.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660–684.
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.
- Aragão LEOC, Poulter B, Barlow JB et al. (2014) Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews*, **89**, 913–931.
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 42–47.
- Baccini A, Walker W, Carvahlo L, Farina M, Sulla-Menashe D, Houghton R (2017) Tropical forests are a net carbon source based on new measurements of gain and loss. *In review*, **5962**, 1–11.
- Barlow J, Peres CA (2008) Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 1787–1794.
- Boisier JP, Ciais P, Ducharne A, Guimberteau M (2015) Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. *Nature Climate Change*, **5**, 656–660.
- Brando PM, Balch JK, Nepstad DC et al. (2014) Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 6347–52.
- Breiman L (2001) Random forests. *Machine Learning*, **45**, 5–32.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR et al. (2015) Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, **519**, 344–8.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **489**, 326–326.
- Cox PM, Betts RA, Collins M, Harris PP, Huntingford C, Jones CD (2004) Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and Applied Climatology*, **78**, 137–156.
- Cox PM, Pearson D, Booth BB, Friedlingstein P, Huntingford C, Jones CD, Luke CM (2013) Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. *Nature*, **494**, 341–344.



- Davidson EA, de Araújo AC, Artaxo P et al. (2012) The Amazon basin in transition. *Nature*, **481**, 321–328.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF et al. (2009) Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, **32**, 897–906.
- Diniz-Filho JAF, Ferro VG, Santos T, Nabout JC, Dobrovolski R, De Marco P (2010) The three phases of the ensemble forecasting of niche models: geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix*. *Revista Brasileira de Entomologia*, **54**, 339–349.
- Donoghue MJ, Edwards EJ (2014) Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 547–572.
- Erfanian A, Wang G, Fomenko L (2017) Unprecedented drought over tropical South America in 2016: significantly under-predicted by tropical SST. *Scientific Reports*, **7**, 5811.
- Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW et al. (2016) Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles*, **30**, 964–982.
- Flores BM, Holmgren M, Xu C, van Nes EH, Jakovac CC, Mesquita RCG, Scheffer M (2017) Floodplains as an Achilles' heel of Amazonian forest resilience. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201617988.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Ann Rev Ecol Syst*, **35**, 557–581.
- Franklin J (2010) Mapping species distributions: spatial inference and prediction.
- Friedman JH (1991) Multivariate Adaptive Regression Splines. *The Annals of Statistics*, **19**, 1–67.
- Fu R, Yin L, Li W et al. (2013) Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 18110–18115.
- Funk, Funk C, Verdin A, Michaelsen J, Peterson P, Pedreros D, Husak G (2015) A global satellite-assisted precipitation climatology. *Earth System Science Data*, **7**, 1–15.
- Garcia RA, Cabeza M, Rahbek C, Araujo MB (2014) Multiple Dimensions of Climate Change and Their Implications for Biodiversity. *Science*, **344**, 1247579–1247579.
- Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J et al. (2017) Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*.
- Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157**.
- Hastie T, Tibshirani R (1986) Generalized Additive Models. *Statistics*, **10**, 409–435.

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Hirota M, Holmgren M, Nes EH Van, Scheffer M (2011) Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science*, **334**, 232–235.
- Holling CS (1973) Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 1–23.
- Huntingford C, Zelazowski P, Galbraith D et al. (2013) Simulated resilience of tropical rainforests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nature Geoscience*, **6**, 268–273.
- IPCC (2014) Climate Change 2014 Synthesis Report. *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1–151.
- Jiménez-Muñoz JC, Sobrino JA, Mattar C, Malhi Y (2013) Spatial and temporal patterns of the recent warming of the Amazon forest. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, **118**, 5204–5215.
- Jiménez-Muñoz JC, Mattar C, Barichivich J et al. (2016) Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Scientific Reports*, **6**, 33130.
- Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M et al. (2014) Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science*, **343**, 548–553.
- Li W, Fu R, Juarez RIN, Fernandes K (2008) Observed change of the standardized precipitation index, its potential cause and implications to future climate change in the Amazon region. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 1767–1772.
- Lloyd J, Farquhar GD (2008) Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 1811–1817.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science (New York, N.Y.)*, **319**, 169–72.
- Malhi Y, Aragao LEOC, Galbraith D et al. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 20610–20615.
- Manel S, Dias JM, Ormerod SJ (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: A case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, **120**, 337–347.
- Mittermeier R a, Mittermeier CG, Brooks TM et al. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 10309–13.

- Murphy BP, Bowman DMJS (2012) What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters*, **15**, 748–758.
- Nobre CA, Borma LDS (2009) “Tipping points” for the Amazon forest. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **1**, 28–36.
- Nobre CA, Sampaio G, Borma LS, Castilla-Rubio JC, Silva JS, Cardoso M (2016) Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 10759–10768.
- Oliveras I, Malhi Y (2016) Many shades of green: The dynamic tropical forest-savanna transitions. *Philosophical Transactions. Series B, Biological Sciences*.
- Oyama MD, Nobre CA (2003) A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. **30**, 10–13.
- Pecl GT, Araujo MB, Bell JD et al. (2017) Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, **in press**.
- Perez TM, Stroud JT, Feeley KJ (2016) Thermal trouble in the tropics. *Science*, **351**, 1392–1393.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE, Phillips ENCANDPR, J S, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell*, **190**, 231–259.
- Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL et al. (2009) Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science*, **323**, 1344–1347.
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME (2016) Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, **40**, 887–893.
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**, 321–326.
- Salazar LF, Nobre CA (2010) Climate change and thresholds of biome shifts in Amazonia. *Geophysical Research Letters*, **37**, 1–5.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley J a, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591–6.
- Scheffer M, Barrett S, Carpenter SR et al. (2015) Creating a safe operating space for iconic ecosystems. *Science*, 8–10.
- Scull P, Franklin J, Chadwick OA (2005) The application of classification tree analysis to soil type prediction in a desert landscape. *Ecological Modelling*, **181**, 1–15.
- Staal A, Dekker SC, Xu C, van Nes EH (2016) Bistability, Spatial Interaction, and the Distribution of Tropical Forests and Savannas. *Ecosystems*, **19**, 1080–1091.
- Staver AC, Archibald S, Levin S (2011) The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science*, **334**, 230–232.

- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB, Araujo MB (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.
- Townshend JR., Hansen MC, Carroll M, DiMiceli C, Sohlberg R, Huang C (2011) Vegetation Continuous Fields MOD44B, 2010 Percent Tree Cover. *Collection 5, University of Maryland, College Park, Maryland*, 1–12.
- Tuanmu MN, Jetz W (2014) A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1031–1045.
- Urban MC, Bocedi G, Hendry AP et al. (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, **353**, aad8466-aad8466.
- Williams JW, Jackson ST, Kutzbach JE (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD.
- Wuyts B, Champneys AR, House JI (2017) Amazonian forest-savanna bistability and human impact. *Nature Communications*, **8**, 15519.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa HMJ et al. (2017) Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. *Nature Communications*, **8**, 14681.

## **CAPÍTULO 4 DINÂMICA ESPAÇO-TEMPORAL DOS ECOSISTEMAS SOBRE A BACIA AMAZÔNICA DESDE O ÚLTIMO GLACIAL MÁXIMO**

### **Resumo**

Os efeitos do clima do passado sobre a floresta amazônica até hoje suscitam um intenso debate científico. Aqui, nós apresentamos uma hipótese paleobiogeográfica sintética, espacialmente explícita e multi-temporal da dinâmica dos ecossistemas na bacia amazônica ao longo dos últimos 22.000 anos. Utilizando uma nova perspectiva metodológica que explicitamente incorpora um mecanismo ecológico capaz de prever regimes de transição entre ecossistemas em função de mudanças climáticas, nós avaliamos a estabilidade ecológica da floresta desde o LGM e mostramos como a variação da resiliência florestal promoveu diversos eventos de transição, em ambos os sentidos (floresta-savana e savana-floresta), sobre a bacia amazônica ao longo do tempo. Nós encontramos que o clima mais seco e um inverno mais rigoroso, comparado ao presente, foram os principais fatores climáticos responsáveis por provocar a redução da área ocupada por florestas, com sua respectiva substituição por savanas. A consolidação das condições climáticas similares as atuais, a partir do início do Holoceno tardio, permitiu então a configuração espacial da floresta amazônica como a conhecemos hoje. Nossa hipótese paleobiogeográfica da dinâmica dos ecossistemas sobre a bacia amazônica encontra forte suporte em evidências paleoecológicas independentes.

**Palavras-chave:** último glacial máximo, biodiversidade, floresta amazônica, mudanças climáticas.

**Abstract**

The effects of the past climate on the Amazon rainforest to date arouse intense scientific debate. Here, we present a synthetic spatially explicit paleobiogeographic hypothesis under a multi-temporal ecosystem dynamic in the Amazon basin over the past few 22,000 years. We used a new methodological perspective that unequivocally incorporates an ecological process capable of predicting transition regimes between ecosystems as a function of climate change. We have assessed the ecological stability of the forest since LGM and have shown as the variation of forest resilience promoted several transition events, in both senses (forest-savanna and savanna-forest), over the Amazon basin over time. We find that the drier and harsher winter, compared to the present, was the main climatic factors responsible for reducing the area occupied by forests, with their respective replacement by savannas. The consolidation of climatic conditions similar to those present, from the beginning of the late Holocene, allowed the spatial configuration of the forest Amazon as we know it today. Our paleobiogeographic hypothesis of the dynamics of ecosystems on the Amazon basin finds strong support in paleoecological evidence independently.

**Keywords:** last glacial maximum, biodiversity, amazon forest, climate changes.

## 4.1 Introdução

Hoje existem evidências de que no passado, principalmente durante o último ciclo glacial, a bacia amazônica foi relativamente mais seca e fria do que o presente (Colinvaux et al., 1996; Bush, 2004; Cheng et al., 2013; Cohen et al., 2014; Wang et al., 2017). No entanto, não há consenso sobre quais teriam sido os efeitos de tais condições climáticas não-análogas aos tempos atuais e qual a magnitude das mudanças sobre a floresta. A investigação dos processos e mecanismos por trás destes eventos pretéritos são fundamentais para a compreensão da origem, diversificação e manutenção da biodiversidade amazônica (Haffer, 1969; Bush, 1994; Cowling et al., 2001; Ribas et al., 2012; Cheng et al., 2013), além de que podem embasar a discussão sobre os efeitos de mudanças climáticas em um futuro próximo sobre a floresta (Mayle & Beerling, 2004; Mayle & Power, 2008a).

Dois hipóteses concorrentes dominaram a discussão científica em quase 50 anos, com algumas ligeiras variações. A ‘hipótese dos refúgios’, apresentada por Haffer (1969), está originalmente baseada no padrão de distribuição de espécies endêmicas e sugere que durante o último ciclo glacial, a floresta tropical esteve restrita a alguns poucos, pequenos e esparsos refúgios florestais, imersos em uma matriz dominada por savanas (Haffer, 1969; Brown et al., 1974). Tal hipótese, atualmente, encontra algum suporte em dados paleoecológicos (ver van der Hammen et al., 1994; Haffer & Prance, 2002; Hermanowski et al., 2012b). A outra hipótese, que sugere a ‘persistência florestal’ ao longo do último ciclo glacial, aponta que não houve retração e/ou fragmentação florestal apesar do aumento da aridez e diminuição da temperatura (Bush, 2017). Evidências paleoecológicas de diferentes fontes corroboram a hipótese da ‘persistência florestal’ (Colinvaux et al., 1996; Haberle & Maslin, 1999; Mayle et al., 2000; Bush et al., 2004; Beerling & Mayle, 2006; Bennett et al., 2012; Cheng et al., 2013; Bush, 2017; Wang et al., 2017).

A escassez de dados paleoecológicos de qualidade que representem de forma satisfatória a imensa área da bacia amazônica (Bush, 2011; Baker & Fritz, 2015), com alta resolução temporal, espacial e taxonômica (pólens), talvez tenham impedido o estabelecimento de uma proposta hipotética mais consensual sobre a problemática. Além disso, esses modelos têm falhado em apontar um mecanismo ecológico explicitamente, capaz de prever a resposta dos ecossistemas terrestres se estes forem expostos a condições climáticas não-análogas as atuais. Atualmente, devido a ampla disponibilidade de dados derivados de estações meteorológicas, sensores remotos e simulações paleoclimáticas, as análises de modelagem paleoambientais tem sido potencializadas (Svenning et al., 2011), de

modo que o uso de tais dados, combinados a novas abordagens e ferramentas metodológicas, representam uma oportunidade para investigar, sob uma outra perspectiva, os pontos mais controversos que envolvem este debate científico sobre a existência de refúgios durante o Pleistoceno na Amazônia. Nesse sentido, nós apresentamos aqui uma hipótese paleobiogeográfica sintética da dinâmica dos ecossistemas sobre a bacia amazônica ao longo dos últimos 22 Ka fortemente calcada em aspectos teóricos e metodológicos da Ecologia e da Biogeografia.

Aqui nós propomos a reconstrução paleoclimática para a bacia amazônica, baseada em Modelos de Circulação Geral (MCG) desde 22 Ka até o presente. Os dados possuem alta resolução espacial (~6 km) e temporal (intervalos de 1000 anos) e enfatizam a importância relativa de vários eventos climáticos do período, tais como o ‘Last Glacial Maximum’ (LGM) (22-19 Ka.), ‘Oldest Dryas’ (OD – Heinrich Stadium 1) (19-15 Ka.), ‘Bølling–Allerød’ (B-A) (15-13 Ka.), ‘Younger Dryas’ (YD) (13-11 Ka.), ‘Early Holocene’ (EH) (11-8 Ka.), ‘Mid Holocene’ (MH) (8-4 Ka.) e ‘Late Holocene’ (LH) (4-1 Ka.).

A partir de dados climáticos e de cobertura vegetal, provenientes de sensores remotos, nós estimamos a resiliência da floresta baseada em técnicas de modelagem do nicho ecológico (Capítulo 2). Em seguida, projetamos os modelos sobre as condições climáticas do passado desde 22 Ka e os analisamos em função dos níveis críticos de resiliência associados ao regime de transição entre floresta e savana (Capítulo 3). Essa abordagem nos permitiu investigar como as mudanças climáticas do passado, através da oscilação da resiliência florestal, afetaram a dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas da bacia amazônica. E por fim, para avaliar a acurácia das previsões do nosso modelo, nós concebemos uma estrutura metodológica baseada em evidências paleoecológicas multi-proxie.

## **4.2 Material e métodos**

### **4.2.1 Reconstrução paleoclimática da bacia amazônica baseada em Modelos de Circulação Geral**

Simulações climáticas advindas de Modelos de Circulação Geral (MCGs) são úteis na tarefa de descrever e prever atributos de sistemas ambientais complexos em grandes escalas, onde experimentos controlados são inviáveis (Harrison et al., 2016). Uma das vantagens dessas ferramentas é a construção de modelos que integram componentes como atmosfera, oceanos, calotas polares e continentes, levando em conta complexas interações e feedbacks.



Elas são particularmente importantes quando o interesse científico repousa sobre questões do passado geológico ou de um futuro próximo (Lorenz et al., 2016). Contudo, esses modelos apresentam limitações, e uma das principais diz respeito às grosseiras resoluções espaciais dos ‘outputs’, restringindo significativamente sua aplicação em escalas regionais e locais (Lima-Ribeiro et al., 2015).

Para contornar este problema, nós construímos aqui uma estrutura metodológica para tornar os ‘outputs’ derivados dessas simulações mais acessíveis a estudos na área das Ciências Ambientais e Biológicas. Basicamente, o procedimento metodológico conhecido como ‘método do fator de mudança’ (MFM) (Wilby et al., 2004) consiste em três etapas: (1) o desviesamento do modelo climático simulado, (2) o downscaling das anomalias e (3) a reprojeção sobre um baseline atual (Lorenz et al., 2016).

#### 4.2.2 TraCE21k

O MCG Trace21k é uma simulação transiente do clima global desenvolvida com base no modelo CCSM3 (Bonan et al., 2006), com resolução de  $\sim 3.75^\circ$  latitude-longitude (He, 2011). Mais especificamente, é um modelo acoplado de interação atmosfera-oceano-criosfera-terrestre (Atmospheric-Ocean-Ice-Land Global Circulation Model-AOILGCM). As principais forçantes e condições iniciais consideradas na simulação foram (1) concentração de CO<sub>2</sub>, (2) insolação dependente da mudança de parâmetros orbitais terrestres, (3) o derretimento de calotas polares glaciais e (4) a variação no nível do mar. TraCE21k é a simulação mais robusta disponível e tem sido usada em vários estudos com diversas aplicações, sendo uma referência no auxílio à avaliação da acurácia de dados observados atuais (Marson et al., 2014; Lorenz et al., 2016; Mohtadi et al., 2016).

#### 4.2.3 Baseline climático atual: precipitação e temperatura

A escolha de um baseline climático adequado é um passo fundamental no processo de reconstrução paleoclimática, no sentido de tornar as análises subsequentes mais fidedignas e robustas. Baker et al. (2016) mostram que a escolha de um baseline climático influenciam diretamente os modelos de distribuição geográfica de espécies analisadas, assim como a projeção sobre cenários futuros. Concomitante à ampla disponibilidade de produtos meteorológicos, oriundos de dados de sensoriamento remoto em Ciências Ambientais, atualmente há um crescente interesse em investigar os efeitos das mudanças no clima sobre a

biodiversidade (Lorenz et al., 2016), o que aumenta a demanda por base de dados climáticos de qualidade.

Para descrever os padrões de precipitação atual foi escolhida a base de dados climática CHPclim (v.1.0), produzido pelo Climate Hazards Group's Precipitation Climatology. O método empregado para a construção da base de dados combina dados de satélites, indicadores fisiográficos e normais climatológicas in situ. O resultado são as medidas de precipitação climatológica global mensal, com uma resolução espacial de  $0.05^\circ$  (~6 km) (Funk et al., 2015). A base de dados foi copiada do endereço '<http://chg.geog.ucsb.edu/data/CHPclim/>' no formato '.tiff', apropriado para análises em Sistemas de Informação Geográfica (SIG). O CHPclim possui uma importante vantagem comparativa em relação a outras bases climáticas disponíveis de precipitação para a América do Sul (e.g. WorldClim). Ela possui um melhor ajuste para regiões com baixas densidades de estações meteorológicas e alta variabilidade de precipitação, como a Amazônia, e responde de forma satisfatória a complexidade do relevo tais como a cordilheira dos Andes (Funk et al., 2015).

Como baseline para temperatura, foram utilizados os dados do WorldClim (Hijmans et al., 2005). A base de dados consiste na média climatológica entre 1950 a 2000 com dados provenientes de estações meteorológicas distribuídas por todo o globo terrestre. A resolução espacial do dataset é de  $0.041^\circ$  (~5 km). Embora apresente a mesma limitação da baixa densidade de estações meteorológicas na Amazônia, o preditor em questão não apresenta uma significativa variabilidade próxima do equador (Varela et al., 2015), de modo que esse fator não compromete a qualidade dos dados observados.

#### 4.2.4 Base de dados multi-temporal baseado no TraCE21k

Para construir uma base de dados de paleoclima com alta resolução temporal e espacial, orientada por eventos climáticos desencadeados nos últimos 22 Ka., foi utilizada a simulação transiente do TraCE21k (He, 2011). Os principais eventos climáticos levados em conta pelo TraCE21k são o 'Last Glacial Maximum' (22-19 ka); 'Heinrich Stadium 1'/'Oldest Dryas' (19-15 ka); 'Bølling-Allerød' (15-13 ka); 'Younger Dryas' (13-11 ka); 'Early Holocene' (11-8 ka); 'Mid Holocene' (8-4 ka) e 'Late Holocene' (4-1 ka). Todos esses eventos tiveram contribuição decisiva no curso climático desde o LGM, como mostram dados observados (Shakun et al., 2012).

As variáveis de interesse, que descrevem o clima neste trabalho e que foram extraídas das simulações do TraCE21k são a temperatura do ar próximo a superfície (TSA) e a precipitação (PREC), ambas medidas em valores mensais. A unidade de medida da temperatura adotada é o grau Celsius (°C) e a de precipitação é o milímetro mensal (mm/mês). Os dados originais do TraCE21k foram copiados do Earth System Grid (disponível em <https://www.earthsystemgrid.org/home.htm>), possuem extensão global, resolução espacial de 3.75° (~416 km) e estão no formato netCDF. Para acessar e extrair os dados da simulação foi utilizado o protocolo apresentado por Lima-Ribeiro et al. (2015) (disponível em <http://ecoclimate.org/r-scripts>), com algumas adaptações.

Nós utilizamos intervalos discretos de 1000 anos, desde 22.000 aa até 0.4 aa. Os intervalos foram calculados baseados na média decadal subsequente ao início da contagem milenar para minimizar o efeito da variabilidade, dando maior robustez às predições (Lima-Ribeiro et al., 2015). Para o período histórico, que compreende as décadas de 1960 a 1990, foi realizado o mesmo procedimento descrito acima, contudo, com uma média climatológica de 30 anos. Os outputs das análises são arquivos no formato ‘.txt’, onde as duas primeiras colunas possuem as coordenadas geográficas em longitude e latitude e as colunas subsequentes contém os valores mensais da variável de interesse.

#### 4.2.5 Desviesamento do dado climático simulado

Essa é a primeira etapa do MFM (Wilby et al., 2004) e consiste em extrair as incertezas contidas nos dados simulados baseando-se em um dado climático observado (Ramirez-Villegas & Jarvis, 2010; Lorenz et al., 2016). Para calcular as anomalias basta realizar uma operação simples de diferença entre os valores preditos pela simulação e os valores observados, célula a célula do raster. O procedimento foi realizado para todos os intervalos temporais selecionados, usando como valores ‘observados’ àqueles contidos no baseline climático atual. Esta etapa foi realizada utilizando o software ArcMap 10.2.2.

#### 4.2.6 Downscaling para a resolução espacial padrão de 6 km

Esse passo consiste em converter a anomalia calculada para a mesma resolução espacial do baseline climático observado. Aqui, em aproximadamente 6 km. Utilizando o método Kriging de interpolação foi feita a conversão da resolução original do modelo (3.75° (~416 km) para 0.05° (~6 km). O método de Krigagem foi utilizado em detrimento de outros

por manter o padrão da estrutura espacial dos dados originais e por apresentar os menores valores de incertezas entre vários métodos avaliados (Lima-Ribeiro et al., 2015). Essa etapa foi realizada no software ArcMap 10.2.2.

#### 4.2.7 Reprojeção sobre o baseline climático atual

Para a reconstrução paleoclimática ser concretizada foi necessário realizar o processo inverso à primeira etapa, o desviesamento. Isto é, entre as anomalias e o baseline climático atual. Esta fase consiste na incorporação da variabilidade das anomalias sobre o clima atual a fim de reconstruir o clima pretérito. Para a variável TSA, o procedimento basicamente é a soma da anomalia com o baseline climático atual, conforme a equação abaixo:

$$X_{fi} = \Delta X_{Ii} + X_{Ci} \quad (1)$$

Onde  $\Delta X_{Ii}$  é a anomalia downscaling e  $X_{Ci}$  é o baseline atual.

Especificamente para PREC, foi necessário um procedimento diferente devido aos baixos valores (próximos de zero ou até mesmo zero) em alguns locais (Lorenz et al, 2016). Nesse caso a equação foi usada como se segue:

$$X_{fi} = X_{Ci} * |1 + \Delta X_{Ii} / X_{Ci} + 1| \quad (2)$$

Onde,  $X_{Ci}$  é o baseline atual e  $\Delta X_{Ii}$  é a anomalia downscaling.

#### 4.2.8 Preditores climáticos selecionados para a modelagem de nicho ecológico

Após realizar os procedimentos de desviesamento, downscaling e reprojeção, os outputs são arquivos tipo rasters com valores mensais de PREC e TSA em intervalos temporais discretos que se iniciam em 22.000 aa e vão até o presente, com a média climatológica de 1960-1990. Essas variáveis mensais foram utilizadas para construir o conjunto de preditores que foram usados como os fatores climáticos que controlam a distribuição dos ecossistemas ao longo do continente sul-americano.

Para a construção de modelos de nicho ecológico, a seleção das variáveis é um passo fundamental, sobretudo para a reconstrução de paleodistribuições (Nogués-Bravo, 2009). A

recomendação é de que a seleção seja baseada nos limites de tolerância ecofisiológica das espécies ou ecossistemas, minimizando assim o efeito de sobre-estimativas do nicho climático (Varela et al., 2015). Em outros termos, significa maximizar a qualidade em detrimento da quantidade de variáveis. Aqui, foram escolhidos 4 preditores climáticos derivados dos valores mensais da reconstrução paleoclimática e histórica descritos acima: (1) precipitação acumulada anual (mm/ano) (ACP); (2) coeficiente de sazonalidade da precipitação (%) (PSC); (3) temperatura média anual (°C) (AAT) e (4) amplitude anual de temperatura (°C) (ART).

#### 4.2.9 Variação espaço-temporal do paleoclima na Amazônia

Nós coletamos 2141 pontos de amostragem ao longo da bacia amazônica, medindo cada preditor bioclimático em intervalos de 1000 anos, desde 22 Ka até o presente (1960-1990). A partir deste conjunto de dados, nós avaliamos a variação climática sobre a bacia amazônica ao longo do tempo através de um modelo aditivo generalizado (GAM), o qual apresentou o melhor ajuste estatístico ao padrão dos dados. Para avaliar a variação espacial paleoclimática sobre a bacia amazônica, nós utilizamos os rasters com 6 km de resolução espacial das 23 fatias temporais para calcular a amplitude paleoclimática intertemporal (22 Ka.), ou seja, a diferença entre os valores máximos e mínimos para cada pixel. O resultado foi o mapeamento da amplitude paleoclimática de cada preditor bioclimático sobre a bacia amazônica.

#### 4.2.10 Determinando estados estáveis dos ecossistemas terrestres

Para definir os ecossistemas terrestres como estados estáveis, nós utilizamos a variável denominada ‘cobertura de árvores’, para o ano de 2001, proveniente do sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer Satellite), cobrindo toda a América do Sul. Essa variável descreve o percentual de cobertura vegetal sobre os continentes variando entre zero e 100% (Townshend et al., 2011), podendo ser interpretado também como densidade ou abundância de árvores. A utilização dessa métrica tem se mostrado útil para essa finalidade em grandes escalas (Hirota et al. 2011; Scheffer et al. 2015; Marten Scheffer et al. 2012; Staver, Archibald, and Levin 2011), embora haja algumas limitações (ver Hanan et al. 2014).

Os limites de transição entre os estados estáveis foram inferidos a partir da distribuição das frequências em um histograma da variável de acordo com Hirota et al. (2011), a qual apresentou uma distribuição observada trimodal. Cada moda da distribuição compreende a um estado estável do sistema ecológico terrestre. O estado estável ‘campo

aberto' varia entre valores de zero a 5% de cobertura de árvores; 'savana' apresentam valores de cobertura de árvores entre 5 e 60%; e 'floresta' possuem valores de cobertura de árvores superiores a 60%. O dataset original foi degradado de 500 m para 6 km de resolução espacial, abrangendo toda a América do Sul.

Para minimizar os efeitos de mudanças históricas do uso do solo sobre a cobertura vegetal e tentar resgatar a distribuição mais próxima ao original, nós optamos por avaliar a acurácia da classificação dos três ecossistemas confrontando-os com uma base de dados consensual de cobertura da terra de alta resolução (Tuanmu & Jetz, 2014). Sempre que um pixel era classificado como um estado estável do ecossistema sobre a variável cobertura de árvores, mas se enquadrava em outra classificação da vegetação, a célula era reclassificada com base no dataset consensual.

#### 4.2.11 Modelando o nicho climático de floresta e savana

Para modelar a distribuição dos ecossistemas, representados aqui como estados estáveis, nós utilizamos o pacote *biomod2* implementado no software R (Thuiller et al., 2009). Os modelos de distribuição foram calibrados utilizando dados de presença-ausência de cada ecossistema e os preditores climáticos ao longo do continente sul-americano. Nós adotamos a estratégia de ensemble que consiste em enfatizar as previsões mais consensuais entre diferentes métodos de modelagem (Araújo & New, 2007; Franklin, 2010) minimizando assim o efeito das incertezas sobre a previsão dos modelos (Diniz-Filho et al., 2009). Os modelos foram rodados utilizando 10 métodos diferentes: Bioclim (SRE), Classification Tree Analysis (CTA) (Scull et al., 2005); Maxent (Phillips et al., 2006, 2016); Random Forest (RF) (Breiman, 2001); Generalized Linear Models (GLM) (Guisan et al., 2002); Generalized Additive Models (GAM) (Hastie & Tibshirani, 1986); Function Discriminant Analysis (FDA) (Manel et al., 1999); Artificial Neural Networks (ANN) (Manel et al., 1999); Multiple Additive Regression Splines (MARS) (Friedman, 1991).

Para cada método foram rodadas 10 réplicas com partição de 75 e 25% para treino e teste respectivamente. A avaliação da qualidade dos modelos produzidos pelos diferentes métodos foi feita com as métricas True Skill Statistics (TSS) e Receive Operating Characteristic (ROC). Nós calculamos a contribuição de cada preditor bioclimático para a construção dos modelos no sentido de explicar os padrões da variável resposta, a qual varia entre zero (baixa importância) e 1 (alta importância). Os melhores modelos para compor o ensemble foram selecionados utilizando a métrica (TSS) que mede a qualidade combinando

sensibilidade e especificidade (Allouche et al., 2006). Para efeito de limiar foram considerados para compor o ensemble apenas os modelos com valores iguais ou maiores a TSS=0.6. O modelo de distribuição consensual foi obtido através da média aritmética entre os melhores modelos dos diferentes métodos (Diniz-Filho et al., 2010).

#### 4.2.12 Projetando os modelos de nicho sobre o espaço geográfico e através do tempo

Após calibrar e validar os modelos sob as condições climáticas do presente e determinar um ensemble entre os melhores modelos dos diferentes métodos, eles foram projetados sobre o espaço geográfico (bacia amazônica) sob as condições climáticas atuais (calibração) e sobre os cenários paleoclimáticos reconstruídos, descritos acima. Esse procedimento foi realizado com a função para projeção chamada ‘EnsembleForecasting’ do pacote biomod2 (Thuiller et al., 2009).

#### 4.2.13 Estimando resiliência ecossistêmica baseado em modelos de nicho ecológico

Os modelos de nicho ecológico indicam, para cada célula sobre uma superfície geográfica, um valor que representa a adequabilidade ambiental (aquí climática) que permite a manutenção das funções ecofisiológicas do ecossistema. Em termos práticos, os valores sobre o mapa indicam os locais onde o ecossistema possui maior adaptação. Visto que aqui foi usado um traço funcional e estrutural dos ecossistemas terrestres para delimitar os diferentes estados estáveis, é razoável interpretar a adequabilidade climática como uma estimativa da resiliência dos ecossistemas às condições climáticas dominantes de uma região. Nesse sentido, o output dos métodos de modelagem de nicho é usado como uma medida contínua e objetiva de resiliência, variando entre zero (resiliência mínima) a 1000 (resiliência máxima) para a floresta e savana sobre a bacia amazônica (Capítulo 2).

#### 4.2.14 Medindo a estabilidade ecossistêmica ao longo dos últimos 22 Ka.

Aqui foi avaliada a estabilidade do ecossistema florestal a partir da variabilidade temporal da resiliência desde o LGM até o presente. Nós utilizamos duas estatísticas (média e desvio padrão), calculadas entre os rasters de 23 fatias temporais (de 22 ka ao presente), de forma espacialmente explícita, para estimar a variação temporal da resiliência.

#### 4.2.15 Limiares de transição entre os ecossistemas

Determinar o limiar de ocorrência, convertendo um dado contínuo de resiliência em binário (presença/ausência), é um dos principais desafios atuais da modelagem de nicho ecológico. Aqui nós utilizamos o método empregado no Capítulo 3 desta tese que definiu, a partir de um gradiente de resiliência florestal, os valores críticos que disparam eventos de transição entre floresta e savana na Amazônia. Os autores utilizaram um método estatístico de regressão não-linear para determinar tais valores críticos de resiliência, que segundo as análises, estão entre 704 e 448. Como neste trabalho nós utilizamos a mesma estrutura metodológica para modelar a resiliência florestal usada no Capítulo 3, nós empregamos tais limiares para prever eventos de transições sob as condições climáticas do passado na bacia amazônica desde o LGM. Dessa forma, foi possível investigar a dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas terrestres sobre a bacia amazônica ao longo de 22 Ka.

#### 4.2.16 Simulando a dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas sobre a bacia amazônica

Para calcular o efeito das mudanças climáticas sobre o montante de floresta e savana na bacia amazônica nós utilizamos o pacote MigClim (Engler et al., 2012) na linguagem R. A princípio, para determinar o limiar crítico entre os ecossistemas de floresta e savana foi utilizado o método desenvolvido no Capítulo 3. Nesse caso, foi desconsiderada a faixa do gradiente ocupada pela zona ecotonal biestável entre floresta e savana, levando em conta apenas onde floresta e savana apresentam maior resiliência. Após aplicar o threshold, nós calculamos o vetor com a distribuição inicial na forma de presença-ausência para o modelo projetado sob 22 ka.

A simulação foi parametrizada em função de dois fatores que primordialmente controlam a persistência e a dispersão dos ecossistemas para novas áreas: a resiliência ecossistêmica da célula em um período particular e a probabilidade de uma célula ocupada dispersar propágulos em função da distância (Engler et al., 2012). Ao todo, nós determinamos 22 passos de mudanças ambientais (de 21 Ka ao presente em intervalos de 1000 anos) com 10 passos de dispersão em cada ciclo, o que representa um evento de colonização a cada 100 anos. O resultado utilizado aqui foi a matriz com os vetores contendo o montante de floresta e savana ao longo do tempo, dependente da condição climática predominante no período. Nós calculamos, então, o coeficiente de correlação de Pearson para avaliar o grau de associação entre as duas variáveis.



#### 4.2.17 Influência do clima sobre a área ocupada por florestas nos últimos 22 Ka.

Para avaliar de que maneira a floresta, em termos quantitativos (área ocupada), responde ao gradiente climático, nós calculamos o coeficiente da correlação de Pearson (R) entre a área ocupada por florestas e a média climatológica dos preditores para a bacia amazônica. Ao todo, foram utilizadas n=23 amostras de 22 Ka até o presente, realçando os diferentes momentos climáticos desde o LGM. Com essa estratégia foi possível avaliar os tipos de relações lineares (positiva, negativa) resguardadas entre a floresta e os preditores bioclimático, além da importância das variáveis na determinação dos padrões em grande escala. Nós fizemos um teste estatístico de significância para avaliar se os padrões encontrados em tais resultados foram por mero acaso.

#### 4.2.18 Validação das predições dos modelos

Nós elaboramos uma estratégia para avaliar a acurácia das predições dos modelos baseada em múltiplas fontes de evidências paleoecológicas, tais como fósseis de vertebrados, isótopos estáveis de  $^{13}\text{C}$  e dados palinológicos (Figura 4.1). Nós optamos por dados paleoecológicos com melhor resolução temporal possível (com maior número de controles de datação), no sentido de indicar a persistência de um determinado estado estável ou a alternância entre diferentes estados estáveis em largas escalas temporais e, dessa forma, descrever com maior acurácia a dinâmica dos ecossistemas ao longo do tempo em função de mudanças climáticas no passado. Para pólenes fósseis nós utilizamos a base de dados LAPD (Latin American Pollen Database), disponível em <http://www.latinamericapollendb.com/> (Flantua et al., 2015).

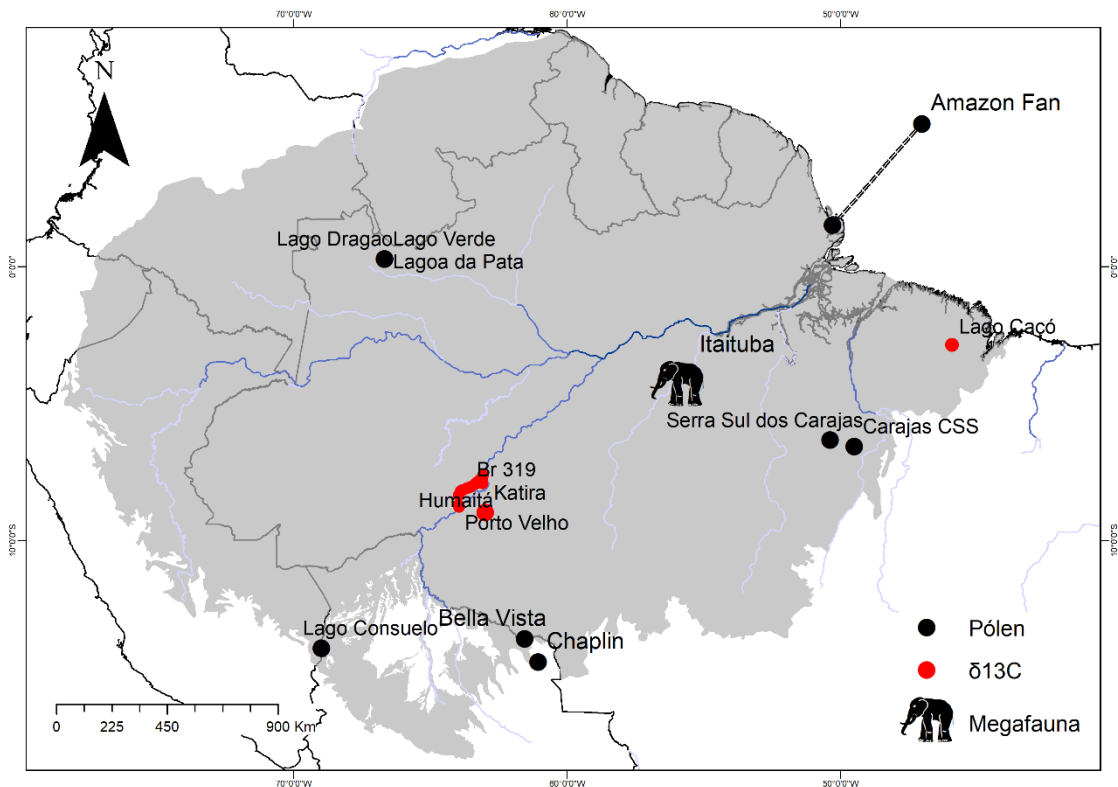


Figura 4.1. Localização geográfica dos proxies paleoecológicos usados para validação das previsões dos modelos. Os pontos pretos representam dados de pólen fósseis; os pontos vermelhos são dados de isótopos estáveis de carbono; o elefante indica dados de fósseis da megafauna extinta.

Primeiramente, nós medimos a resiliência florestal para cada sítio específico ao longo de 22 Ka incluído como proxy. Após isso, nós confrontamos a classificação dos pontos datados do estudo original com os níveis de resiliência encontrados na faixa temporal determinada. Então, nós calculamos a taxa de classificação de sucesso dos pontos em relação aos valores preditos pelo modelo. Para estudos palinológicos, nós resumizamos a classificação dos ecossistemas como ‘floresta’, se houve a predominância de pólen de árvores/arbustos, ‘savanas’ se ocorreu a predominância de pólen de plantas herbáceas e gramíneas, ou ainda como ‘mosaicos de habitats’ se as proporções de pólen de floresta e savana se equiparem em termos de abundância. Para estudos com isótopos estáveis de  $^{13}\text{C}$ , baixos valores (entre  $-30$  e  $-25\text{‰}$ ), indicam que o ecossistema possuía dominância de plantas do tipo C3 (em geral árvores), e altos valores (abaixo de  $-25\text{‰}$ ) apontam que o paleoecossistema era dominado por plantas do tipo C4 (herbáceas, gramíneas) (Magnusson et al., 2002). No caso de fósseis de vertebrados da megafauna, a presença desses animais de grande porte está fortemente

associada a ambientes com vegetação aberta, portanto, o paleoecossistema foi classificado como 'savana'.

### 4.3 Resultados

#### 4.3.1 Reconstrução paleoclimática para a bacia amazônica

Os resultados de reconstrução paleoclimática baseada na simulação transiente TraCE21k mostram que, em termos de valores médios para toda a bacia amazônica, houve uma forte variação do clima ao longo dos últimos 22 Ka. Na Figura 4.2, nós mostramos a estimativa de variação dos preditores bioclimáticas dos últimos 22 ka para a bacia amazônica. Os modelos indicam que no Last Glacial Maximum (LGM 22-19 Ka.) ocorreu uma redução da precipitação e um aumento da sazonalidade da precipitação (> 62%). A temperatura média anual nesse período girou em torno de 21.5°C, com um forte efeito da sazonalidade da temperatura, que alcançou quase 5 °C de amplitude anual. A aridez se acentuou ainda mais no evento Oldest Dryas (OD 19-15 Ka.), com uma tendência de redução da sazonalidade da precipitação e da temperatura média anual. No evento Bølling–Allerød (B-A 15-13 Ka.) ocorreu um aumento da umidade, decrescendo em seguida no Younger Dryas (YD 13-11 Ka.), mostrando ainda uma tendência de redução da variação intranual (sazonalidade da temperatura e precipitação) e de aumento da temperatura média anual.

Com a transição para o Holoceno, mais especificamente no Early Holocene (EH 11-8 Ka.), a precipitação voltou a crescer apresentando uma baixa variação da sazonalidade climática, com uma temperatura média em torno de 23.5 °C. No Mid Holocene (MH 8-4 Ka) ocorreu uma redução da precipitação acompanhado de um aumento da sazonalidade da precipitação, assim como de temperatura. No Late Holocene, houve uma tendência de aumento dos volumes de chuva e uma estabilização da sazonalidade (~60%) até alcançar o padrão dos dias atuais. A temperatura se estabilizou por volta de 25 °C na média anual, com uma amplitude de um pouco mais de 3 °C em um ano.

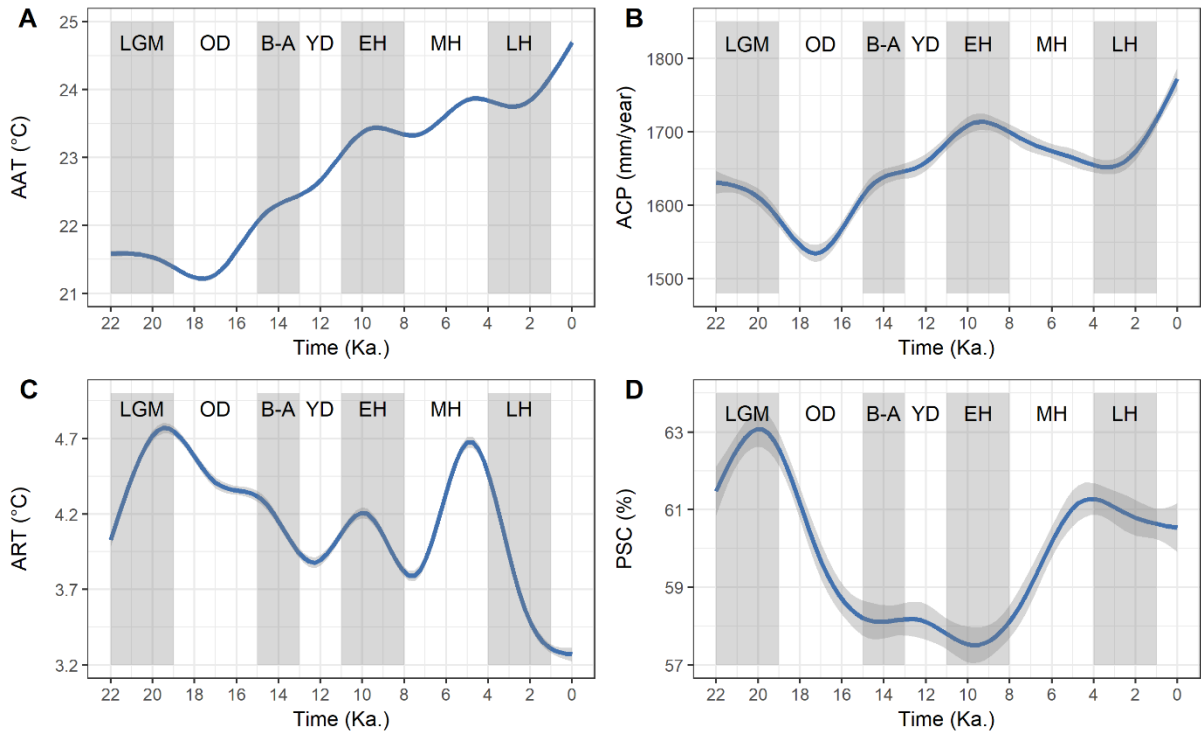


Figura 4.2. Variação temporal do clima desde o LGM na bacia amazônica. A Temperatura média anual; B Precipitação acumulada anual; C Amplitude de temperatura anual; D Coeficiente de sazonalidade da precipitação. A curva azul representa a variação climática a partir de um ajuste de um modelo aditivo generalizado (GAM) aos dados. As faixas cinzas verticais indicam os eventos paleoclimáticos mais importantes desde o LGM.

Quando a oscilação climática do último ciclo glacial e Holoceno é observada de uma forma espacialmente explícita, emergem novos e interessantes padrões. Os mapas da Figura 4.3 mostram que as flutuações climáticas previstas pela simulação sobre a bacia amazônica foram bastante heterogêneas no sentido de que algumas regiões apresentaram uma maior variabilidade climática do que outras. Em termos de precipitação, Amazônia central e Oeste ao norte do Rio Amazonas, sofreram com intensas variações alcançando mais de 700 mm/ano entre máximo e mínimo em 22 Ka. Em relação a sazonalidade da precipitação, a simulação estimou uma maior variabilidade no chamado ‘corredor seco amazônico’. A variação da temperatura média anual alcançou mais de 7 °C na Amazônia cis-Andina. No que diz respeito a variação intranual de temperatura, o modelo estimou que a região Oeste da Amazônia teve uma variação de quase 9 °C ao longo do ano, enquanto que as outras regiões apresentaram uma variação na amplitude da temperatura anual menor.

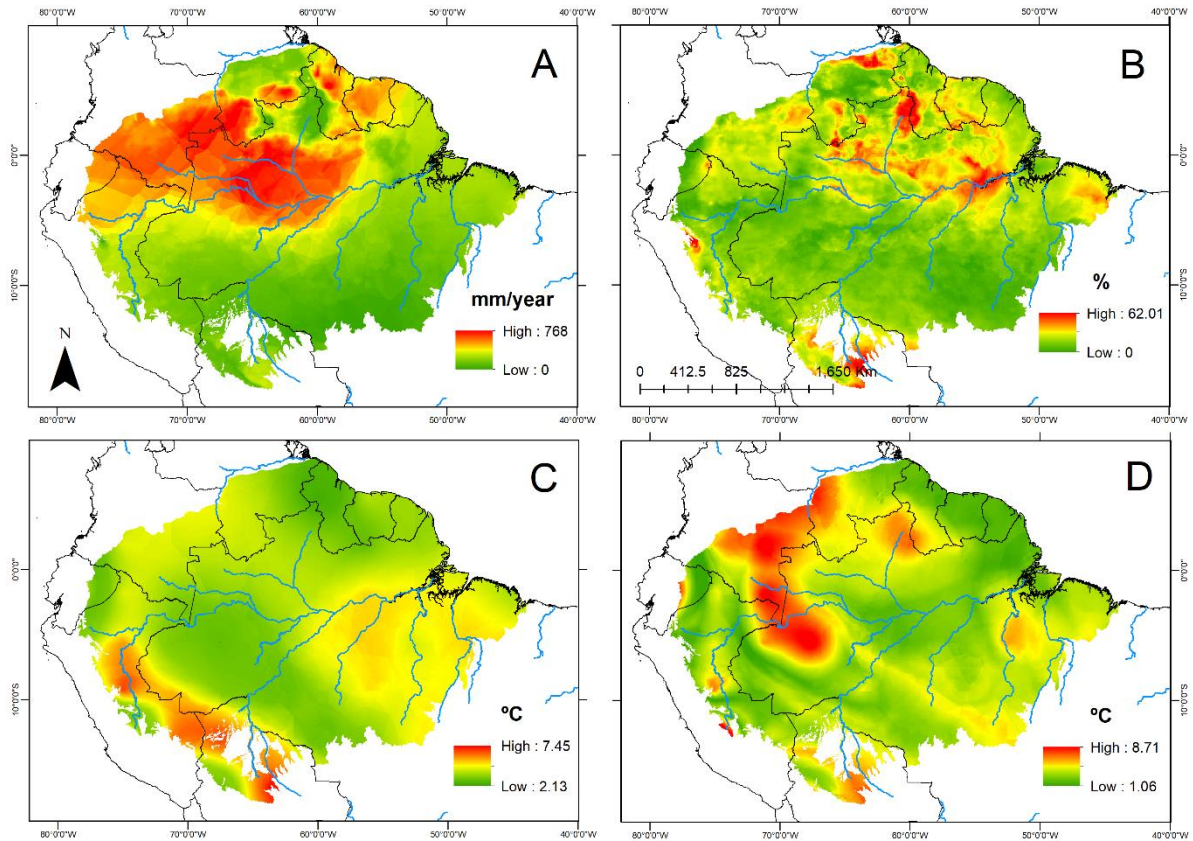


Figura 4.3. Padrão espacial da amplitude (max–min) dos preditores climáticos para a bacia amazônica. A Precipitação acumulada anual; B Coeficiente de sazonalidade da precipitação; C Temperatura média anual; D Amplitude de temperatura anual. A amplitude foi calculada utilizando 23 fatias temporais, desde o LGM ao presente com intervalos de 1000 anos.

#### 4.3.2 Importância dos preditores e validação dos modelos de nicho ecológico

Na Tabela 1, nós mostramos a contribuição individual de cada variável bioclimática na determinação do padrão do estado estável de floresta. A precipitação acumulada anual (ACP) foi a variável mais importante, dentre todos os métodos de modelagem de nicho empregados, com valor de importância médio de 0.58 (std=0.11), seguido da amplitude anual de temperatura (média=0.30; std=0.08) e temperatura média anual (média=0.10; std=0.09). O coeficiente de sazonalidade apresentou uma baixa contribuição na descrição do padrão e predição do modelo, com importância média de apenas 0.05. Em relação as métricas de acurácia das predições do modelo, utilizando um conjunto de amostras de teste, todos os métodos obtiveram valores satisfatórios da TSS, superiores a 0.6. Em relação a curva ROC, os métodos de modelagem de nicho foram significativamente acurados, com valores superiores a  $ROC > 0.8$  em uma escala que vai até um (1).

**Tabela 4.1.** Medidas de importância das variáveis para a construção dos modelos e métricas de avaliação de acurácia por método de modelagem de nicho utilizado. Os valores das métricas de validação foram calculados utilizando amostras de teste selecionadas aleatoriamente do conjunto amostral.

Método	Importância da variável				Métricas para validação	
	PSC	ACP	ART	AAT	TSS	ROC
CTA	0.08	0.71	0.3	0.09	0.85	0.96
Maxent	0.11	0.34	0.41	0.23	0.77	0.95
GBM	0.01	0.58	0.33	0.02	0.82	0.97
RF	0.1	0.64	0.36	0.22	0.96	0.99
GLM	0.02	0.65	0.23	0.03	0.77	0.95
GAM	0.03	0.52	0.43	0.06	0.81	0.96
FDA	0	0.54	0.18	0.06	0.78	0.95
SRE	0.14	0.56	0.25	0.26	0.64	0.82
ANN	0.08	0.74	0.25	0.06	0.81	0.96
MARS	0	0.53	0.36	0.04	0.8	0.96
<b>Média (Std)</b>	0.05 (0.05)	0.58 (0.11)	0.31 (0.08)	0.11 (0.09)	-----	-----

#### 4.3.3 Resiliência atual da floresta sobre o mapa

Nós observamos uma alta sensibilidade do modelo em estimar a resiliência ecossistêmica florestal no cenário atual (Figura 4.4). O padrão de resiliência ecossistêmica é espacialmente heterogêneo, mas estes obedecem a um padrão espacialmente estruturado e reconhecível em largas escalas. Nas zonas de ecótonos com outros ecossistemas (e.g. Cerrado, Llanos, Gran Sabana), há uma tendência de redução da resiliência florestal. Sobre o escudo brasileiro, na zona de tensão ecológica entre Amazônia e Cerrado, há a formação de um arco que vai do Leste ao Sudoeste amazônico. Outro padrão que foi possível detectar com o modelo, mas de maneira mais sutil, foi o efeito do corredor seco amazônico, com uma redução discreta da resiliência em uma zona diagonal que vai do Leste ao Noroeste

amazônico. Nós observamos também uma tendência a redução da resiliência sobre a várzea do rio Amazonas, na porção central do bioma.

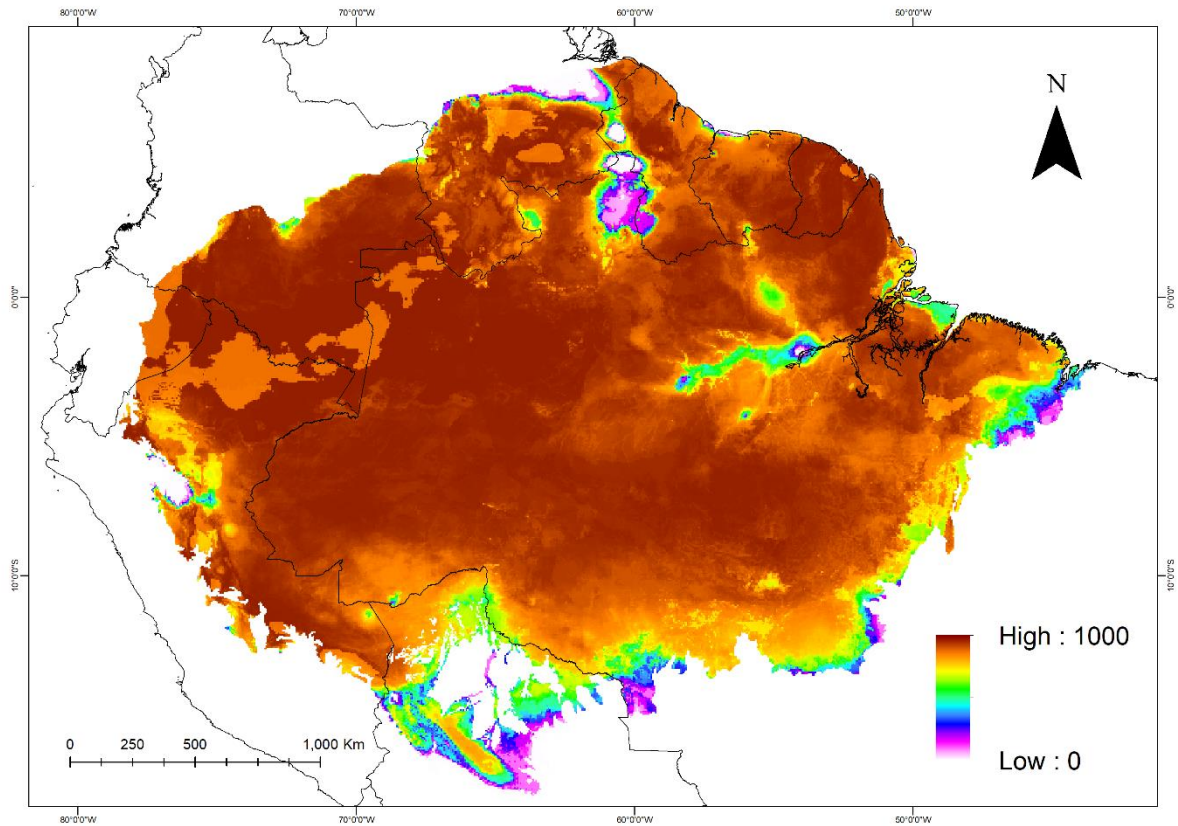


Figura 4.4. Resiliência florestal atual estimada com base em modelos do nicho climático do estado estável de floresta. O gradiente de cores indica alta (~1000) ou baixa (~0) resiliência ao longo da bacia amazônica.

#### 4.3.4 Mapeando a estabilidade da floresta ao longo de 22 Ka.

Os mapas da Figura 4.5 medem a estabilidade da floresta amazônica ao longo da bacia a partir de duas estatísticas multi-temporais: média aritmética e o desvio padrão. Nós observamos um forte padrão espacial em ambos os parâmetros, acompanhados de uma forte congruência geográfica entre eles. As regiões Oeste, central e o Nordeste amazônico, próximo ao oceano Atlântico, mantiveram altos valores médios de resiliência e baixa variabilidade. Enquanto que o Sudoeste, e o corredor seco que abrange diagonalmente do Noroeste ao Leste amazônico, apresentaram valores médios menores, seguidos por uma alta variabilidade ao longo dos últimos 22 Ka. Aquelas áreas mais estáveis do ponto de vista da resiliência ecossistêmica indicam a persistência da floresta, enquanto que as regiões que apresentaram grande variabilidade da resiliência ao longo do tempo apontam que regimes de transições

entre estados estáveis (alternância entre floresta e savana) podem ter sido frequentes nos últimos 22 Ka.

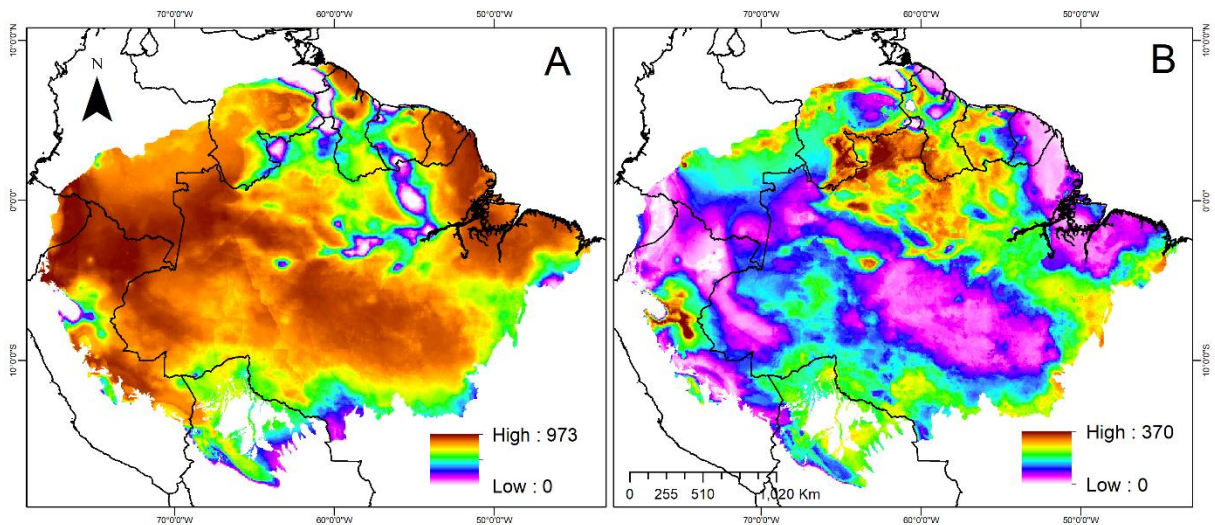


Figura 4.5. Média aritmética (A) e desvio padrão (B) da resiliência florestal ao longo de 22 Ka. Cálculo realizado pixel-a-pixel sobre a distribuição projetada de 23 slices temporais. A resiliência ecossistêmica foi estimada através de modelos baseados no nicho climático do ecossistema de floresta.

#### 4.3.5 Influência da oscilação climática sobre os ecossistemas na bacia amazônica considerando diferentes eventos desde o LGM

A Figura 4.6 mostra que houve um processo espacialmente dinâmico dos ecossistemas sobre a bacia amazônica nos últimos 22 Ka. De maneira espacialmente explícita, é possível identificar megarefúgios de floresta tropical densa no LGM, principalmente no Oeste da Amazônia, na Amazônia Central e no Nordeste da Amazônia (zona costeira). A formação de savanas na Amazônia está concentrada principalmente ao longo do ‘corredor seco’, que perpassa diagonalmente do Noroeste ao Leste da Amazônia. Outra característica realçada pelo modelo paleobiogeográfico é a expansão da zona ecotonal biestável (mosaicos entre floresta e savana) durante o LGM, que abrangeram o Sudeste, Sul e Sudoeste amazônico, se restringindo atualmente a uma estreita zona de contato com o bioma do Cerrado.



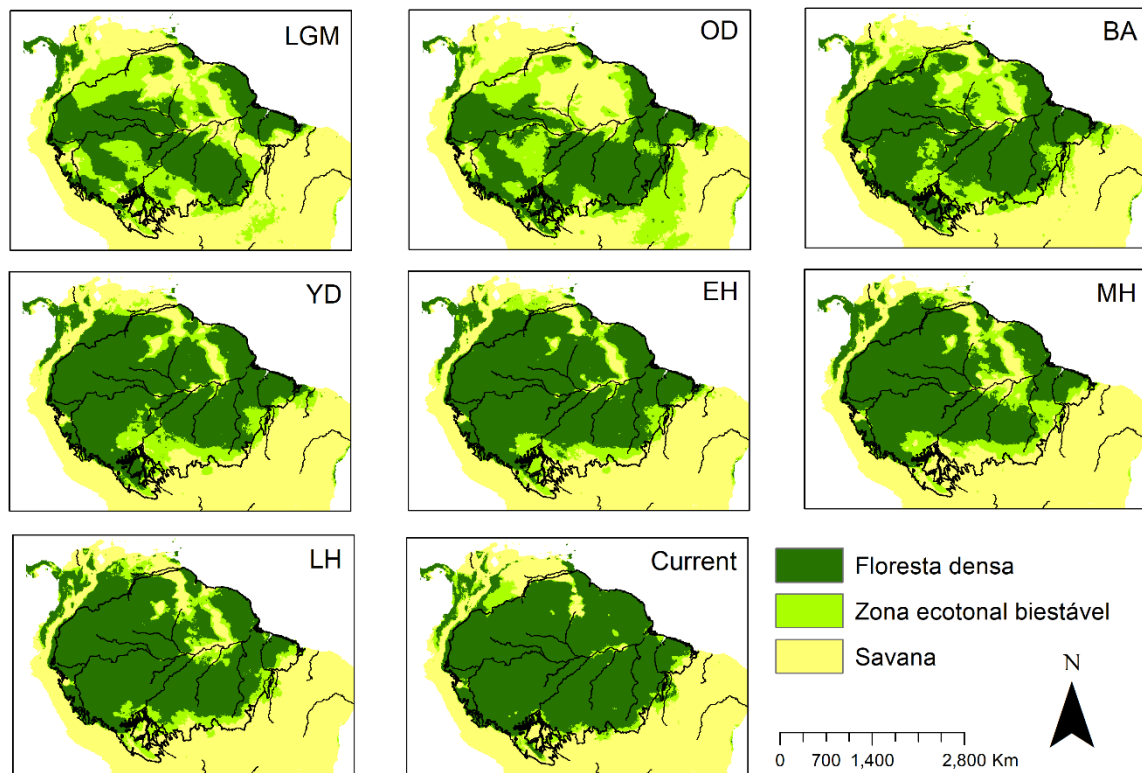


Figura 4.6. Dinâmica espaço-temporal dos ecossistemas na bacia amazônica. Média aritmética dos valores de resiliência intra-período: LGM (22-19 ka); OD (19-15 ka); BA (15-13 ka); YD (13-11 ka); EH (11-8 ka); MH (8-4 ka); LH (4-1 ka).

#### 4.3.6 Simulação da dinâmica dos ecossistemas ao longo de 22 Ka.

Na Figura 4.7, nós apresentamos a variação da área ocupada por floresta (bolas verdes) e savana (bolas azuis) ao longo do tempo a partir de uma simulação da ocupação que leva em conta parâmetros de dispersão e os valores críticos de resiliência. No LGM, houve um decréscimo da área de floresta, acompanhado pela expansão das áreas de savanas sobre a região. A partir, então, do Oldest Dryas, ocorreu um aumento gradativo da área de floresta até a estabilização no início do Holoceno, acompanhado da redução da área coberta por savanas no mesmo período. No Holoceno Médio houve uma redução abrupta da área de floresta, com a recuperação somente a partir do Holoceno Tardio, até atingir o patamar próximo ao atual. Nesse mesmo período, a área de savana aumentou, seguida de uma redução no Holoceno Tardio, perdurando até os dias atuais. É notório o padrão especular da dinâmica entre floresta e savana na bacia amazônica, refletido sobre o alto valor negativo do coeficiente da correlação de Pearson.

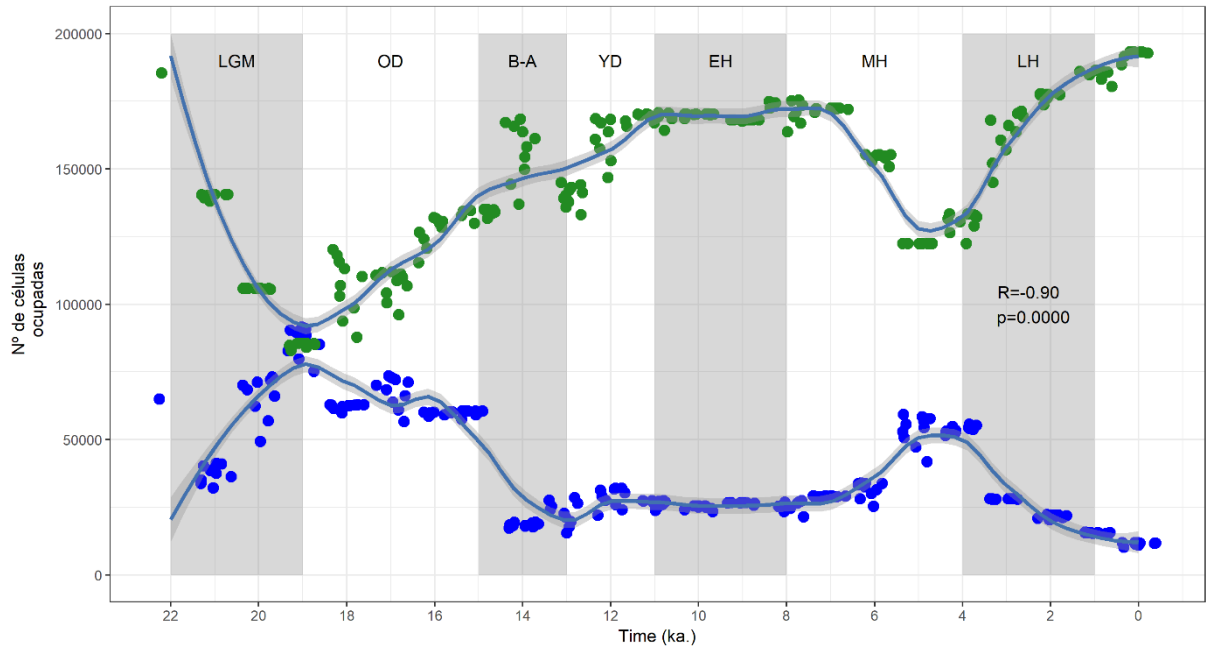


Figura 4.7. Variação ao longo do tempo da área ocupada por florestas e savanas sobre a bacia amazônica. Pontos verdes são os dados simulados para floresta e os azuis para savana. O coeficiente da correlação de Pearson foi  $R=-0.90$  entre as duas variáveis, com alta significância estatística. As faixas cinzas verticais indicam os eventos paleoclimáticos mais relevantes em 22 Ka.

#### 4.3.7 Efeitos do clima sobre a área de floresta nos últimos 22 Ka.

Na Figura 4.8, nós observamos que ACP e AAT estão positivamente correlacionadas com a área ocupada por florestas na bacia amazônica, enquanto que ART e PSC estão negativamente correlacionados. Os valores do coeficiente da correlação de Pearson foram de  $R=0.72$  ( $p=0.000$ ) para ACP e de  $R=0.66$  ( $p=0.000$ ) para AAT. Para ART o coeficiente foi de  $R=-0.76$  ( $p=0.000$ ) e para PSC o valor foi de  $R=-0.31$  ( $p=0.1434$ ). Entre todas as variáveis, PSC apresentou a menor influência, enquanto que a AAT foi a que mais influenciou o tamanho da área ocupada por florestas, logo seguido pela ACP e AAT.

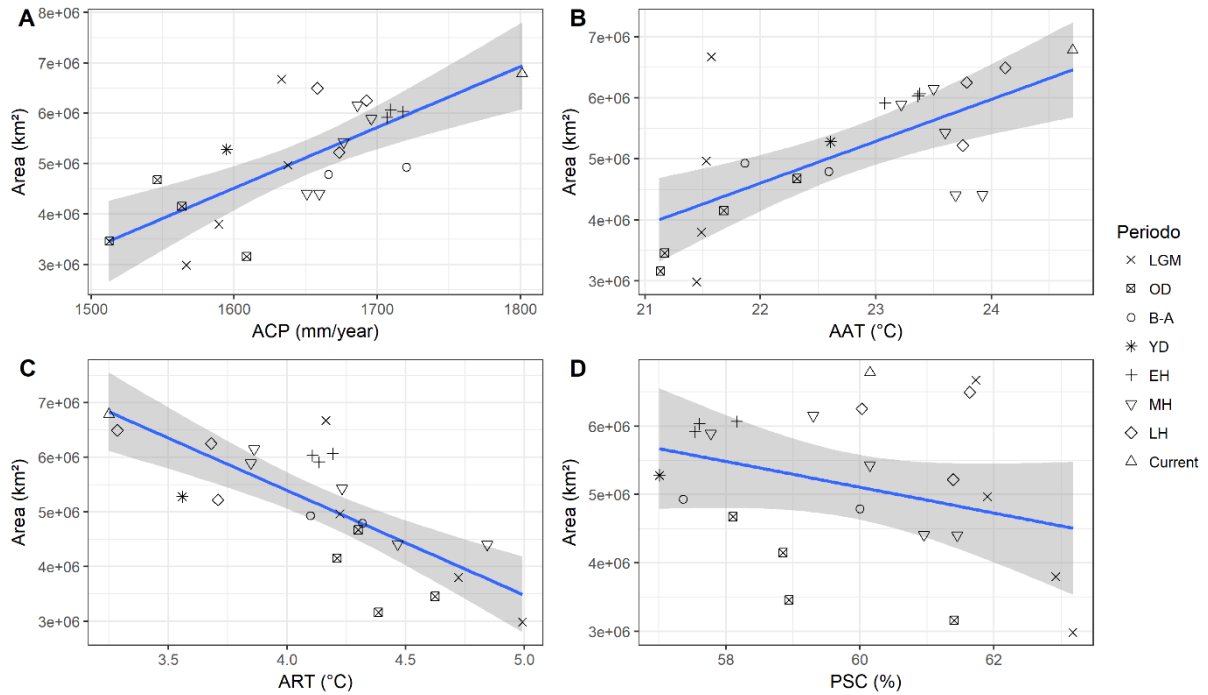


Figura 4.8. Correlação de Pearson entre as variáveis climáticas utilizadas na construção dos modelos e o tamanho da área ocupada por floresta tropical densa na bacia Amazônica (n=23). A faixa cinza representa o Intervalo de confiança de 95%. Contribuição relativa de cada preditor e sua influência sobre o tamanho da área predita de floresta na bacia amazônica.

#### 4.3.8 Validação das previsões do modelo

Os modelos de nicho ecológico responderam aos testes de validação de forma satisfatória, mostrando alta acurácia ao serem capazes de prever a maioria dos ecossistemas estimados, direta ou indiretamente, através de pólenes, fósseis da megafauna e isótopos estáveis de carbono. Essa assertiva é refletida nos baixos valores da taxa de omissão apresentada na Tabela 2, calculada para cada amostra de teste independente. Todos os dados palinológicos, usados com frequência como apoiando uma ou outra hipótese, foram testados em relação a predição de resiliência ecossistêmica. Os resultados mostram que aqueles pontos frequentemente invocados como validadores da persistência da floresta em detrimento de sua substituição por savanas e formação de refúgios, foram preditos com altos valores médios de resiliência e baixa variabilidade ao longo do tempo (Figura 4.9). Em contrapartida, aquelas amostras usadas para embasar a hipótese de savanização apresentaram grande variabilidade da resiliência ecossistêmica predita, fomentando assim eventos de transição entre diferentes ecossistemas.

**Tabela 4.2.** Conjunto de evidências paleoecológicas utilizadas como proxies para validação das predições dos modelos. A taxa de omissão das amostras foi calculada para cada estudo e os baixos valores indicam alta acurácia dos modelos em classificar corretamente os ecossistemas.

Sítio	Proxy	Pontos de controle com datação	Taxa de omissão (%)	Referência
Itaituba	Fóssil Megafauna	2	0,00	(Rossetti et al., 2004)
Katira	$\delta^{13}C$	1	0,00	(van der Hammen et al., 1994)
Porto Velho	$\delta^{13}C$	4	0,00	(Cohen et al., 2014)
Humaitá	$\delta^{13}C$	2	0,5	(Cohen et al., 2014)
Br 319	$\delta^{13}C$	6	0,00	(Freitas et al., 2001)
Lago Caçó	$\delta^{13}C$	14	0,14	(Ledru et al., 2006)
Lago Consuelo	Pólen	17	0,00	(Bush, 2004; Urrego et al., 2005, 2010)
Lago Verde	Pólen	7	0,10	(Colinvaux & De Oliveira, 2000; Bush et al., 2004)
Lago Dragão	Pólen	10	0,00	(Colinvaux & De Oliveira, 2000; Bush et al., 2004)
Lagoa da Pata	Pólen	5	0,00	(Colinvaux et al., 1996; D'Apolito et al., 2013)
Amazon Fan	Pólen	2	0,00	(Haberle & Maslin, 1999)
Bella Vista	Pólen	9	0,01	(Mayle et al., 2000)
Chaplin	Pólen	8	0,01	(Mayle et al., 2000)
Serra Sul dos Carajás	Pólen	6	0,00	(Hermanowski et al., 2012a, 2012b)
Carajás CSS	Pólen	8	0,00	(Sifeddine et al., 2001)

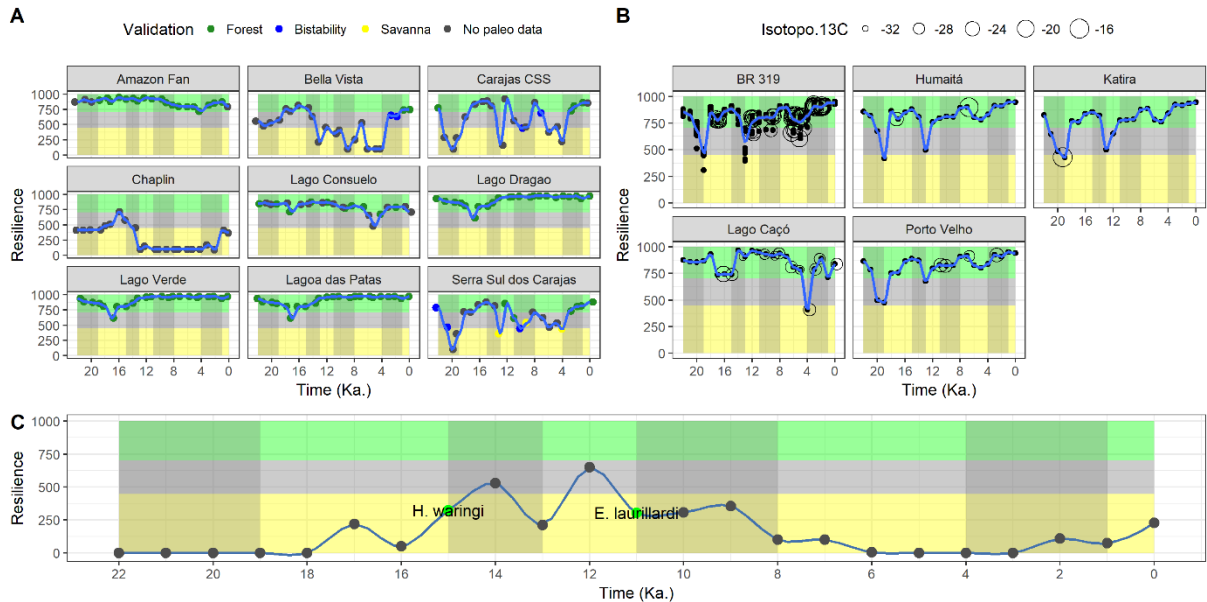


Figura 4.9. Validação das previsões do modelo contra um conjunto multi-proxie de evidências paleoambientais independentes. Em A estão os dados palinológicos.; em B estão os dados de isótopos de  $\delta^{13}C$ ; e em C estão os fósseis da Megafauna sobre a bacia amazônica. No eixo X, nós temos a escala temporal utilizada e no eixo Y a resiliência florestal prevista através do modelo de nicho climático. As faixas horizontais indicam os limites entre os diferentes ecossistemas, inferidas a partir de um regime de transição entre estados estáveis. As faixas cinzas na vertical indicam os eventos climáticos mais relevantes que ocorreram desde o LGM.

#### 4.4 Discussão

Segundo Baker & Fritz (2015) houve grande variabilidade climática sobre a América do Sul desde o LGM, e isso provavelmente está relacionada à variação temporal da insolação, concentração de gases de efeito estufa, condições de limites glaciais e interações remotas entre oceano e atmosfera. Há um conjunto de evidências independentes que apontam nesse mesmo sentido. Dados palinológicos, em geral relata-se temperaturas médias mais baixas (entre 2 e 5 °C) do que no presente (Colinvaux et al., 1996; Bush, 2004; Ledru et al., 2006; Cohen et al., 2014). No que diz respeito a disponibilidade de umidade, dados recentes derivados de análises de isótopos de oxigênio de alta resolução temporal, sugerem um ambiente mais seco durante o Pleistoceno tardio, comparado ao presente, sobretudo no leste amazônico (Cheng et al., 2013; Wang et al., 2017).

Contudo, cientistas paleoclimáticos ainda se deparam com os limitados dados provenientes de proxies, que são registros indiretos e seletivos de determinadas variáveis físicas do clima, além da escassez de sítios de coletas com dados relevantes (Baker & Fritz, 2015). Tal fato compromete o poder de generalização das análises devido ao alto grau de incerteza de extrapolações em largas escalas. Dessa forma, a reconstrução paleoclimática

baseada em MCGs (Lorenz et al., 2016; Fordham et al., 2017), que ratificam a grande variabilidade paleoclimática sugerida por evidências paleoecológicas, podem ser uma alternativa útil viável para melhor compreender as condições paleoclimáticas na região. Além disso, nossas estimativas são apresentadas como medidas bioclimáticas objetivas, tais como precipitação (mm/mês) e temperatura (°C) mensais e suas derivações, diferentemente de dados de isótopos ou pólen, que são proxies climáticos.

Wang et al. (2017) afirmam que a paisagem amazônica permaneceu com floresta mesmo com uma redução de 42% da precipitação em relação ao clima atual. Trata-se de uma relação não observada sob as condições climáticas do presente na área do estudo (Caverna Paraíso) e em nenhum ponto da bacia amazônica. Pelo contrário, evidências atuais, apresentadas no Capítulo 3 desta tese, indicam que se chover menos de 1500 mm/ano, há uma grande chance de ser disparado um evento de transição para um estado com menor densidade de cobertura vegetal. Ao longo dos últimos 22 mil anos, sempre quando houve déficit de umidade, a área coberta por florestas foi reduzida. Além disso, observações atuais apontam também que florestas apresentam uma baixa resistência ao estresse climático, principalmente estresse hídrico (Capítulo 2). Nossos achados também indicam que mais importante do que como a umidade está distribuída ao longo do ano, calculada através do coeficiente de sazonalidade (PSC), é o volume anual de chuva, no qual a medida de importância das variáveis indicam ser o principal preditor da distribuição das florestas em largas escalas, resultado corroborado por Zemp et al. (2017).

Alguns autores têm atribuído as baixas temperaturas do período glacial a provável persistência da floresta desde o LGM (Cowling et al., 2001; Bush, 2017). A hipótese que eles sustentam é de que com baixas temperaturas houve a redução da fotorrespiração e evapotranspiração, o que facilitaria a absorção de carbono e a relação do estresse hídrico das plantas. Contudo nossos resultados sugerem que o aumento da temperatura média está positivamente correlacionado com a área coberta por florestas, de modo que a expansão florestal tem ocorrido desde o início do processo de deglaciação. Além disso, o aumento da amplitude de temperatura anual, está negativamente correlacionado com a área ocupada por florestas. Isso quer dizer, em outras palavras, que talvez um inverno mais rigoroso tenha sido também um fator crítico para a redução da cobertura florestal na bacia amazônica. Isso pode ser explicado pelo fato de que espécies tropicais possuem um estreito nicho termal, tolerando altas temperaturas, porém com baixa variabilidade ao longo do ano (Perez et al., 2016).

Nossos achados sugerem que tais mudanças no clima ao longo do tempo afetaram os ecossistemas florestais sobre a bacia amazônica, mas não homogeneamente. Nós

identificamos, de modo espacialmente explícito, que algumas regiões apresentaram pouca variabilidade de resiliência, permanecendo com cobertura florestal ao longo dos 22 mil anos. Esse padrão foi amplamente corroborado pela validação independente dos modelos, dando o devido suporte a nossa hipótese sintética paleobiogeográfica. Todos os pontos de estudos palinológicos, frequentemente invocados como validadores da hipótese da persistência florestal, estão sob essas áreas de estabilidade de resiliência predita pelos modelos. Em alguns locais, pode ter ocorrido a alteração da composição florística de espécies, mas a fisionomia do ecossistema florestal foi mantida ao longo do tempo (Bush, 2004; D’Apolito et al., 2013).

A hipótese dos refúgios florestais seria parcialmente válida pois conseguiu prever a manutenção de floresta em algumas áreas. No entanto, o padrão geográfico observado aqui sugere a existência de megabloques de floresta tropical úmida, situados principalmente no Oeste, na porção central e a leste; e não pequenos refúgios isolados nas cabeceiras dos principais rios da bacia amazônica, como originalmente proposto por Haffer (1969). Os nossos dados de validação também corroboram as previsões do nosso modelo. Todos os estudos palinológicos, que sugerem alternância entre floresta e savana desde LGM, foram previstos de forma satisfatória e estão situados próximos a zonas de transição entre floresta e savana atualmente. Tais florestas dessas zonas de ecótono são mais susceptíveis a eventos de transição por conta dos relativamente baixos valores de resiliência, sendo corroborado por outros estudos (Mayle et al., 2006; Mayle & Power, 2008b).

Grande parte das controvérsias a respeito da dinâmica ecossistêmica na bacia amazônica desde o LGM poderiam ser evitadas, pois provém da confusão conceitual criada em torno das definições de floresta e savana. Cowling et al. (2001) sugerem que a invasão da Amazônia por ‘grasslands’ no LGM foi improvável. No entanto, savanas vão além de comunidades dominadas por plantas C4 (grasslands), mas ocupam um amplo espectro com diferentes percentuais de coberturas por gramíneas e cobertura de dossel. Bush (2017) sugere que a floresta persistiu durante o Pleistoceno tardio no corredor seco amazônico provavelmente na forma de uma floresta seca, mas não como savana. Em uma definição formal, florestas secas são predominantemente decíduas e ocorrem em regiões muito áridas, com uma pronunciada estação seca (entre 3-6 meses com menos de 100 mm) (Toby Pennington et al., 2000; Pennington et al., 2009). Além disso, possuem uma biota evolutivamente distinta de florestas tropicais (Dryflor, 2016).

Toda nossa discussão é baseada sobre um atributo funcional dos ecossistemas naturais, não tão somente em definições arbitrárias de savanas ou florestas. Utilizando as definições apresentadas por Oliveras & Malhi (2016), nesse estudo, são consideradas como floresta

somente aqueles pixels com o valor de cobertura de árvores superiores a 60%. Em termos práticos, sob estas condições, floresta tropical densa apresenta um dossel fechado que permite a formação de um microclima com grande umidade, com baixa abundância de gramíneas, baixa incidência de luminosidade e baixa susceptibilidade ao fogo e outros distúrbios. Já savanas, apresentam uma composição combinada de espécies de gramíneas (plantas C4) e arbóreas, as primeiras altamente abundantes e dominantes e as últimas em baixas densidades e com dossel aberto ao longo do ano. Dependendo da disponibilidade de umidade, as árvores podem alcançar até 30 metros. Savanas são altamente suscetíveis ao fogo devido aos baixos volumes de precipitação e grande abundância de plantas C4.

A bacia amazônica como conhecida atualmente foi um ambiente extremamente dinâmico do ponto de vista ecossistêmico ao longo dos últimos 22 Ka. Aqui nós quantificamos a influência das mudanças climáticas sobre tal processo. A inclusão de um mecanismo ecológico explícito, responsável por regular o regime de transição entre floresta-savana, foi capaz de revelar a magnitude dos efeitos das mudanças climáticas sobre a floresta amazônica. Os resultados mostraram que algumas áreas da bacia amazônica foram estáveis ao longo do tempo, enquanto outras estiveram mais propensas a regimes de transição entre estados estáveis devido a grande variabilidade da resiliência florestal.

#### 4.5 AGRADECIMENTOS

O desenvolvimento e execução deste estudo só foi possível graças ao apoio financeiro e logístico oferecido pela Ecométrica, e principalmente pelo suporte intelectual dos pesquisadores Lincoln Alves e Manoel Cardoso, ambos do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Nós agradecemos também a contribuição dada por Ima Célia Guimarães Vieira, Aline Meiguins de Lima, Roberta Macedo Cerqueira e Edson José Paulino da Rocha.



## 4.6 REFERÊNCIAS

- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 42–47.
- Baker P, Fritz SC (2015) Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. *Quaternary Science Reviews*, **124**, 31–47.
- Baker DJ, Hartley AJ, Butchart SHM et al. (2016) Choice of baseline climate data impacts projected species' responses to climate change. *Global Change Biology*, **22**, 2392–2404.
- Beerling DJ, Mayle FE (2006) Contrasting effects of climate and CO<sub>2</sub> on Amazonian ecosystems since the last glacial maximum. *Global Change Biology*, **12**, 1977–1984.
- Bennett KD, Bhagwat SA, Willis KJ (2012) Neotropical refugia. *The Holocene*, **22**, 1207–1214.
- Bonan GB, Collins WD, Bitz CM et al. (2006) The Community Climate System Model Version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, **19**, 2122.
- Breiman L (2001) Random forests. *Machine Learning*, **45**, 5–32.
- Brown KS, Sheppard PM, Turner JRG (1974) Quaternary Refugia in Tropical America: Evidence from Race Formation in Heliconius Butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **187**, 369–378.
- Bush MB (1994) Amazonian Speciation: A Necessarily Complex Model. *Journal of Biogeography*, **21**, 5–17.
- Bush MB (2004) 48,000 Years of Climate and Forest Change in a Biodiversity Hot Spot. *Science*, **303**, 827–829.
- Bush MB (2011) *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change* (orgs Bush M, Flenley J, Gosling W). 213-240-240 p.
- Bush MB (2017) The resilience of Amazonian forests. *Nature*.
- Bush MB, De Oliveira PE, Colinvaux PA, Miller MC, Moreno JE (2004) Amazonian paleoecological histories: One hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **214**, 359–393.
- Cheng H, Sinha A, Cruz FW et al. (2013) Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications*, **4**, 1411.
- Cohen MCL, Rossetti DF, Pessenda LCR, Friaes YS, Oliveira PE (2014) Late Pleistocene glacial forest of Humaitá — Western Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **415**, 37–47.

- Colinvaux PA, De Oliveira PE (2000) Palaeoecology and climate of the amazon basin during the last glacial cycle. *Journal of Quaternary Science*, **15**, 347–356.
- Colinvaux P a., De Oliveira PE, Moreno JE et al. (1996) A Long Pollen Record from Lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial Times. *Science*, **274**, 85–88.
- Cowling SA, Maslin MA, Sykes MT (2001) Paleovegetation Simulations of Lowland Amazonia and Implications for Neotropical Allopatry and Speciation. *Quaternary Research*, **149**, 140–149.
- D’Apolito C, Absy ML, Latrubesse EM (2013) The Hill of Six Lakes revisited: New data and re-evaluation of a key Pleistocene Amazon site. *Quaternary Science Reviews*, **76**, 140–155.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF et al. (2009) Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, **32**, 897–906.
- Diniz-Filho JAF, Ferro VG, Santos T, Nabout JC, Dobrovolski R, De Marco P (2010) The three phases of the ensemble forecasting of niche models : geographic range and shifts in climatically suitable areas of *Utetheisa ornatrix*. *Revista Brasileira de Entomologia*, **54**, 339–349.
- Dryflor (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science (New York, N.Y.)*, **353**, 1383–1387.
- Engler R, Hordijk W, Guisan A (2012) The MIGCLIM R package - seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography*, **35**, 872–878.
- Flantua SGA, Hooghiemstra H, Grimm EC et al. (2015) Updated site compilation of the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **223**, 104–115.
- Fordham DA, Saltré F, Haythorne S, Wigley TML, Otto-Bliesner BL, Chan KC, Brook BW (2017) PaleoView: A tool for generating continuous climate projections spanning the last 21,000 years at regional and global scales. *Ecography*, 1–11.
- Franklin J (2010) Mapping species distributions: spatial inference and prediction.
- Freitas HA De, Aravena R, Ely S, Gouveia M (2001) Late Quaternary Vegetation Dynamics in the Southern Amazon Basin Inferred from Carbon Isotopes in Soil Organic Matter. **46**, 39–46.
- Friedman JH (1991) Multivariate Adaptive Regression Splines. *The Annals of Statistics*, **19**, 1–67.
- Funk, Funk C, Verdin A, Michaelsen J, Peterson P, Pedreros D, Husak G (2015) A global satellite-assisted precipitation climatology. *Earth System Science Data*, **7**, 1–15.
- Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157**.

- Haberle SG, Maslin MA (1999) Late Quaternary Vegetation and Climate Change in the Amazon Basin Based on a 50,000 Year Pollen Record from the Amazon Fan, ODP Site 932. *Quaternary Research*, **51**, 27–38.
- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science*, **165**, 131–137.
- Haffer J, Prance GT (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **16**, 175–206.
- van der Hammen T, B MLA, Absy ML (1994) Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **109**, 247–261.
- Hanan NP, Tredennick AT, Prihodko L, Bucini G, Dohn J (2014) Analysis of stable states in global savannas: Is the CART pulling the horse? *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 259–263.
- Harrison SP, Bartlein PJ, Prentice IC (2016) What have we learnt from palaeoclimate simulations? *Journal of Quaternary Science*, **31**, 363–385.
- Hastie T, Tibshirani R (1986) Generalized Additive Models. *Statistics*, **10**, 409–435.
- He F (2011) Simulating transient climate evolution of the last deglaciation with CCSM3. 185.
- Hermanowski B, da Costa ML, Behling H (2012a) Environmental changes in southeastern Amazonia during the last 25,000yr revealed from a paleoecological record. *Quaternary Research*, **77**, 138–148.
- Hermanowski B, da Costa ML, Carvalho AT, Behling H (2012b) Palaeoenvironmental dynamics and underlying climatic changes in southeast Amazonia (Serra Sul dos Carajás, Brazil) during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **365–366**, 227–246.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Hirota M, Holmgren M, Nes EH Van, Scheffer M (2011) Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science*, **334**, 232–235.
- Ledru MP, Ceccantini G, Gouveia SEMM, López-Sáez JA, Pessenda LCRR, Ribeiro AS (2006) Millennial-scale climatic and vegetation changes in a northern Cerrado (Northeast, Brazil) since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, **25**, 1110–1126.
- Lima-Ribeiro MS, Varela S, Hernández JAGO et al. (2015) Ecoclimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. *Biodiversity Informatics*, **10**, 1–21.
- Lorenz DJ, Nieto-Lugilde D, Blois JL et al. (2016) Downscaled and debiased climate simulations for North America from 21,000 years ago to 2100AD. *Scientific Data*, **3**, 160048.

- Magnusson WE, Sanaiotti TM, Lima AP, Martinelli LA, Victoria RL, de Araujo MC, Albernaz AL (2002) A comparison of  $^{13}\text{C}$  ratios of surface soils in savannas and forests in Amazonia. *Journal of Biogeography*, **29**, 857–863.
- Manel S, Dias JM, Ormerod SJ (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: A case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*, **120**, 337–347.
- Marson JM, Wainer I, Mata MM, Liu Z (2014) The impacts of deglacial meltwater forcing on the South Atlantic Ocean deep circulation since the Last Glacial Maximum. *Climate of the Past*, **10**, 1723–1734.
- Mayle FE, Beerling DJ (2004) Late Quaternary changes in Amazonian ecosystems and their implications for global carbon cycling. **214**, 11–25.
- Mayle FE, Power MJ (2008a) Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 1829–1838.
- Mayle FE, Power MJ (2008b) Impact of a drier Early–Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 1829–1838.
- Mayle FE, Burbidge R, Killeen TJ (2000) Millennial-Scale Dynamics of Southern Amazonian Rain Forests. *Science*, **290**, 2291–2294.
- Mayle FE, Langstroth RP, Fisher RA, Meir P (2006) Long-term forest-savannah dynamics in the Bolivian Amazon: implications for conservation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **362**, 291–307.
- Mohtadi M, Prange M, Steinke S (2016) Palaeoclimatic insights into forcing and response of monsoon rainfall. *Nature*, **533**, 191–199.
- Van Nes EH, Holmgren M, Hirota M, Scheffer M (2012) Response to Comment on “Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions”. *Science*, **336**, 541–541.
- Nogués-Bravo D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 521–531.
- Oliveras I, Malhi Y (2016) Many shades of green: The dynamic tropical forest-savanna transitions. *Philosophical Transactions. Series B, Biological Sciences*.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira A (2009) Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**, 437–457.
- Perez TM, Stroud JT, Feeley KJ (2016) Thermal trouble in the tropics. *Science*, **351**, 1392–1393.

- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE, Phillips ENCANDPR, J S, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell*, **190**, 231–259.
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME (2016) Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, **40**, 887–893.
- Ramirez-Villegas J, Jarvis A (2010) Downscaling Global Circulation Model Outputs: The Delta Method Decision and Policy Analysis Working Paper No. 1. *Policy Analysis*, 18.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CY, Cracraft J (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 681 LP-689.
- Rossetti DF, Toledo PM, Moraes-Santos, Heloísa Maria Araújo Santos AE (2004) Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. *Quaternary Research*, **61**, 289–300.
- Scheffer M, Hirota M, Holmgren M, Van Nes EH, Chapin FS (2012) Thresholds for boreal biome transitions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 21384–9.
- Scheffer M, Carpenter SR, Dakos V, Nes EH Van (2015) Generic Indicators of Ecological Resilience: Inferring the Chance of a Critical Transition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Scull P, Franklin J, Chadwick OA (2005) The application of classification tree analysis to soil type prediction in a desert landscape. *Ecological Modelling*, **181**, 1–15.
- Shakun JD, Clark PU, He F et al. (2012) Global warming preceded by increasing carbon dioxide concentrations during the last deglaciation. *Nature*, **484**, 49–54.
- Sifeddine A, Martin L, Turcq B, Volkmer-Ribeiro C, Soubiès F, Cordeiro RC, Suguio K (2001) Variations of the Amazonian rainforest environment: a sedimentological record covering 30,000 years.
- Staver AC, Archibald S, Levin S (2011) The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science*, **334**, 230–232.
- Svenning JC, Fløjgaard C, Marske KA, Nógues-Bravo D, Normand S (2011) Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 2930–2947.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB, Araujo MB (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.
- Toby Pennington R, Prado DE, Pendry CA (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261–273.
- Townshend JR., Hansen MC, Carroll M, DiMiceli C, Sohlberg R, Huang C (2011) Vegetation Continuous Fields MOD44B, 2010 Percent Tree Cover. *Collection 5, University of Maryland, College Park, Maryland*, 1–12.

- Tuanmu MN, Jetz W (2014) A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1031–1045.
- Urrego DH, Silman MR, Bush MB (2005) The Last Glacial Maximum: stability and change in a western Amazonian cloud forest. **20**, 693–701.
- Urrego DH, Bush MB, Silman MR (2010) A long history of cloud and forest migration from Lake Consuelo, Peru. *Quaternary Research*, **73**, 364–373.
- Varela S, Lima-ribeiro MS, Terribile LC (2015) A Short Guide to the Climatic Variables of the Last Glacial Maximum for Biogeographers. 1–15.
- Wang X, Lawrence Edwards R, Auler AS et al. (2017) Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature*, **541**, 204–207.
- Wilby RL, Charles SP, Zorita E, Timbal B, Whetton P, Mearns LO (2004) Guidelines for Use of Climate Scenarios Developed from Statistical Downscaling Methods. *Analysis*, **27**, 1–27.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa HMJ et al. (2017) Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. *Nature Communications*, **8**, 14681.

## **CAPÍTULO 5 SÍNTESE E CONCLUSÕES**

### **5.1 Síntese**

Nesta tese de doutoramento, eu busco responder três questões fundamentais acerca dos efeitos das mudanças climáticas em curso sobre os ecossistemas terrestres, com ênfase sobre a Amazônia:

- 1) Quão vulneráveis são os ecossistemas terrestres às mudanças climáticas? (Capítulo 2);
- 2) Quais são os limiares climáticos críticos que podem determinar a manutenção ou o colapso da Amazônia? (Capítulo 3);
- 3) Como as mudanças climáticas do passado afetaram os ecossistemas sobre a bacia amazônica e qual a magnitude de tais mudanças? (Capítulo 4).

Para responder tais perguntas de maneira satisfatória, foi necessário quantificar de forma objetiva uma medida teórica e unificadora dos ecossistemas: a resiliência. Com a robustez da integração entre a teoria da estabilidade ecológica e a teoria do nicho ecológico, nós concebemos uma estrutura metodológica capaz de medir, avaliar e prever os efeitos das mudanças climáticas sobre a resiliência dos ecossistemas terrestres e suas respectivas consequências em termos qualitativos e quantitativos ao longo do tempo e do espaço.

### **5.2 Conclusões**

As principais conclusões desta tese foram as seguintes:

- a) Florestas são intrinsecamente mais vulneráveis às mudanças climáticas do que outros ecossistemas terrestres;
- b) A redução da disponibilidade de umidade e o aumento da sazonalidade climática podem promover eventos catastróficos de transição se um determinado limiar crítico de resiliência florestal for alcançado;
- c) Em função dos efeitos de mudanças climáticas do passado sobre a resiliência florestal, eventos de transição entre floresta e savana (vice-versa) foram frequentes ao longo dos

últimos 22 mil anos sobre a bacia amazônica. Tal resultado indica uma possibilidade concreta desses eventos se repetirem em um futuro próximo.



## REFERÊNCIAS

- ARAGÃO, L. E. O. C. The rainforest's water pump. **Nature**, [s. l.], v. 489, p. 217–218, 2012.
- BAKER, P.; FRITZ, S. C. Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. **Quaternary Science Reviews**, [s. l.], v. 124, p. 31–47, 2015.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, [s. l.], v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/nature18326>>
- BETTS, R. A.; MALHI, Y.; ROBERTS, J. T. The future of the Amazon: new perspectives from climate, ecosystem and social sciences. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 363, n. 1498, p. 1729–1735, 2008. Disponível em: <<http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2008.0011>>. Acesso em: 23 dez. 2016.
- BRANDO, P. M. et al. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 111, n. 17, p. 6347–52, 2014.
- BUSH, M. B. et al. Two histories of environmental change and human disturbance in eastern lowland Amazonia. **The Holocene**, [s. l.], v. 10, n. 5, p. 543–553, 2000. Disponível em: <<http://hol.sagepub.com/cgi/doi/10.1191/095968300672647521>>
- BUSH, M. B. et al. **Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions**. [s.l: s.n.]. v. 14 Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2672-9>>
- BUSH, M. B. **Tropical Rainforest Responses to Climatic Change**. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<http://www.springerlink.com/content/13575467225406q8/>>
- BUSH, M. B. The resilience of Amazonian forests. **Nature**, [s. l.], 2017.
- BUSH, M. B.; OLIVEIRA, P. E. De. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation : a paleo- ecological perspective. [s. l.], v. 6, 2006.
- CASTRO, D. F. D. F. et al. Late Quaternary landscape evolution of northeastern Amazonia from pollen and diatom records. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [s. l.], v. 85, n. 1, p. 35–55, 2013.
- CHENG, H. et al. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nature communications**, [s. l.], v. 4, p. 1411, 2013. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23361002>>
- CLEMENT, C. R. et al. The domestication of Amazonia before European conquest. [s. l.], 2015.
- COHEN, M. C. L. et al. Late Pleistocene glacial forest of Humaitá — Western Amazonia. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 415, p. 37–47, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.12.025>>
- COLE, L. E. S.; BHAGWAT, S. a; WILLIS, K. J. Recovery and resilience of tropical forests

after disturbance. **Nature Communications**, [s. l.], v. 5, n. May, p. 3906, 2014. Disponível em:

<<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24844297>%5Cn<http://www.nature.com/doi/10.1038/ncomms4906>>

COLINVAUX, P. a. et al. A Long Pollen Record from Lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial Times. **Science**, [s. l.], v. 274, n. November, p. 85–88, 1996.

COLINVAUX, P. A.; DE OLIVEIRA, P. E.; BUSH, M. B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Science Reviews**, [s. l.], v. 19, n. 1–5, p. 141–169, 2000.

COLWELL, R. K.; RANGEL, T. F. Hutchinson's duality: the once and future niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 106 Suppl, p. 19651–8, 2009. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2780946&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>

COX, P. M. et al. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, [s. l.], v. 78, n. 1–3, p. 137–156, 2004.

DA CRUZ MIRANDA, M. C.; DE FÁTIMA ROSSETTI, D.; CARLOS RUIZ PESSEDA, L. Quaternary paleoenvironments and relative sea-level changes in Marajó Island (Northern Brazil): Facies,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and C/N. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 282, n. 1–4, p. 19–31, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.08.004>>

DAVIDSON, E. A. et al. The Amazon basin in transition. **Nature**, [s. l.], v. 481, n. 7381, p. 321–328, 2012. Disponível em: <<http://www-nature-com.ez3.periodicos.capes.gov.br/nature/journal/v481/n7381/full/nature10717.html>>. Acesso em: 27 nov. 2015.

DEMENOCAL, P. B. Climate and Human Evolution. **Science**, [s. l.], v. 331, n. 6017, p. 540–542, 2011. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/331/6017/540.short>>

DINIZ-FILHO, A. F. et al. Macroevolutionary dynamics in environmental space and the latitudinal diversity gradient in New World birds. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, [s. l.], v. 274, n. 1606, p. 43–52, 2007. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1679877&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>. Acesso em: 26 jul. 2011.

ELITH, J. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, [s. l.], v. 29, n. 2, p. 129–151, 2006. Disponível em: <<http://blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>>

ELLIS, E. C. et al. Used planet: A global history. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 110, n. 20, p. 7978–7985, 2013. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1217241110>>

ELTON, C. S. **Animal Ecology**. [s.l.] : Charles Elton, 1927. Disponível em: <<http://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=IZvgTuB9Gh4C&pgis=1%5Cnhttp://www.cabdirect.org/abstracts/19632204195.html%5Cnhttp://www.mendeley.com/research/animal->

ecology-14/%5Cn<http://www.cabdirect.org/abstracts/19632204195.html>>

ERFANIAN, A.; WANG, G.; FOMENKO, L. Unprecedented drought over tropical South America in 2016: significantly under-predicted by tropical SST. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 7, n. 1, p. 5811, 2017. Disponível em: <<http://www.nature.com/articles/s41598-017-05373-2>>

FOLKE, C. et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. **Ann Rev Ecol Syst**, [s. l.], v. 35, p. 557–581, 2004.

FOODY, G. M. et al. Satellite remote sensing to monitor species diversity: potential and pitfalls. [s. l.], p. 25–36, 2015.

FRANKLIN, J. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. [s. l.], 2010.

FREITAS, H. A. De et al. Late Quaternary Vegetation Dynamics in the Southern Amazon Basin Inferred from Carbon Isotopes in Soil Organic Matter. [s. l.], v. 46, p. 39–46, 2001.

GARCIA, R. A. et al. Multiple Dimensions of Climate Change and Their Implications for Biodiversity. **Science**, [s. l.], v. 344, n. 6183, p. 1247579–1247579, 2014. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/344/6183/1247579.abstract>>

GASTON, K. J.; SPICER, J. I. **Biodiversity, an introduction**. [s.l: s.n.].

GREENWOOD, S. et al. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, [s. l.], 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12748>>

GRINNELL, J. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **The Auk**, [s. l.], v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.

GUISAN, A. et al. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology Letters**, [s. l.], v. 8, n. 9, p. 993–1009, 2005. Disponível em: <<http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>>

GUISAN, A.; ZIMMERMAN, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, [s. l.], v. 135, p. 147–186, 2000.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, [s. l.], v. 165, n. 3889, p. 131–137, 1969.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia**, [s. l.], v. 68, n. 4 Suppl, p. 917–47, 2008. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19197466>>

HAMPTON, S. E. et al. Big data and the future of ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, [s. l.], v. 11, n. 3, p. 156–162, 2013.

HAWKINS, B. A.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Beyond Rapoport ' s rule : evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. **Global Ecology and Biogeography**, [s. l.], p. 461–469, 2006.

HE, K. S. et al. Will remote sensing shape the next generation of species distribution models?

**Remote Sensing in Ecology and Conservation**, [s. l.], p. n/a-n/a, 2015. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/rse2.7>>

HIROTA, M. et al. Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. **Science**, [s. l.], v. 334, n. October, p. 232–235, 2011.

HIRZEL, A. H.; LE LAY, G. Habitat suitability modelling and niche theory. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 45, n. 5, p. 1372–1381, 2008. Disponível em: <<http://blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x>>

HOLLING, C. S. Resilience and Stability of Ecological Systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, [s. l.], v. 4, n. 1, p. 1–23, 1973. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>>

HOORN, C. et al. Amazonia Through Time : Andean. **Science**, [s. l.], v. 330, n. November, p. 927–931, 2010. a.

HOORN, C. et al. The Amazonian Craton and its influence on past fluvial systems (Mesozoic-Cenozoic, Amazonia) Carina. **Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past**, [s. l.], p. 103–122, 2010. b.

HORTAL, J. et al. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], v. 46, n. 1, p. annurev-ecolsys-112414-054400, 2014. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>>

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, [s. l.], v. 22, p. 415–427, 1957.

IPCC. Climate Change 2014 Synthesis Report. **Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**, [s. l.], p. 1–151, 2014.

KAPLAN, J. O. et al. Holocene carbon emissions as a result of anthropogenic land cover change. **The Holocene**, [s. l.], v. 21, n. 5, p. 775–791, 2011.

KISSLING, W. D. et al. Towards global interoperability for supporting biodiversity research on essential biodiversity variables (EBVs). [s. l.], v. 8386, n. October, 2015.

KISSLING, W. D. et al. Building essential biodiversity variables (EBVs) of species distribution and abundance at a global scale. **Biological Reviews**, [s. l.], p. in press, 2017.

LAPOLA, D. M.; OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO<sub>2</sub> fertilization and seasonality. **Global Biogeochemical Cycles**, [s. l.], v. 23, n. 3, p. 1–16, 2009.

LAUSCH, A. et al. Linking Earth Observation and taxonomic, structural and functional biodiversity: Local to ecosystem perspectives. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 70, p. 317–339, 2016.

LEVIS, C. et al. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science**, [s. l.], v. 355, n. 6328, p. 925–931, 2017. Disponível em:

<<http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aal0157>>

MALHI, Y. et al. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 106, n. 49, p. 20610–20615, 2009. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2791614&tool=pmcentrez&rendertype=abstract%5Cnhttp://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0804619106%5Cnhttp://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0804619106>>

MALHI, Y. The concept of the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, [s. l.], v. 42, n. August, p. 25.1-25.28, 2017.

MANN, M. E. et al. Record temperature streak bears anthropogenic fingerprint. **Geophysical Research Letters**, [s. l.], p. 7936–7944, 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/2017GL074056>>

MAYER, A. L.; KHALYANI, A. H. Grass Trumps Trees with Fire. **Science**, [s. l.], v. 334, n. 6053, p. 188–189, 2011.

MAYLE, F. E.; BEERLING, D. J. Late Quaternary changes in Amazonian ecosystems and their implications for global carbon cycling. [s. l.], v. 214, p. 11–25, 2004.

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**, [s. l.], v. 363, n. 1498, p. 1829–1838, 2008. Disponível em: <<http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2007.0019>>. Acesso em: 23 dez. 2016.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. **World Resources Institute, Washington, DC**, Washington, DC., 2005.

MIRALDO, A. et al. An Anthropocene map of genetic diversity. [s. l.], v. 353, n. 6307, 2016.

MITTELBACH, G. G. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, [s. l.], v. 10, n. 4, p. 315–331, 2007. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17355570>>. Acesso em: 11 jun. 2011.

MITTERMEIER, R. a et al. Wilderness and biodiversity conservation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 100, n. 18, p. 10309–13, 2003. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=193557&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>

NOBRE, A. D. **O Futuro Climático da Amazônia**. [s.l: s.n.].

NOBRE, C. A. et al. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 113, n. 39, p. 10759–10768, 2016. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/content/short/113/39/10759>>

NOBRE, C. A.; BORMA, L. D. S. “Tipping points” for the Amazon forest. **Current Opinion**

in **Environmental Sustainability**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 28–36, 2009.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. **BioScience**, [s. l.], v. 51, n. 11, p. 933, 2001. Disponível em: <[http://caliber.ucpress.net/doi/abs/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](http://caliber.ucpress.net/doi/abs/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)>

OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. [s. l.], v. 30, n. 23, p. 10–13, 2003.

PECL, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. **Science**, [s. l.], v. in press, 2017.

PEREIRA, H. M. et al. Essential Biodiversity Variables. [s. l.], v. 339, n. January, p. 277–278, 2013.

PETERSON, A. T. et al. **Ecological niches and geographic distributions**. [s.l: s.n.]. v. 49 Disponível em: <<http://www.cro3.org/cgi/doi/10.5860/CHOICE.49-6266>>

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling- getting the concepts right. [s. l.], v. 10, n. December, p. 102–107, 2012.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, [s. l.], v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009. Disponível em: <<http://chave.ups-tlse.fr/chave/phillips-science09.pdf%5Cnhttp://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19265020>>

PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature**, [s. l.], v. 307, n. 26, p. 321–326, 1984. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/315635c0>>

PIMM, S. L. et al. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. **Science (New York, N.Y.)**, [s. l.], v. 344, n. 6187, p. 1246752, 2014. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24876501>>

RANGEL, T. F.; LOYOLA, R. D. Labeling Ecological Niche Models. **Natureza & Conservação**, [s. l.], v. 10, n. 2, p. 119–126, 2012. Disponível em: <<http://doi.editoracubo.com.br/10.4322/natcon.2012.030>>

REYER, C. P. O. et al. Forest resilience, tipping points and global change processes. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 103, n. 1, p. 1–4, 2015.

RIBAS, C. C. et al. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 279, n. 1729, p. 681 LP-689, 2012. Disponível em: <<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/279/1729/681.abstract>>

ROCCHINI, D. et al. Accounting for uncertainty when mapping species distributions: The need for maps of ignorance. **Progress in Physical Geography**, [s. l.], 2011.

ROSSETTI, D. de F. et al. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. **Quaternary Research**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 289–300, 2004.

SALA, O. E. et al. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. **Science**, [s. l.], v. 287, n.

March, p. 1770–1774, 2000.

SALA, O. E. et al. Biodiversity across Scenarios. [s. l.], 2005.

SALAZAR, L. F.; NOBRE, C. A.; OYAMA, M. D. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. [s. l.], v. 34, 2007.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, [s. l.], v. 413, n. 6856, p. 591–6, 2001. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15448261>>

SCHEFFER, M. et al. Anticipating Critical Transitions. **Science**, [s. l.], v. 338, n. 6105, p. 344–348, 2012. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1225244>>

SCHEFFER, M. et al. Thresholds for boreal biome transitions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 109, n. 52, p. 21384–9, 2012. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3535627&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>

SCHEFFER, M. et al. Generic Indicators of Ecological Resilience : Inferring the Chance of a Critical Transition. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], 2015.

SCHIMEL, D. et al. Monitoring plant functional diversity from space. **Nature Publishing Group**, [s. l.], n. April, p. 1–5, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nplants.2016.24>>

SCHOLL, J. P.; WIENS, J. J. Diversification rates and species richness across the Tree of Life. **Proceedings of the Royal Society B**, [s. l.], 2016.

SEDDON, A. W. et al. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. **Nature**, [s. l.], v. 531, n. 7593, p. 229–232, 2016. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26886790>>

SOBERÓN, J.; PETERSON, A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niche and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, [s. l.], v. 2, p. 1–10, 2005.

STAVER, A. C.; ARCHIBALD, S.; LEVIN, S. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. **Science**, [s. l.], v. 334, n. 6053, p. 230–232, 2011. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/334/6053/230.abstract>>

TIMMERMANN, A.; FRIEDRICH, T. Late Pleistocene climate drivers of early human migration. **Nature**, [s. l.], 2016. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/nature19365>>

URBAN, M. C. Accelerating extinction risk from climate change. **Foreign Policy**, [s. l.], v. 348, n. June, 2015.

URBAN, M. C. et al. Improving the forecast for biodiversity under climate change. **Science**, [s. l.], v. 353, n. 6304, p. aad8466–aad8466, 2016. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.aad8466>>

VAN DER HAMMEN, T.; B, M. L. A.; ABSY, M. L. Amazonia during the last glacial. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 109, n. 2–4, p. 247–261, 1994.

VON HUMBOLDT, A.; BONPLAND, A. **Essay on the Geography of Plants**. [s.l: s.n.]. v. 53

VOS, J. M. De et al. Estimating the normal background rate of species extinction. **Conservation Biology**, [s. l.], v. 29, n. 2, p. 452–462, 2015. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/cobi.12380>>

WALLACE, A. R. The Geographical Distribution Of Animals. **Harper & Brothers**, [s. l.], v. 1, p. 574, 1876.

WANG, X. et al. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. **Nature**, [s. l.], v. 541, n. 7636, p. 204–207, 2017. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nature20787>>

WHITNEY, B. S. et al. A 45kyr palaeoclimate record from the lowland interior of tropical South America. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 307, n. 1–4, p. 177–192, 2011. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031018211002574>>. Acesso em: 11 fev. 2016.

WILLIAMS, J. W.; JACKSON, S. T.; KUTZBACH, J. E. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. [s. l.], 2007.

WILSON, A. M.; JETZ, W. Remotely Sensed High-Resolution Global Cloud Dynamics for Predicting Ecosystem and Biodiversity Distributions. [s. l.], p. 1–20, 2016.

WRIGHT, I. et al. Global climatic drivers of leaf size. [s. l.], v. 12, n. September, p. 917–921, 2017. a.

WRIGHT, J. S. et al. A rainforest-initiated wet season over the southern Amazon. [s. l.], p. 1–6, 2017. b.

ZEMP, D. C. et al. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. **Nature Communications**, [s. l.], v. 8, p. 14681, 2017. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/ncomms14681>>



**ANEXOS**

## ANEXO A - SIMULAÇÃO DA DINÂMICA DE DISTRIBUIÇÃO DE *HARPIA HARPYJA* DESDE O ÚLTIMO GLACIAL MÁXIMO

### A.1. Métodos resumidos

Os modelos de distribuição foram calibrados com o clima presente (descritos na seção 4.3.1) e dados de ocorrência georreferenciados da espécie baixados do GBIF. O modelo consensual, derivado a partir de 10 métodos diferentes, foi projetado sobre os preditores paleoclimáticos desde o Último Glacial Máximo. A dinâmica da distribuição da *Harpia* foi calculada a partir de uma simulação que leva em conta a dispersão da espécie pela paisagem a medida que mudanças ambientais (aqui climáticas) vão se estabelecendo. Em outros termos, é calculada quantas e em quais células a espécie persistiu ao longo de todo o período, em quantas células ela foi extinta, quantas novas células ela conseguiu colonizar. Tudo isso ao longo do tempo e de modo espacialmente explícito.

### A.2. Principais resultados e implicações

O modelo aponta que algumas manchas de habitat florestal foram estáveis ao longo dos últimos 22 Ka, principalmente na região Oeste da Amazônia (Figura A.1). O tamanho da distribuição da espécie esteve menor do que o atual principalmente durante o UGM e ao longo do processo de degelo. A expansão da distribuição de *Harpia harpyja* ocorreu provavelmente a partir do início do Holoceno, onde houve um incremento da temperatura e da precipitação de maneira mais significativa. É possível que a estrutura demográfica e populacional de *Harpia* como se conhece hoje deve ter tido uma significativa contribuição de eventos climáticos históricos, como estes do Pleistoceno tardio e Holoceno, determinando em partes a estruturação genética das populações ao longo do continente

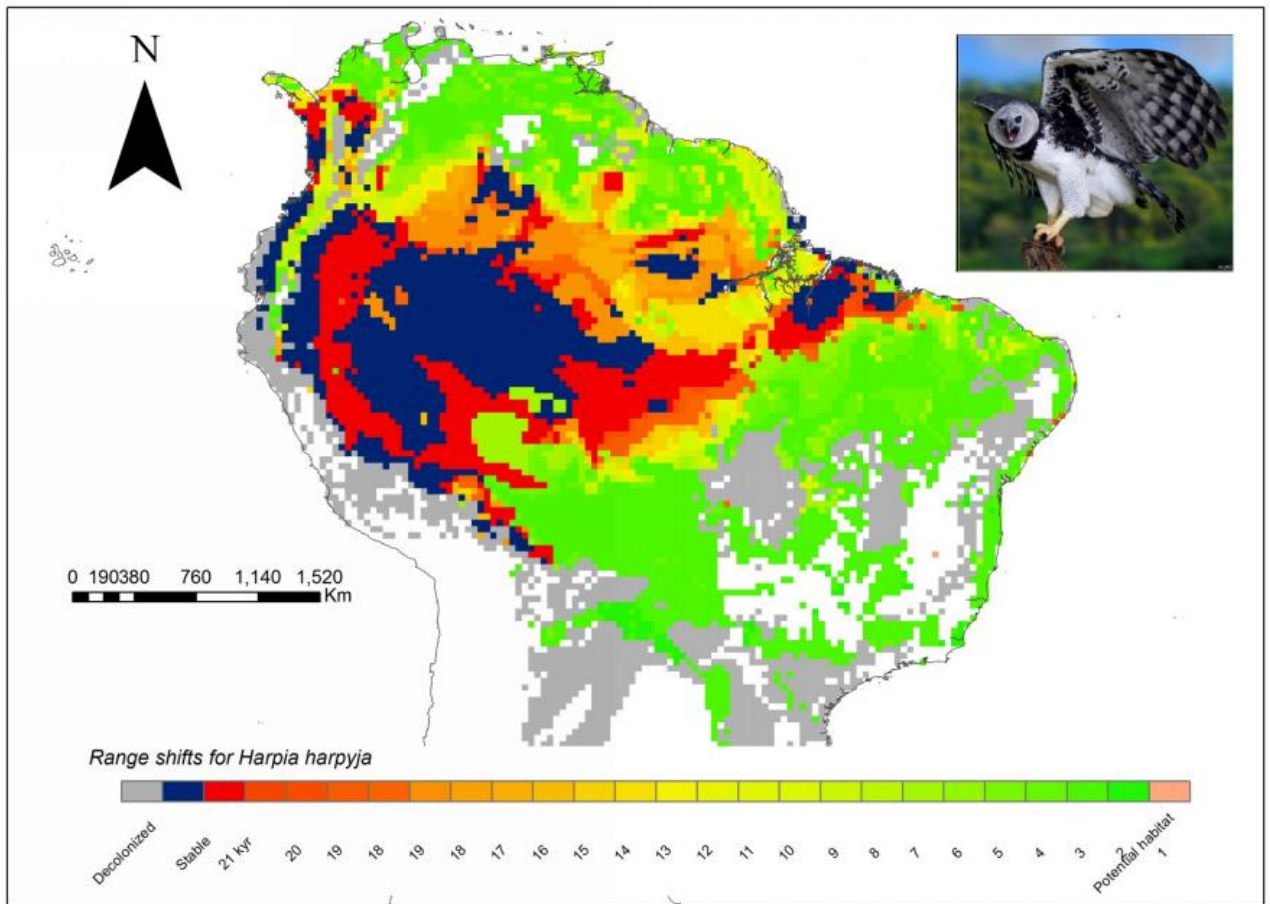


Figura A.1- Dinâmica da distribuição de *Harpia harpyja* através do tempo e do espaço.

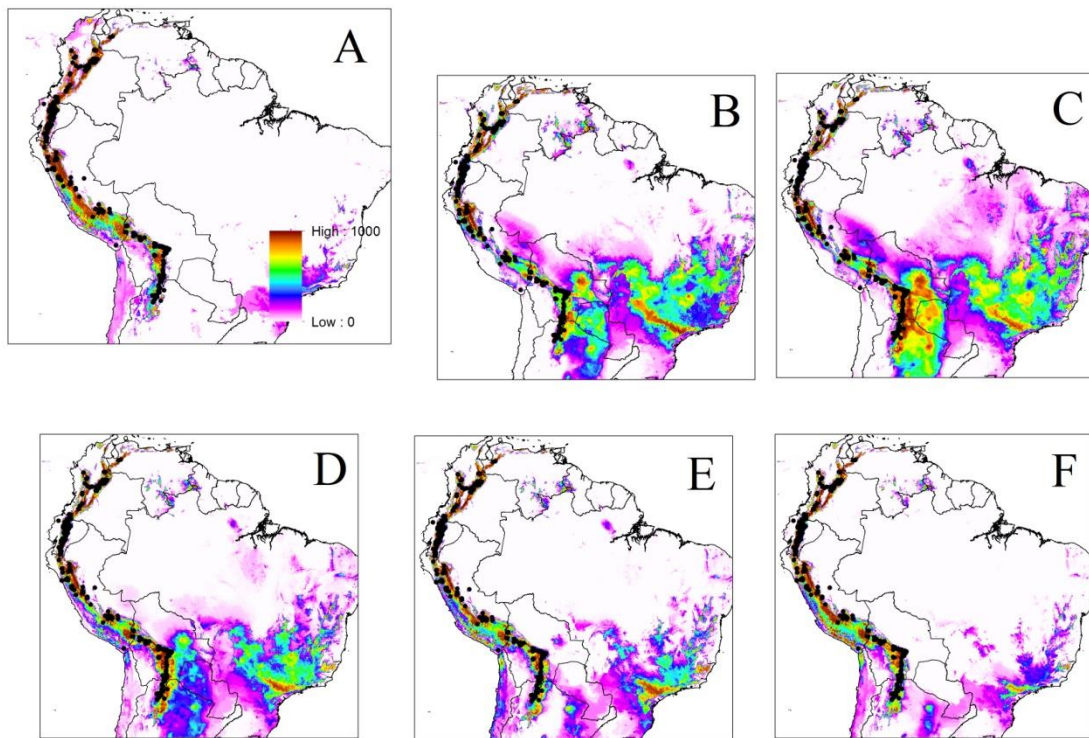
## ANEXO B - PALEODISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO *ALNUS* NA AMÉRICA DO SUL

### B1. Métodos resumidos

Foram construídos modelos de distribuição utilizando ocorrências georreferenciadas para o gênero *Alnus* proveniente da base de dados do GBIF, combinados com quatro variáveis que descrevem o clima atual na América do Sul. Foi gerado então um modelo consensual a partir de 10 métodos diferentes, e este foi projetado sobre os preditores paleoclimáticos desde o Último Glacial Máximo (22-19 ka) ao início do Holoceno (11 ka).

### B2. Principais resultados e implicações

O gênero *Alnus* é típico de clima frio, de modo que sua distribuição atual está restrita a região montanhosa dos Andes (Figura B.1 A). Se a temperatura é o principal fator limitante da distribuição do gênero *Alnus*, era esperado que durante o último ciclo glacial (pico entre 22-19 ka), quando as temperaturas despencaram também nas áreas continentais de baixas altitudes, ocorresse a expansão da distribuição desse gênero. Os modelos detectaram a expansão do gênero *Alnus* sobre a América do Sul no último ciclo glacial, assim como sua retração a medida que a temperatura aumentou até o início do Holoceno (Figura B.1 B-F). Dessa forma, o modelo demonstra também que a variável temperatura é o principal fator limitante para a distribuição do gênero na América do Sul.



**Figura B.1.** Distribuição atual e paleodistribuição do gênero *Alnus* sobre a América do Sul. (A) Adequabilidade climática para o gênero no clima atual; (B) UGM (22-19 ka); (C) Oldest Dryas (19-15 ka); (D) Bølling-Allerød (15-13 ka); (E) Younger Dryas (13-11 ka); (F) Early Holocene (11-8 ka).

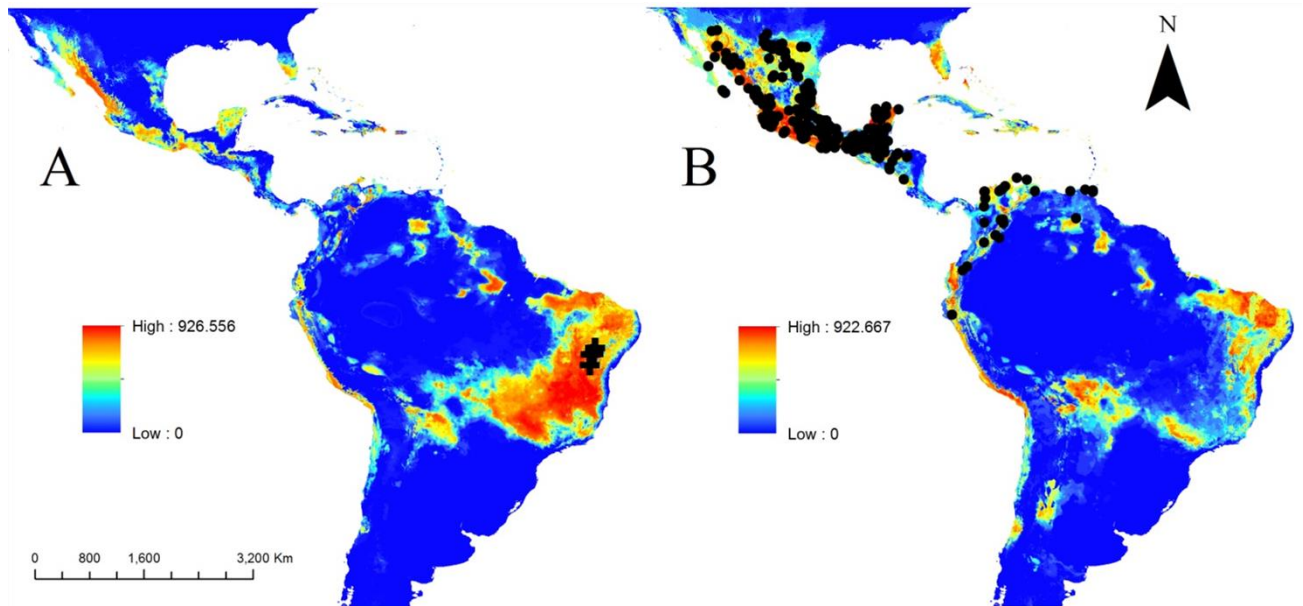
## ANEXO C - PALEODISTRIBUIÇÃO DE *MORMOOPS MEGALOPHYLLA* NA REGIÃO NEOTROPICAL

### C.1. Métodos resumidos

Foram construídos modelos de distribuição utilizando ocorrências georreferenciadas para a espécie *Mormoops megalophylla* proveniente da base de dados do GBIF, combinados com quatro variáveis que descrevem o clima atual na região Neotropical. Foi gerado então um modelo consensual a partir de 10 métodos diferentes, e este foi projetado sobre os preditores paleoclimáticos para o UGM (22-19 ka) e presente.

### C.2. Principais resultados e implicações

A distribuição atual de *Mormoops megalophylla* está concentrada sobretudo na América Central e Norte da América do Sul (Figura C.1.B). Contudo registros fósseis em cavernas do semiárido brasileiro (Caatinga) (Figura C.1.A – cruces pretas) mostram que a espécie foi abundante na região durante o Pleistoceno Tardio. O modelo projetado para o UGM conseguiu capturar tal adequabilidade no semiárido e validar os registros fósseis. Tal fenômeno explícita a importância biogeográfica de eventos climáticos do passado sobre a organização da biota como a conhecemos hoje. Provavelmente, ocorreram vários intercâmbios entre ambientes áridos em uma escala continental, proporcionado por corredores de hábitat através da Amazônia.



**Figura C.1.** Distribuição geográfica de *Mormoops megalophylla*. Em **A**, a distribuição no UGM, e em **B** no cenário atual.

## ANEXO D - PALEODISTRIBUIÇÃO DA COMUNIDADE VEGETAL DE MANGUES DA COSTA ATLÂNTICA DA AMÉRICA DO SUL

### D.1. Métodos resumidos

Foram utilizadas sete espécies vegetais, tipicamente de manguezais, como organismos-modelo nas análises. São elas: *Avicennia germinans*, *Avicennia schaueriana*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora harrisonii*, *Rhizophora mangle* e *Rhizophora racemosa*. Para modelar a distribuição das espécies foram necessários dois *inputs* principais: registros de ocorrência e variáveis ambientais espacializadas. Os registros de ocorrências das sete espécies utilizadas foram copiados do site <http://www.gbif.org> (Global Biodiversity Information Facility).

As variáveis ambientais marinhas assumidas como relevantes na determinação da distribuição geográfica das espécies de manguezal são Distância da Costa; Salinidade Máxima e Mínima, Temperatura Máxima e Mínima. As bases ambientais utilizadas na modelagem, tanto atuais quanto do passado (Holoceno Médio e UGM), foram copiadas no site <http://www.marspec.org/Home.html> (ver Sbrocco 2014 para detalhes).

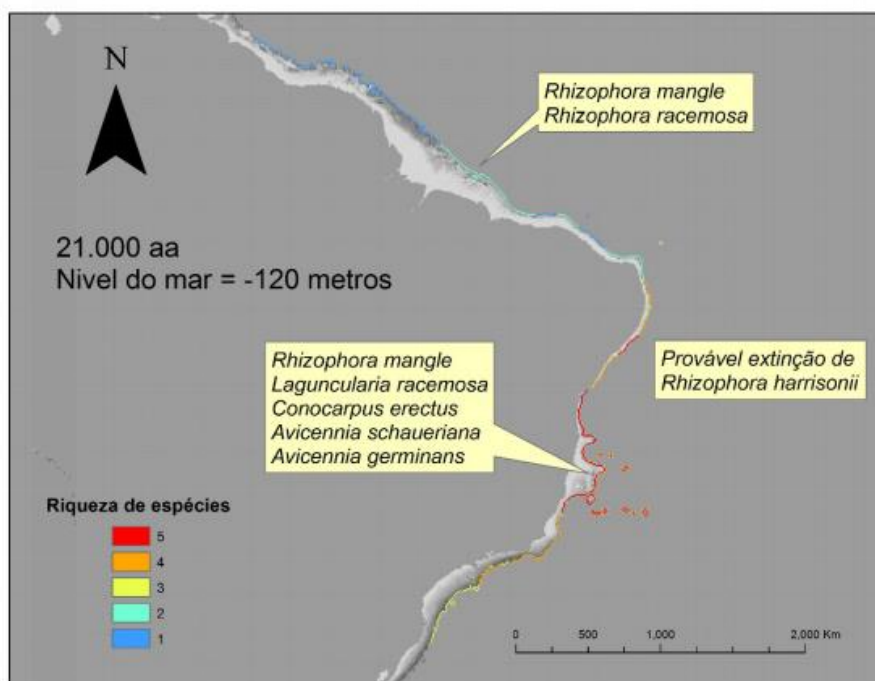
Foi utilizado o método Maxent (Phillips et al. 2006) para rodar os modelos. Os modelos foram calibrados para o presente utilizando as ocorrências geográficas e as variáveis ambientais atuais. Após isso, os envelopes ambientais das espécies foram projetados sobre as condições ambientais que predominavam em dois períodos-chave do passado: UGM (~21.000 aa) e Holoceno Médio (~6.000 aa). O resultado são mapas onde estão indicadas a adequabilidade ambiental para a ocorrência de cada espécie ao longo de um gradiente que varia de 0 (mínimo) a 100 (máximo) no cenário atual, UGM e Holoceno Médio.

### D.2. Principais resultados e implicações

Há 21.000 aa ocorreram mudanças significativas nos ecossistemas costeiros ao longo de todo o globo. Em geral, relata-se a diminuição no nível do mar em relação as condições atuais (recuo ~120 metros), aumento da salinidade e diminuição da temperatura da superfície do mar. Todas essas mudanças provavelmente afetaram diretamente a dinâmica dos ecossistemas de manguezais. No entanto, não se sabe ao certo o padrão e a magnitude dessas mudanças sobre tal ecossistema. Os modelos gerados aqui indicam que houveram mudanças tanto em relação ao deslocamento geográfico da superfície de colonização quanto mudanças na composição da assembleia de espécies ao longo da região (Figura D.1.). De acordo com os resultados, ao norte, apenas duas espécies persistiram nesse período: *Rhizophora mangle* e



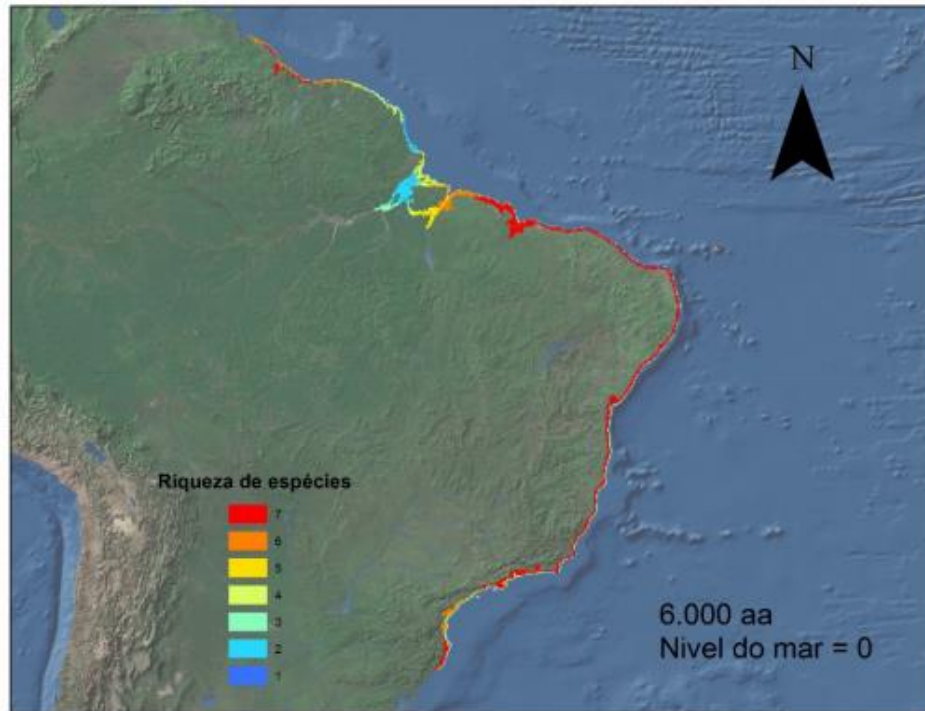
*Rhizophora racemosa*. O centro de diversidade de espécies provavelmente ficou restrito a costa sudeste, com a co-ocorrência de cinco espécies. *Rhizophora harrisonii* provavelmente foi extinta da costa brasileira no UGM.



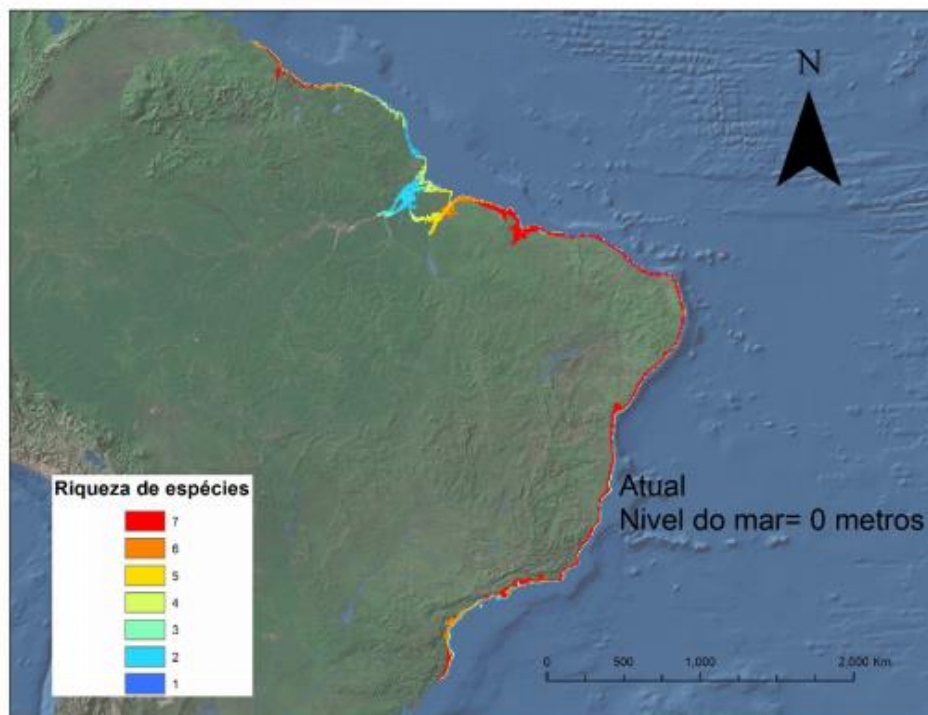
**Figura D.1.** Distribuição das espécies de mangue ao longo da costa atlântica tropical no UGM.

Há aproximadamente 6.000 aa, o nível do mar atingiu um patamar similar ao atual, a concentração de sais no oceano foi diluída e ocorreu um incremento da temperatura. Para o Holoceno Médio, os modelos apontam a mudança da superfície de colonização devido à elevação do nível do mar e o padrão geral observado é o de ampla distribuição da maioria das espécies, culminando em uma maior homogeneidade no padrão de riqueza de espécies. A exceção ao padrão ocorre na foz do rio Amazonas, onde, devido a descarga de água doce do Amazonas (mesmo em baixos níveis do HM comparados ao atual), é estabelecido um forte filtro ambiental à diversidade de espécies (Figura D.2.).

Em relação as condições atuais, visualmente, há uma forte correlação espacial com o Holoceno Médio. As mudanças observadas são sutis e estão relacionadas à diminuição da riqueza de espécies na foz do Rio Amazonas, provavelmente em função do aumento da descarga fluvial do com o aumento da precipitação na bacia amazônica (Figura D.3.).



**Figura D.2.** Padrão de riqueza de espécies de mangues no Holoceno Médio.



**Figura D.3.** Padrão atual de riqueza de espécies de mangues na costa atlântica tropical.

## ANEXO E - O ANTROPOCENO E OS DESAFIOS PARA A CONSTRUÇÃO DE ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO NA AMAZÔNIA

Peter Mann de Toledo<sup>1,2</sup> e Luciano dos Anjos<sup>2</sup>

1- CCST/INPE

2- Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais - UFPA/MPEG/Embrapa

### **Introdução**

As mudanças climáticas estão entre os principais indicadores ambientais que vinculam a influência das atividades humanas com as alterações observadas no sistema terrestre. Dados observacionais apontam nestas últimas décadas um incremento das temperaturas anuais que são relacionadas com a interação de regimes climáticos naturais e os gases de efeito estufa, vinculados a processos antropogênicos. É importante salientar que esses padrões já alcançam uma dimensão planetária. Fatores como as altas taxas de expansão das áreas urbanas, o constante incremento da poluição do ar, a contaminação dos aquíferos, a produção de lixo e resíduos tóxicos, são resultados de um acelerado crescimento populacional que se iniciou em meados dos anos 1950 do século passado, após a segunda grande guerra mundial. Como resultado desta dinâmica de alteração do meio ambiente, o processo de conversão de áreas naturais em paisagens antropizadas, voltadas principalmente para atividades agropastoris, é atualmente a força ambiental de maior impacto. Em decorrência direta deste fato, a pressão oriunda da desestruturação dos ecossistemas afeta em diferentes níveis, e com distintas intensidades, os processos naturais tanto ecológicos como evolutivos, que culminam com a ameaça da biodiversidade global.

No âmbito da comunidade científica internacional, está em curso um processo para o estabelecimento de uma nova época geológica relacionada com a magnitude, abrangência e intensidade dos impactos causados por atividades humanas nos diversos sistemas do planeta. Definido como a idade geológica da humanidade (Crutzen 2000; Crutzen e Stoemer, 2000; Zalasiewicz et. Al, 2011), o Antropoceno se caracteriza por um distúrbio dos limites planetários de sustentabilidade ambiental cujos fenômenos perpassam por diferentes escalas da biosfera, atmosfera, hidrosfera e geosfera. A proposta formal do limite Holoceno/Antropoceno foi sugerido como a década de 1950, período histórico pós-segunda guerra mundial em que se observa um grande aceleração econômico, científico e intelectual, e cujo marcador temporal está vinculado com a deposição de partículas radioativas oriundas

de testes nucleares, e que se espalharam globalmente por meio da circulação dos ventos (Davies 2016).

Neste contexto de rápidas mudanças globais, a construção de um arcabouço que contenha estratégias de conservação biológica para as múltiplas regiões ecologicamente diferenciadas na Amazônia deve contemplar uma reflexão sobre os impactos históricos e riscos potenciais das atividades humanas ligadas à conservação de ecossistemas naturais e sua influência nas relações entre as populações naturais. Esta contribuição tem como objetivo, com base na configuração atual das áreas protegidas da Amazônia brasileira (**Figura 1**), discorrer sobre diferentes aspectos ligados ao sistema terrestre aprofundando nas escalas temporais e correlacionando os diferentes estados estáveis que influenciam a manutenção das áreas naturais e sua projeção para estes estágios iniciais do Antropoceno (Malhi et al, 2014).

*Figura E.1 Mapa com a localização das Unidades de Conservação e Terras Indígenas na Amazônia brasileira.*

### **A Conservação Biológica num contexto interdisciplinar na Amazônia.**

As florestas tropicais são os ecossistemas terrestres com maior biodiversidade do planeta (Mittermeier et al., 2003) e desempenham um papel-chave no sistema terrestre global através da ciclagem da água e carbono (Aragão, 2012; Lewis et al., 2009). São ecossistemas sensíveis a mudanças climáticas (Seddon et al., 2016) e que, apesar de sua importância estratégica para o bem-estar global, tem sofrido dramáticas transformações nas últimas décadas, com elevadas taxas de conversão de habitat (Hansen et al., 2013). A Amazônia é a maior floresta tropical do planeta e estimativas indicam que uma em cada quatro espécies terrestres estão no bioma (Dirzo e Raven, 2003). A conversão da floresta a outros usos, além de promover a perda de uma quantidade ainda imensurável de biodiversidade, compromete o fornecimento de uma vasta variedade de bens e serviços ecossistêmicos que são indispensáveis a sociedade como um todo (Nobre et al., 2016; Pecl et al., 2017).

Além da perda maciça de espécies (Ceballos et al., 2017), distúrbios antropogênicos, principalmente mudanças climáticas e desmatamento, têm afetado a resiliência da floresta amazônica pelo comprometimento de diversas funções e processos ecológicos-chave que mantêm o funcionamento dos ecossistemas (e.g. polinização, dispersão de sementes, sequestro de carbono, evapotranspiração e etc). Evidências empíricas sumarizadas na **Tabela 1**, com diferentes grupos biológicos, fatores estressores e respectivas fontes de dados, apontam no mesmo sentido, indicando que a floresta tem perdido sistematicamente a

capacidade de se regenerar ou vem apresentando uma taxa de recuperação mais lenta após os distúrbios. Adicionalmente, evidências indicam que a interação de diferentes vetores potencializa a ameaça. Por exemplo, hoje sabe-se que o desmatamento em largas escalas provoca o aumento da temperatura do ar em áreas sem cobertura vegetal (Alkama e Cescatti, 2016) e promove a redução da precipitação em uma escala regional (Khanna et al., 2017), fatores críticos para a manutenção do ecossistema florestal.

As ameaças consideradas aqui não são distribuídas aleatoriamente sobre o bioma amazônico, mas possuem um forte padrão espacial que pode amplificar os efeitos sobre a floresta (Coe et al., 2013; Davidson et al., 2012; Malhi et al., 2008). Trata-se uma zona de transição entre biomas (ecótono Amazônia-Cerrado), abrangendo do sudoeste ao leste amazônico, onde predominam altas taxas de desmatamento (Soares-Filho et al., 2006) e um padrão natural de sazonalidade climática, o qual nos últimos anos têm acentuado ainda mais o déficit hídrico (Fu, 2015; Fu et al., 2013). Como consequência, na região há a predominância de paisagens fortemente antropizadas e com severos efeitos da fragmentação dos habitats sobre as populações naturais.

**Tabela 1.** Evidências empíricas independentes de diferentes fontes e análises indicam a perda de resiliência da floresta amazônica através de mudanças no uso do solo e mudanças climáticas.

<b>Distúrbios antropogênicos</b>	<b>Efeitos sobre a floresta</b>	<b>Autores</b>
Mudanças climáticas; Interação clima-fogo	Aumento da mortalidade de árvores; die-back florestal	Allen et al., 2010; Brando et al., 2014; Greenwood et al., 2017
Mudanças climáticas	Recuperação lenta das florestas após eventos extremos de seca;	Morton et al., 2013; Saatchi et al., 2013
Mudanças climáticas	Redução da capacidade de sequestrar carbono	Brienen et al., 2015; Phillips et al., 2009
Desmatamento e exploração seletiva de madeira	Defaunação; Perda de funções ecológicas e colapso da biomassa florestal	Peres et al., 2015
Degradação florestal, exploração seletiva de madeira	Perda de valor de conservação de florestas primárias	Barlow et al., 2016
Degradação e incêndios florestais	Regeneração mais lenta, menor retenção de CO <sub>2</sub> na biomassa, die-back florestal	Barlow e Peres, 2008
Desmatamento	Perda de diversidade funcional; Homogeneização da paisagem	Lees et al., 2015; Ochoa-Quintero et al., 2015; Solar et al., 2015

Uma questão fundamental é que os estudos de conservação biológica estão sob um paradigma de ‘ciência de crise’. Neste sentido, questões específicas estão num contexto de problemática real diante de um arcabouço dinâmico de estado ‘pressão-resposta’. O ponto central é a análise e a busca de soluções para problemas de desequilíbrio populacional e de potencial ameaça de extinção de espécies em diferentes escalas espaciais. Primack & Rodrigues (2010) ressaltam que os fundamentos da biologia da conservação estão baseados em escalas de valores, como: 1) a diversidade de organismos é positiva; 2) a extinção prematura de populações e espécies é negativa; 3) a complexidade ecológica é positiva; 4) a evolução é positiva; 5) a diversidade biológica tem valor em si. Todos os pontos confirmam que os processos de estruturação e manutenção dos processos biológicos voltados à eficácia da exploração dos recursos pela diversidade adaptativa de organismos de um determinado sistema, produzem efeitos positivos de manutenção dos fluxos e processos naturais. Quanto maior a complexidade das relações entre os diversos constituintes do sistema, maior o fator de resiliência frente às mudanças ambientais, sejam esses fatores determinísticos ou estocásticos. Um dos objetivos principais das políticas públicas inseridas em uma estratégia de conservação biológica é a de munir a sociedade para a promoção e proteção dos recursos naturais (Cavalcanti, 2006). No mundo todo existe um processo crescente de transformação dos biomas em paisagens antrópicas, as quais podem ser denominadas de Antromas (sensu Ellis, 2015). Nesse sentido, a questão de escalas é importante para o planejamento de conservação. Cavalcanti (op. cit.) aponta o recorte regional como mais eficaz, uma vez que abrange unidades biológicas grandes e com áreas que permitam a ação dos processos naturais sem maiores pressões sobre as populações naturais dos organismos.

Nessa linha, Scarano (2006) apresenta uma reflexão sobre as questões teóricas e sua efetividade no processo de construção de soluções e arcabouços ligados à biologia da conservação. Estes pontos influenciam de forma direta a construção de propostas de áreas protegidas, em que as a) reservas maiores são preferíveis em relação as de menor tamanho; b) unidades são preferíveis que subdivisões; c) áreas próximas entre si são preferíveis a distantes entre si por conta da conectividade; d) áreas agrupadas circularmente ao invés de lineares, e assim por diante. Um dos pontos levantados neste estudo está na necessidade de avaliação crítica das teorias da biologia para a proposição e implementação de unidades de conservação, ressaltando a importância de se levar em conta questões pontuais e excepcionais que possam apontar para soluções alternativas de definição de áreas prioritárias. Cabe ressaltar que é importante analisar a questão da estabilidade temporal entre populações ligada à constância relativa na composição de espécies. Quanto mais constante o número, independente da

composição das espécies, mais resiliente se torna uma comunidade. Contudo, nos ecossistemas mais frágeis, com menor número de espécies eles se tornam menos resilientes às mudanças.

Outra questão relevante é o entendimento do papel da dominância das espécies e o estágio em que se encontra determinada comunidade no seu respectivo gradiente histórico de estruturação, desde a presença de espécies pioneiras até as de clímax. Por exemplo, ter Steege et al. (2013) apontam que o percentual das espécies de árvores dominantes no bioma Amazônia é muito baixo em relação ao número total de espécies, fato que suscita questões sobre prioridades de conservação vinculados a padrões, processos e tipos funcionais dessas espécies hiperdominantes como elementos necessários de análise. Magnusson (2006) também aponta a questão da homogeneização biótica como fator de desestruturação sendo uma ameaça no processo de conservação biológica.

Conforme definido por Scarano (2006), um sistema estável é aquele em que a resiliência é medida pela velocidade de retorno do sistema às condições iniciais anteriores a um evento de perturbação. Apesar das dificuldades de estabelecer experimentos em tempo ecológico para esta análise, segundo os preceitos estabelecidos por Schimel (2013) sobre as diversas escalas temporais que agem em uma determinada região, este padrão de retorno às condições iniciais teoricamente deve ser melhor observado através de dados históricos ou com a construção de modelos espaciais.

A questão recorrente sobre a criação de áreas de proteção vinculadas aos padrões de distribuição de espécies está na definição de prioridades de ação. A tomada de decisão deve-se basear acima de tudo na busca de continuidade de ação dos processos naturais e conseguir preservar níveis de resiliência dos ecossistemas. Caro (2010) aprofunda esta discussão apresentando as alternativas de criação de unidades de conservação. A grande dificuldade está em compatibilizar a complexidade dos dados com o potencial de representatividade de proteção em uma determinada área. Por exemplo, diferentes medidas de biodiversidade geralmente não são congruentes ao longo dos ecossistemas terrestres. Neste caso, torna-se difícil estabelecer áreas que possam abranger todas as espécies. O estudo mais famoso é o de Myers et al (2000) com a definição de hotspots, onde seriam identificadas áreas de endemismo que tenham perdido 70% da população de plantas.

Assim, a definição de áreas prioritárias seria aquela em que as espécies devem estar representadas por um número significativo de indivíduos para garantir a diversidade genética. Pontos como especificidade geográfica e vulnerabilidade são fundamentais na escolha de áreas. Albernaz (2014) define uma série de critérios para a conservação biológica na

Amazônia, onde devem ser incluídas outros fatores que ameaçam a biodiversidade como mudanças climáticas (Zanin et al, 2016). A biologia da conservação compreende, então, uma série de temas e problemáticas que necessariamente estão ligadas com questões de escala espacial, temporal e as diferentes dinâmicas envolvidas desde os sistemas naturais até as pressões antrópicas.

Segundo Primack & Rodrigues (fig 1.3, 2010), a biologia da conservação sintetiza disciplinas consagradas como a Antropologia, Biogeografia, Ecologia, Biologia Evolutiva, Biologia das Populações, Taxonomia Animal e Vegetal e Sociologia, integrando com problemáticas ligadas a processos e efeitos antrópicos como a agricultura, desenvolvimento regional, gerenciamento de recursos, planejamento de uso do solo, manejo de populações, manejo de unidades de conservação, processos de desenvolvimento sustentável, entre outros. Podemos acrescentar às estas questões aspectos importantes de geologia histórica como já apontado por Rossetti & Toledo (2006). Segundo esses autores há um crescente consenso entre os biólogos sobre as vantagens de usar vários conjuntos de dados fornecidos por diferentes campos de pesquisa para discutir modelos e cenários de especiação. Os avanços efetivos em nosso conhecimento sobre eventos de especiação na Amazônia exigem uma compreensão mais abrangente dos fatores causais, considerando a integração de estudos abióticos e bióticos (Smith et al 2013; Ribas et al 2013). A apresentação de propostas viáveis e coerentes que possam ajudar a entender os mecanismos de controle envolvidos na evolução das espécies, também para evitar suas extinções, deve basear-se em uma abordagem multidisciplinar incluindo: (i) história geológica, (ii) processos ecológicos (iii) conhecimento de padrões biogeográficos, e (iv) controle de requisitos de tolerância climática e de fatores ambientais que constituem o nicho das espécies.

Diante da atual crise que afeta a estruturação da biodiversidade e os processos que agem nos ecossistemas, as áreas protegidas assumem um papel-chave como um dos principais instrumentos para a conservação *in situ*, com importância estratégica em todas as escalas de conservação (Albernaz, 2014; Joppa et al., 2008; Vieira et al 2008). Embora a política de proteção ambiental no Brasil esteja sob ataques (Ferreira et al., 2014) e haja falhas de representatividade da biodiversidade (Oliveira et al., 2017), o atual conjunto de áreas protegidas têm auxiliado enormemente na conservação da biodiversidade, na contenção do desmatamento, na retenção de cobertura vegetal e na manutenção de estoques de carbono (Nepstad et al., 2014, 2006; Soares-Filho et al., 2010).



### **A Conservação Biológica num contexto de escala temporal**

Análises históricas têm evidenciado o progressivo distúrbio das áreas naturais, substituindo comunidades bióticas em áreas de produção agrícola. Ellis (2015) estabelece uma relação espaço-temporal para as principais regiões do planeta desde o período de 1700 até o presente. Na mesma linha, Barnosky et al (2012) correlacionam o aumento da população humana com o percentual de ecossistemas terrestres afetados. Em 1700, a população mundial era de aproximadamente 650 milhões de pessoas e apenas um percentual de 5% das áreas naturais tinha sido convertido em áreas de produção, vilas ou cidades. Em 1950, com a presença de 2.5 bilhões de pessoas, quase 15% das áreas tinham sido completamente transformadas. Posteriormente, o incremento exponencial da população em 2010 com a presença de 7 bilhões de pessoas causou uma alteração substancial das paisagens naturais afetando em torno de quase 45% da área total habitável dos continentes. Projeções apontam que em 2045 mais de 55% da superfície continental estará transformada. Caso as projeções se concretizem, existe a possibilidade de se atingir uma transição crítica do sistema planetário incrementados por processos de retro-alimentação de forçantes globais no clima e na circulação oceânica que podem alterar rapidamente a estruturação dos ecossistemas.

Ao se observar o registro climático desde o Pleistoceno Médio até os tempos atuais, nota-se que grande parte das espécies atuais, distribuídas em diferentes faixas latitudinais e gradientes altitudinais, estiveram sob a influência de diferentes regimes de variação de temperatura e umidade dos continentes. Ainda mais, estes padrões climáticos, reflexos dos períodos glaciais e ciclos inter-glaciais, tiveram influência na dinâmica da relação do nível do mar e regiões costeiras. Por exemplo, nos períodos de 150 mil anos atrás e do último máximo glacial (UGM), que foi há 18 mil anos, o mar baixou em alguns pontos do planeta em até 100 metros em relação aos níveis atuais. Com isso, grandes extensões de áreas costeiras foram expostas e que proporcionou a expansão de comunidades bióticas terrestres em direção à estas regiões antes ocupadas pelas águas oceânicas. Consequentemente, parte significativa dos continentes apresentou uma reestruturação dos seus padrões biogeográficos, auxiliando na distribuição e migração de espécies. Na América do Sul, e em especial na região equatorial, este fenômeno de regressão também ocorreu e deve ter afetado as porções costeiras no limite norte do continente. Desde os últimos 150 mil anos a linha da costa apresentou diferentes pulsos de aumento e diminuição do nível do mar, mas com uma tendência de recuo gradativo até o UGM, e logo após os oceanos apresentaram um rápido aumento durante o Holoceno, finalizando com os padrões atuais. Este exemplo de relação entre o sistema climático e os níveis dos oceanos, mostra que as variações ambientais são o padrão e não a exceção durante

o tempo evolutivo das espécies, uma dinâmica que ocorre desde o Pleistoceno Médio até o Presente (Rossetti, 2014). Outrossim, dados históricos provenientes de registros polínicos em várias regiões da Amazônia e na região de ecótono entre os biomas Amazônia e o Cerrado mostram mudanças ambientais estruturantes das fitofisionomias relacionadas às variações de temperatura e/ou umidade (Cohen et al 2013; Rossetti et al. 2010; Rossetti et al 2017).

Ao relacionarmos os padrões do passado com os tempos atuais, observamos que os ecossistemas vêm experimentando um período de relativa estabilidade climática desde o Holoceno. Entretanto, como fator adicional, as mudanças na composição dos gases de efeito estufa de causa antropogênica são esperadas que causem efeitos de escala e intensidade semelhantes aos de alguns períodos glaciais-interglaciais. Desta forma, para maior robustez no estabelecimento de cenários dos impactos dos efeitos do clima e uso do solo na biodiversidade será necessário um entendimento dos efeitos e respostas da biota frente às diferentes variações ambientais. Neste caso, as informações do passado contribuem para o estabelecimento dos limites adaptativos das espécies ou comunidades bióticas (Rossetti et al., 2004; Rossetti & Toledo, 2007). Ainda mais, estas investigações devem abranger escalas regionais como interflúvios e/ou regiões de significativa escala biogeográfica que contenham populações de espécies estruturadas tanto geograficamente como geneticamente (Ribas et al, 2013).

As escalas temporais e espaciais produzem interrelações diferenciadas na estruturação das comunidades bióticas. Efeitos como a perturbação e mudanças ambientais e as variações sísmicas do terreno, e respectivas respostas adaptativas pela biota, são questões que vem sendo estudado pela comunidade científica e que contribuem para criar critérios para conservação de populações atuais (Rossetti & Toledo, 2007). Ciclos de dia e noite, tempestades, variações de sazonalidade, de padrões climáticos, de formação de solo e efeitos geológicos de longa escala temporal produzem respostas de adaptação biológica como: fenologia, dinâmica populacional, adaptação, extinção e evolução.

Para compreender as relações da distribuição da biodiversidade sob a ótica dos padrões de tempo e espaço, as áreas de endemismo são evidências históricas dos processos e cenários evolutivos em uma determinada região. Contudo, cabe notar que existe um diferencial analítico quando é usada uma mesma informação, mas com escalas temporais que abrangem fenômenos e momentos distintos da existência de uma espécie. Neste caso, o tempo ecológico e o tempo evolutivo. Segundo Crisci et al (2003), questões históricas estão relacionadas com a história da terra, dos sucessivos eventos geológicos, com a distribuição de espécies, com áreas de endemismo, e com regiões biogeográficas. Os padrões biogeográficos atuais, como os

centros de endemismo, são fenômenos biológicos importantes para suporte à construção de narrativas sobre cenários evolutivos que originaram a fauna e flora amazônica. O mesmo padrão de distribuição de uma espécie pode ser analisado sob o espectro do tempo ecológico. Assim, as variáveis devem ser analisadas sob um contexto de nicho ecológico, tipos funcionais, distúrbios ambientais, que culminam em ecorregiões. Ou seja, a ecorregião se relaciona ao tempo ecológico e as regiões biogeográficas ao tempo geológico/evolutivo. Conforme apontado por Rossetti & Toledo (2006; 2007), as histórias das transformações paleobiogeográficas na Amazônia estão intimamente relacionadas ao arcabouço geológico, bem como às flutuações climáticas, provocando um dinamismo na estruturação e composição da flora, com a redistribuição das principais fitofisionomias. Ainda mais, segundo Vieira et al. (2007) o modelo de distribuição dos tipos de solo e uma caracterização geomorfológica dos terrenos são pontos importantes para interpretação da diversidade de ecossistemas na região. As paisagens têm preservado as mudanças sucessivas no arranjo espacial dos sistemas terrestres em diferentes períodos geológicos, provocadas principalmente por atividades tectônicas e mudanças do nível do mar, e que culminaram em modificações substanciais na hidrografia e padrão de drenagem. Essas variações influenciaram e favoreceram o movimento e redistribuição da biota ao longo do tempo.

Outro ponto importante é o de levar em conta as evidências paleoecológicas no auxílio na determinação de estratégias de conservação para a Amazônia. Estudos palinológicos reforçam a hipótese que em zonas de transição é necessário um cuidado particular no direcionamento dos esforços conservacionistas (Mayle et al., 2006; Mayle e Beerling, 2004). Um exemplo de análise do uso de dados climáticos do passado com base em modelos espaciais e suas relações com a estruturação e distribuição de paisagens pode ser observada na **Figura 2**. O modelo aponta as diferenças de estrutura de vegetação ocorridas há 12 mil anos, período em que se iniciava a ocupação dos paleoíndios na América do Sul (Rossevelt, 2013). A reconstituição ressalta as variações na estrutura das paisagens ocorridas durante o limite Pleistoceno-Holoceno e das prováveis mudanças dentro das áreas protegidas hoje, formalmente estabelecidas. Adicionalmente, dados de arqueologia, antropologia e genética têm mostrado que as relações espaciais dos diferentes tipos de vegetação vêm sofrendo mudanças ao longo do tempo (Shepard e Ramirez, 2011), sendo que as atividades de culturas indígenas são um importante vetor a ser analisado em relação aos estudos de mudanças da composição da floresta. Estes dois exemplos, assim como os diferentes dados geológicos e biológicos aqui apontados, chamam a atenção pela necessidade de uso de dados históricos para delimitar

unidades de conservação diante de um sistema dinâmico espacial com a perspectiva de cenários de grande mudança.

*Figura E.2 Diferentes paleoecossistemas sobre a bacia amazônica 12.000 aa. A atual zona de transição entre floresta-savana mostra que essas regiões são naturalmente e historicamente mais vulneráveis a eventos de transição levando em conta fatores paleoclimáticos.*

### **Teoria dos estados estáveis e transições críticas de ecossistemas**

Holling (1973) introduziu a noção de resiliência e estabilidade em sistemas ecológicos e, assim, abriu oportunidades para um novo campo de pesquisa com diversificados empregos. As aplicações práticas desta poderosa teoria vão desde a previsão de colapsos em sociedades humanas, passando por avaliações de sustentabilidade, até o uso para prever o comportamento do mercado financeiro (Scheffer et al. 2012).

Em um mundo ideal, poderíamos esperar que os ecossistemas respondessem de maneira linear as mudanças ao longo de um gradiente ambiental (Scheffer et al., 2015). Entretanto, é mais comum observar mudanças bruscas entre ecossistemas se determinado limiar sobre um gradiente ambiental qualquer for atingido. Em outras palavras, isso significa que eventos de transições críticas podem ser disparados de maneira repentina se um nível crítico (*tipping point*) do gradiente ambiental for ultrapassado. É dado o nome de estado estável a posição assumida por um ecossistema em um gradiente ambiental. Não raramente é possível observar dois estados estáveis diferentes ocupando a mesma faixa do gradiente ambiental (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011). A esse fenômeno é dado o nome de estados estáveis alternativos ou ‘biestabilidade’. Um conceito central na teoria dos estados estáveis é o de resiliência. Resiliência, no contexto de sistemas ecológicos, pode ser interpretado como a capacidade de um ecossistema se recuperar após sofrer um distúrbio (Folke et al. 2004; Holling 1973; Pimm 1984; Scheffer et al. 2001).

Nessa teoria, a analogia a estrutura de copos e bolas é usada com frequência para representar um sistema com múltiplos estados em equilíbrio. Cada estado estável (bola) possui sua própria bacia de atração (copo), de modo que sua profundidade pode ser interpretada como uma medida de resiliência do estado estável. O estado estável que possui alta resiliência a uma determinada faixa do gradiente ambiental tende sempre a voltar o seu estado de equilíbrio após uma perturbação. Se a profundidade da bacia de atração diminuir em função de mudanças ambientais haverá a diminuição da resiliência do ecossistema. Assim, se a

resiliência diminuir até um certo limiar, esse fato pode disparar um evento de transição crítica a um outro estado estável. O retorno ao estado estável original não seria tão fácil por causa do fenômeno da histerese, representada por uma zona de instabilidade entre os estados estáveis.

Nós podemos decompor resiliência florestal em seu potencial biótico (diversidade de espécies, de interações interespecíficas, de funções ecológicas e de processos ecológicos) e seu potencial abiótico (clima, relevo, solos, pH). Os mecanismos ecológicos responsáveis pelo processo de regeneração da floresta, tais como dispersão de sementes, polinização, herbivoria, ficam comprometidos após os distúrbios. Por outro lado, mudanças em largas escalas têm afetado significativamente os padrões climáticos globais.

Uma das questões relevantes para o entender o futuro do bioma amazônico é definir o papel que o processo de degradação da resiliência florestal tem em disparar eventos catastróficos em grandes escalas. A teoria dos estados estáveis e transições críticas prevê que se for alcançado um limiar crítico de resiliência do ecossistema, este estaria sujeito a mudanças catastróficas em larga escala disparadas repentinamente (Scheffer et al., 2012; Scheffer e Carpenter, 2003).

Um dos indicadores de que um evento de transição se aproxima é exatamente uma taxa de recuperação mais lenta após um distúrbio (Scheffer et al., 2009). Evidências em pequenas escalas como um microcosmo, suportam essa previsão (Veraart et al., 2012). Para a Amazônia, evidências empíricas dão conta de que se for alcançado o tipping point, a floresta poderá ser substituída por estados com menor densidade de vegetação, como savanas ou campos abertos (Hirota et al., 2011; Nobre e Borma, 2009; Oyama e Nobre, 2003; Salazar et al., 2007).

### **A necessidade de integração de conhecimento científico como subsídio à conservação biológica na Amazônia em tempo de crise ambiental**

Um grande desafio de selecionar e implementar áreas para a conservação da biodiversidade está em incorporar o paradigma de dinâmica temporal e espacial frente às mudanças globais. Dados filogeográficos, de geologia histórica e entendimento dos padrões de uso do solo e cenários de hotspots com o maior potencial de conversão dos sistemas naturais fazem parte deste arcabouço de conservação biológica do Antropoceno. Do mesmo modo, dados sobre a distribuição de espécies tem demonstrado a importância da informação sobre padrões ecológicos e de adaptação, i.e., nicho ecológico, para a construção de segmentos de paisagens que sirvam para o estabelecimento de unidades de conservação. No que tange ao conhecimento científico, identificamos alguns aspectos relevantes que ainda necessitam de maior detalhamento para que se possa compreender os padrões e riquezas da biodiversidade Amazônica. Questões sobre 1) fertilização e biodiversidade com o papel da megafauna como

exercendo papel de fertilização ou as areias vindas do Saara através do Atlântico (Doughty et al., 2013); 2) a presença de ‘white sand vegetation’, seus padrões de diversidade biológica e sua relação com processos geológicos de tectonismo e depósitos em megafan no interior das bacias de drenagem na Amazônia (Naka et al 2012; Rossetti, 2014; Rossetti et al, 2017); 3) os processos de especiação e povoamento de espécies do bioma Amazônia e sua relação com vegetações estacionais que circundam a bacia Amazônia (Pennington e Lavin, 2017); 4) processos históricos de origem e manutenção de espécies e sua relação com cenários evolutivos (Smith et al.; 2014; Ribas et al. 2012); 5) questão de extinção da megafauna e anacronismo com espécies zoocóricas (Koch e Barnosky, 2006; Guimarães et al, 2008; Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013); 6) discussão da influência das variações climáticas no processo de ocupação arqueológica do Brasil Central e da Amazônia durante o Holoceno; 7) a hiperdominância de espécies na Amazônia (ter Steege et al. 2013); 8) as dinâmicas das comunidades vegetacionais durante o Pleistoceno e Holoceno (Cohen et al., 2013).

### **Conclusões**

Segundo aponta a pesquisadora Gretchen Daily (Daily, 2010), da Universidade de Stanford “é hora de enfrentar a dura verdade de que as abordagens tradicionais para a conservação, tomadas sozinhas, estão condenadas a falhar. As reservas naturais são muito pequenas, muito poucas, muito isoladas e também sujeitas a mudanças para suportar mais do que uma pequena fração da biodiversidade da Terra. O desafio é tornar a conservação atraente - das perspectivas econômicas e culturais. Não podemos seguir tratando a natureza como um Buffet. Dependemos da natureza para segurança alimentar, água limpa, estabilidade climática, frutos do mar, madeira e outros serviços biológicos e físicos. Para manter esses benefícios, não precisamos apenas de reservas remotas, mas lugares em todo lugar...”. Nesse aspecto, a informação histórica contribui para definir potenciais áreas de ocorrência diante de condicionantes físicas e ambientais semelhantes no passado, caso elas venham a se repetir no futuro. Um dos principais desafios acadêmicos está na definição das escalas do tempo e espaço na Amazônia voltada para a construção de uma estratégia de conservação, e relacionadas em sistemas com transições críticas da Natureza e Sociedade no Antropoceno. Estudos de cunho histórico mostram que as áreas já estabelecidas com a função de preservar fluxos naturais foram sujeitas às variações ambientais, e que os cenários de mudanças climáticas e do uso do solo irão reconfigurar as paisagens no Antropoceno. Neste contexto, os estudos dos vários ecossistemas necessariamente precisam incluir as ações humanas no contexto das relações entre os fenômenos analisados, uma vez que ela se apresenta como um

fator relevante na estruturação e funcionamento das comunidades bióticas, independente das escalas de análise.

As atividades humanas na Amazônia neste século têm reduzido sistematicamente a resiliência do ecossistema florestal pois afetam diretamente os padrões climáticos. Para evitar a transição a um outro estado estável de baixa cobertura de árvores (i.e., savanas, campos abertos) é necessário aumentar a resiliência dos ecossistemas florestais em níveis de segurança onde seja possível manejar os ecossistemas de forma mais sustentável. Ou seja, frear o desmatamento, reduzir os efeitos da fragmentação, recuperar processos ecológicos-chave como polinização, dispersão de sementes. Entendemos que as mudanças climáticas não reconhecem fronteiras geográficas, políticas ou biogeográficas. Desse modo as áreas protegidas inseridas nesse contexto de forte sazonalidade climática e desmatamento são mais suscetíveis aos efeitos. Reiteramos que investir em planos de restauração ecológica sem considerar tais fatores também pode ser extremamente oneroso e ineficaz. A contribuição do conhecimento científico para a conservação das áreas naturais ainda se mostra como essencial para a melhor construção de políticas e ações na área ambiental da Amazônia.

## Bibliografia

- Albernaz, A. L. 2014. Biodiversidade e unidades de conservação na Amazônia brasileira. In: *Ambiente e Sociedade na Amazônia: uma abordagem interdisciplinar*. (Vieria, I.; Toledo, P.; Santos Junior, R., Eds.). Editora Garamond: 315-340.
- Alkama, R., Cescatti, A., 2016. Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. *Science* (80-). 351, 600–604.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Aragão, L.E.O.C., 2012. The rainforest's water pump. *Nature* 489, 217–218.
- Barlow, J., Lennox, G.D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., MacNally, R., Thomson, J.R., Ferraz, S.F.B., Louzada, J., Oliveira, V.H.F., Parry, L., Solar, R.R.C., Vieira, I.C.G., Aragão, L.E.O.C., Begotti, R.A., Braga, R.F., Cardoso, T.M., Oliveira Jr., R.C., Souza Jr., C.M., Moura, N.G., Nunes, S.S., Siqueira, J.V., Pardini, R., Silveira, J.M., Vaz-de-Mello, F.Z., Veiga, R.C.S., Venturieri, A., Gardner, T.A., 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535, 144–147. doi:10.1038/nature18326
- Barlow, J., Peres, C.A., 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363, 1787–1794. doi:10.1098/rstb.2007.0013
- Barnosky, A.; Hadly, E.; Bascompte, J.; Berlow, E.; Brown, J.; Fortelius, M.; Getz, W.; Hrte, J.; Hastings, A.; Marquet, P.; Martinez, N.; Mooers, A.; Roopnarine, P.; Vermeij, G.; Williams, J.; Gillespie, R.; Kitzes, J.; Marshall, C.; Matzke, N.; Mindell, D.; Revilla, E.; Smith, A., 2012. Approaching a state shift in Earth-s biosphere. *Nature*. 486: 52-58
- Boubli, J.P., Ribas, C., Alfaro, J.W.L., Alfaro, M.E., Silva, M.N.F., Pinho, G.M., Farias, I.P., 2015. Spatial and temporal patterns of diversification of the Amazon: a test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molec. Phylogen. Evol.* 82: 400–412.
- Brando, P.M., Balch, J.K., Nepstad, D.C., Morton, D.C., Putz, F.E., Coe, M.T., Silvério, D., Macedo, M.N., Davidson, E. a, Nóbrega, C.C., Alencar, A., Soares-Filho, B.S., 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 6347–52. doi:10.1073/pnas.1305499111
- Brienen, R.J.W., Phillips, O.L., Feldpausch, T.R., Gloor, E., Baker, T.R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S.L., Vásquez Martinez, R., Alexiades, M., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C, G.A., Bánki, O.S., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R.G.A., Camargo, J.L.C., Castilho, C. V, Chama, V., Chao, K.J., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo Valverde, F., da Costa, L., de Oliveira, E.A., Di Fiore, A., Erwin, T.L., Fauset, S., Forsthofer, M., Galbraith, D.R., Grahame, E.S., Groot, N., Hérault, B., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S.,



Licona, J., Magnussen, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza, C., Neill, D.A., Nogueira, E.M., Núñez, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada, A., Pardo-Molina, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Pickavance, G.C., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Restrepo, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Stropp, J., Talbot, J., ter Steege, H., Teran-Aguilar, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., Toledo, M., Torello-Raventos, M., Umetsu, R.K., van der Heijden, G.M.F., van der Hout, P., Guimarães Vieira, I.C., Vieira, S.A., Vilanova, E., Vos, V.A., Zagt, R.J., 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519. doi:10.1038/nature14283

Bush, M.B., 2017. Climate science: the resilience of Amazonian forests. *Nature* 541, 167–168.

Caro, T. 2010. Conservation by Proxy. Indicator, Umbrella, Keystone, Flagship and Other Surrogate Species. Island Press.

Cavalcanti, R.B. 2006. Estratégias de Conservação em Nível Regional: Priorização de Áreas e Corredores de Biodiversidade. In: *Biologia da Conservação: Essências*. (Rocha, C.; Bergallo, H.; Van Sluys, M.; Alves M. eds.), Editora RIMA : 343-356.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. doi:10.1073/pnas.1704949114

Coe, M.T., Marthews, T.R., Costa, M.H., Galbraith, D.R., Greenglass, N.L., Imbuzeiro, H.M. a, Levine, N.M., Malhi, Y., Moorcroft, P.R., Muza, M.N., Powell, T.L., Saleska, S.R., Solorzano, L. a, Wang, J., 2013. Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south-southeastern Amazonia. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368, 20120155. doi:10.1098/rstb.2012.0155

Cohen, M.C.L., Rossetti, D.F., Pessenda, L.C.R., Friaes, Y.S., Oliveira, P.E., 2014. Late Pleistocene glacial forest of Humaitá-western Amazônia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 415: 37–47

Cole, L.E.S., Bhagwat, S. a, Willis, K.J., 2014. Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nat. Commun.* 5, 3906. doi:10.1038/ncomms4906

Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. (2003) *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 250 pp

Crutzen, P. 2000. Geology of mankind. *Nature*. 415:23.

Crutzen, P.J, Stoermer, E.F. 2000. The Anthropocene. *Global Change Newsletter*. 41: 17-18.

Daily, G. 2010. Solutions to Environmental Threats Special Report: Sustainability. *Scient. American*. 302, 58 – 60.

Davidson, E.A., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., Bustamante, M.M.C., Arau, A.C. De, Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., de Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., C Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., C. Bustamante, M.M., Coe, M.T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder,

W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M., Wofsy, S.C., 2012. The Amazon basin in transition. *Nature* 481, 321–328. doi:10.1038/nature10717

Davies, J. 2016. *The birth of the Anthropocene*. The University of Chicago Press. 234 pp.

Dick, C.W., Lewis, S., Maslin, M., Bermingham, E., 2013. Neogene origins and implied warmth tolerance of Amazon tree species. *Ecol. Evol.* 3: 162–169

Dirzo, R., Raven, P.H., 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 137–167. doi:10.1146/annurev.energy.28.050302.105532

Doughty, C.; Wolf, A.; Malhi, Y. 2013 The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions n nutrient availability in Amazonia. *Nature Geoscience.* 6: 761–764.

Ellis, E.C. 2015. Ecology in an Anthropogenic Biosphere. *Ecological Monographs* 85 (3): 287-331.

Ferreira, J., L, A., Barlow, J., Barreto, P., Berenguer, E., Bustamante, M., Gardner, T.A., Lees, A.C., Lima, A., Louzada, J., Pardini, R., Parry, L., Peres, C.A., Pompeu, P.S., Tabarelli, M., 2014. Brazil's environmental leadership at risk. *Science* (80-). 346, 706–707. doi:10.1126/science.1260194

Ferreira, J., L, A., Barlow, J., Barreto, P., Berenguer, E., Bustamante, M., Gardner, T.A., Lees, A.C., Lima, A., Louzada, J., Pardini, R., Parry, L., Peres, C.A., Pompeu, P.S., Tabarelli, M., 2014. Brazil's environmental leadership at risk. *Science* (80-). 346, 706–707. doi:10.1126/science.1260194

Fu, R., 2015. Global warming-accelerated drying in the tropics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 201503231. doi:10.1073/pnas.1503231112

Fu, R., Yin, L., Li, W., Arias, P.A., Dickinson, R.E., Huang, L., Chakraborty, S., Fernandes, K., Liebmann, B., Fisher, R., Myneni, R.B., 2013. Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 18110–18115. doi:10.1073/pnas.1302584110

Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.D., Fensham, R., Laughlin, D.C., Kattge, J., Bönisch, G., Kraft, N.J.B., Jump, A.S., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol. Lett.* doi:10.1111/ele.12748

Guimarães, P; Galetti, M.; Jordano, P. 2008. Seed Dispersal Anachronisms: Rethinking the Fruits Extinct Megafauna Ate. *PLoS ONE.* 3(3): e1745

Koch, P. & Barnosky, A. 2006. Late Quaternary Extinctions: State of the debate. *Annual Review Ecol., Evol. And Syst.* V.37 : 215-250.

Hansen, M.C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S.J., T. R. Loveland, Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* (80-). 342, 850–53. doi:Accessed through Global Forest Watch on [date]. [www.globalforestwatch.org](http://www.globalforestwatch.org).

- Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., Scheffer, M., 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334, 232–5. doi:10.1126/science.1210657.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000245.
- Joppa, L.N., Loarie, S.R., Pimm, S.L., 2008. On the protection of “protected areas”. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 6673–8. doi:10.1073/pnas.0802471105.
- Khanna, J., Medvigy, D., Fueglistaler, S., Walko, R., 2017. Regional dry-season climate changes due to three decades of Amazonian deforestation. doi:10.1038/NCLIMATE3226.
- Lees, A.C., Moura, N.G., de Almeida, A.S., Vieira, I.C.G., 2015. Poor Prospects for avian biodiversity in Amazonian oil palm. *PLoS One* 10, 1–11. doi:10.1371/journal.pone.0122432.
- Lewis, S.L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E.T.A., Laurance, W.F., 2009. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 529–549. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345.
- Lima-Ribeiro, M. e Diniz-Filho, J. A. F. 2013. Modelos Ecológicos e a Extinção da Megafauna: Clima e Homem na América do Sul. Editora Cubo. 198p.
- Magnusson, W. E. 2006. Homogeneização biótica. In: *Biologia da Conservação: Essências* (Rocha, C.; Bergallo, H.; Van Sluys, M.; Alves M. eds.), Editora RIMA: 211-230.
- Mahli, Y., M.; Gardner, T.; Goldsmith, G.; Silman, M.; Zelazowski, P. 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39:125–5.
- Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 20610–20615. doi:10.1073/pnas.0804619106
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169–72. doi:10.1126/science.1146961
- Mayle, F.E., Beerling, D.J., 2004. Late Quaternary changes in Amazonian ecosystems and their implications for global carbon cycling 214, 11–25. doi:10.1016/j.palaeo.2004.06.016
- Mayle, F.E., Langstroth, R.P., Fisher, R.A., Meir, P., 2006. Long-term forest-savannah dynamics in the Bolivian Amazon: implications for conservation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 362, 291–307. doi:10.1098/rstb.2006.1987
- .Misiewicz, T.M., Fine, P.V.A., 2014. Evidence for ecological divergence across a mosaic of soil types in an Amazonian tropical tree: *Protium subserratum* (Burseraceae). *Mol. Ecol.* 23: 2543–2558.
- Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., Fonseca, G.A.B., Kormos, C., da Fonseca, G. a B., Kormos, C., Fonseca, G.A.B., Kormos, C., da

Fonseca, G. a B., Kormos, C., 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 10309–13. doi:10.1073/pnas.1732458100

Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., Fonseca, G.A.B., Kormos, C., da Fonseca, G. a B., Kormos, C., Fonseca, G.A.B., Kormos, C., da Fonseca, G. a B., Kormos, C., 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 10309–13. doi:10.1073/pnas.1732458100

Morton, D.C., Le Page, Y., DeFries, R., Collatz, G.J., Hurtt, G.C., 2013. Understorey fire frequency and the fate of burned forests in southern Amazonia. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368, 20120163–20120163. doi:10.1098/rstb.2012.0163

Myers, Norman; Mittermeier, Russell A.; Mittermeier, Cristina G.; da Fonseca, Gustavo A. B.; Kent, Jennifer. 2000. Biodiversity hotspots for conservation prioritises *Nature*. **403** (6772): 853–858

Naka, L.N., Bechtoldt, C.L., Henriques, L.M., Brumfield, R.T., 2012. The role of physical barriers in the location of avian suture zones in the Guiana Shield, Northern Amazonia. *The Am. Natur.* 179: E115–E132.

Nepstad, D., McGrath, D., Stickler, C., Alencar, A., Azevedo, A., Swette, B., Bezerra, T., DiGiano, M., Shimada, J., Seroa da Motta, R., Armijo, E., Castello, L., Brando, P., Hansen, M.C., McGrath-Horn, M., Carvalho, O., Hess, L., 2014. Slowing Amazon deforestation through public policy and interventions in beef and soy supply chains. *Science* (80-). 344, 1118–23. doi:10.1126/science.1248525

Nepstad, D.C., Schwartzman, S., Bamberger, B., Santilli, M., Ray, D., Schlesinger, P

Lefebvre, P., Alencar, a., Prinz, E., Fiske, G., Rolla, A., 2006. Inhibition of Amazon Deforestation and Fire by Parks and Indigenous Lands. *Conserv. Biol.* 20, 65–73. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00351.x

Nobre, C.A., Borma, L.D.S., 2009. “Tipping points” for the Amazon forest. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 1, 28–36. doi:10.1016/j.cosust.2009.07.003

Nobre, C.A., Sampaio, G., Borma, L.S., Castilla-Rubio, J.C., Silva, J.S., Cardoso, M., 2016. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 10759–10768. doi:10.1073/pnas.1605516113

Ochoa-Quintero, J.M., Gardner, T.A., Rosa, I., de Barros Ferraz, S.F., Sutherland, W.J., 2015. Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. *Conserv. Biol.* 29, 440–451. doi:10.1111/cobi.12446

Oliveira, U., Soares-Filho, B.S., Paglia, A.P., Brescovit, A.D., De Carvalho, C.J.B., Silva, D.P., Rezende, D.T., Sá, F., Leite, F., Aguiar, J., Batista, N., Peixoto, J.P., Barbosa, P., Stehmann, J.R., Ascher, J.S., Ferreira De Vasconcelos, M., De Marco, P., Löwenberg-Neto, P., Ferro, V.G., Santos, A.J., 2017. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas 1–9. doi:10.1038/s41598-017-08707-2

Oyama, M.D., Nobre, C.A., 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America 30, 10–13. doi:10.1029/2003GL018600

Pecl, G.T., Araujo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengard, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchel, N.J., 2017. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science* (80-). in press. doi:10.1126/science.aai9214

Pennington, R.T., Lavin, M., 2016. The contrasting nature of woody plant species in different neotropical forest biomes reflects difference in ecological stability. *New Phytol.* 210: 25–37.

Peres, C.A., Thaise, E., Schiatti, J., Desmoulieres, S.J.M., Levi, T., 2015. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 892–897. doi:10.1073/pnas.1516525113

Primack, R. e Rodrigues, E. 2010.; *Biologia da Conservação*. Editora Planta. 327 pp

Phillips, O.L., Aragão, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. a, van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, A.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jiménez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D. a, Nepstad, D., Patiño, S., Peñuela, M.C., Prieto, A., Ramírez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H. Ter, Stropp, J., Vásquez, R., Zelazowski, P., Alvarez Dávila, E., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio C, E., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Peña Cruz, A., Pitman, N.C. a, Núñez Vargas, P., Ramírez-Angulo, H., Rudas, A., Salamão, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., Heijden, G. Van Der, Cristina, Á., Oliveira, A. De, Dávila, E.A., Fiore, A. Di, C, E.H., Cruz, A.P., Vargas, P.N., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* (80-). 323, 1344–1347. doi:10.1126/science.1164033

Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y., Cracraft, J., 2012. A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. B* 279: 681–689.

Rossetti, D.; Toledo P. 2006. Biodiversity from a historical geology perspective: a case study from Marajó Island, lower Amazon. *Geobiology*, v. 4, p. 215-223.

Rossetti, D.; Toledo P. 2007. Environmental changes in Amazonia as evidenced by geological and paleontological data. *Ararajuba. Revista Brasileira de Ornitologia*

Rossetti, D.; Toledo P.; Santos, H. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon and isotope analysis. *Quaternary Research*, v. 61, p. 289-300.

Rossetti, D.F., 2014. The role of tectonics in the late Quaternary evolution of Brazil's Amazonian landscape. *Earth–Sci. Rev.* 139: 362–389.

Rossetti, D.F., Almeida, S., Amaral, D.D., Lima, C.M., Pessenda, L.C.R., 2010. Coexistence of forest and savanna in an Amazonian area from a geological perspective. *J. Veg. Sci.* 21: 120–132.

Rossetti, D.F., Cohen, M.C.L., Pessenda, L.C.R., 2017. Vegetation change in southwestern Amazonia (Brazil) and relationship to the Late Pleistocene and Holocene climate. *Radiocarbon* 59, 69–89

Rossevelt, A. 2013. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. *Anthropocene*. Vol 4: 69-87.

Saatchi, S., Asefi-Najafabady, S., Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Anderson, L.O., Myneni, R.B., Nemani, R., 2013. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 565–570. doi:10.1073/pnas.1204651110

Salazar, L.F., Nobre, C.A., Oyama, M.D., 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America 34. doi:10.1029/2007GL029695

Scarano, F. R. 2006. Prioridades para Conservação: A linha tênue que separa teorias e dogmas. In: *Biologia da Conservação: Essências*. (Rocha, C.; Bergallo, H.; Van Sluys, .; Alves M. eds.), Editora RIMA : 23-40.

Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E.H., Rietkerk, M., Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, 53–59. doi:10.1038/nature08227

Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.* 18, 648–656. doi:10.1016/j.tree.2003.09.002

Scheffer, M., Carpenter, S.R., Dakos, V., Nes, E.H. Van, 2015. Generic Indicators of Ecological Resilience : Inferring the Chance of a Critical Transition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* doi:10.1146/annurev-ecolsys-112414-054242

Scheffer, M., Carpenter, S.R., Lenton, T.M., Bascompte, J., Brock, W., Dakos, V., van de Koppel, J., van de Leemput, I. a., Levin, S. a., van Nes, E.H., Pascual, M., Vandermeer, J., 2012. Anticipating Critical Transitions. *Science* (80-.). 338, 344–348. doi:10.1126/science.1225244

Schimmel, D. 2013. *Climate and Ecosystems*. Princeton Press. 222 p.

Seddon, A.W., Macias-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D., Willis, K.J., 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531, 229–232. doi:10.1038/nature16986

Shepard, G. & Ramirez, H. 2011. “Made in Brazil”: Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia *Economic Botany* 65(1):44-65.;

Smith, B.T., McCormack, J.E., Cuervo, A.M., Hickerson, M.J., Aleixo, A., Cadena, C.D., Pérez-Emán, J., Burney, C.W., Xie, X., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Derryberry, E.P., Prejean, J., Fields, S., Brumfield, R.T., 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406–409.

Soares-Filho, B., Moutinho, P., Nepstad, D., Anderson, A., Rodrigues, H., Garcia, R., Dietzsch, L., Merry, F., Bowman, M., Hissa, L., Silvestrini, R., Maretti, C., 2010. Role of Brazilian Amazon protected areas in climate change mitigation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 10821–10826. doi:10.1073/pnas.0913048107

Soares-Filho, B.S., Nepstad, D.C., Curran, L.M., Cerqueira, G.C., Garcia, R.A., Ramos, C.A., Voll, E., McDonald, A., Lefebvre, P., Schlesinger, P., 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature* 440, 520–3. doi:10.1038/nature04389

Solar, R.R. de C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Lee, A.C., Thomson, J.R., Louzada, J., Maués, M., Moura, N.G., Oliveira, V.H.F., Chaul, J.C.M., Schoereder, J.H., Ima, G.V., Mac Nally, R., Gardner, T., 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* doi:10.1111/ele.12494

ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D.; Baratolo, C.; Salomão, R.; et. al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*. V. 342: 325-334.

Veraart, A.J., Faassen, E.J., Dakos, V., van Nes, E.H., Lürling, M., Scheffer, M., 2012. Recovery rates reflect distance to a tipping point in a living system. *Nature* 484, 404–404. doi:10.1038/nature11029.

Vieira, I.; Toledo, P. M. ; Silva, J. M. C. ; Higuchi, H. 2008. . Deforestation and threats to the biodiversity of Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, v. 68, p. 949-956.

Vieira, I; Toledo, P.; Almeida, A. 2007. Análise Das Modificações Da Paisagem Da Região Bragantina, No Pará, Integrando Diferentes Escalas De Tempo. *Ciência e Cultura (SBPC)*, v. 59, p. 27-30.

Zalasiewicz, J.; Williams, M.; Fortey, R.; Smith, A.; Barry, T.; Coe, A.; Bown, P.; Rawson, P.; Gale, A.; Gibbard, P.; Gregory, J.; Hounslow, M.; Kerr, A.; Pearson, P.; Knox, R.; Powell, J.; Waters, C.; Marshall, J.; Oates, M.; Stone, P. 2011. Stratigraphy of the Anthropocene. *Phil. Trans. R. Soc. A*. 369, 1036–1055 doi:10.1098/rsta.2010.0315.

Zanin, M.; Tessarolo, G.; Machado, N.; Albernaz, A.L. 2016. Mudanças climáticas e a cobertura vegetal nativa: impactos em um país megadiverso e seus biomas. In: *Modelagem Climática e Vulnerabilidade Setoriais à Mudança do Clima no Brasil*. (Teixeira, B.; Orsini, M.; Cruz, M. Eds). Ministério da Ciência e Tecnologia. :93-126.

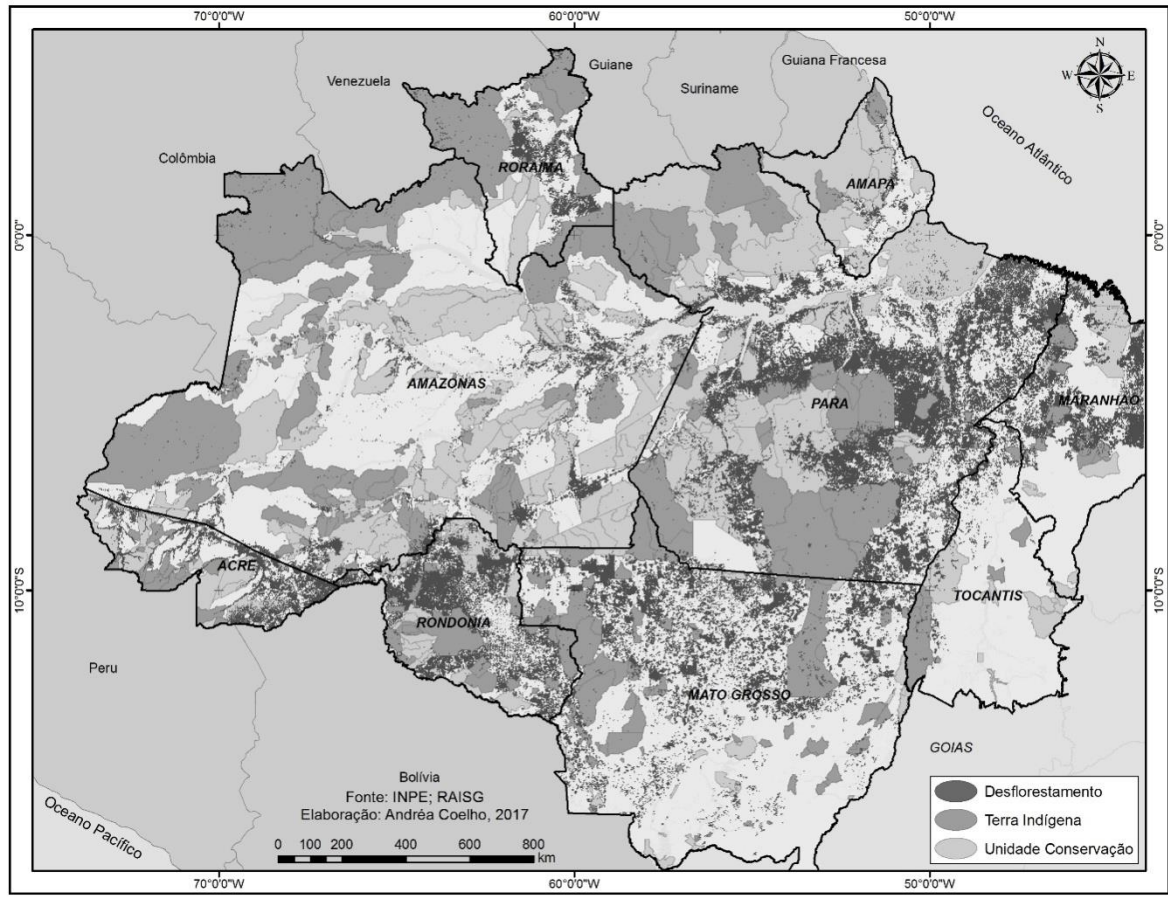
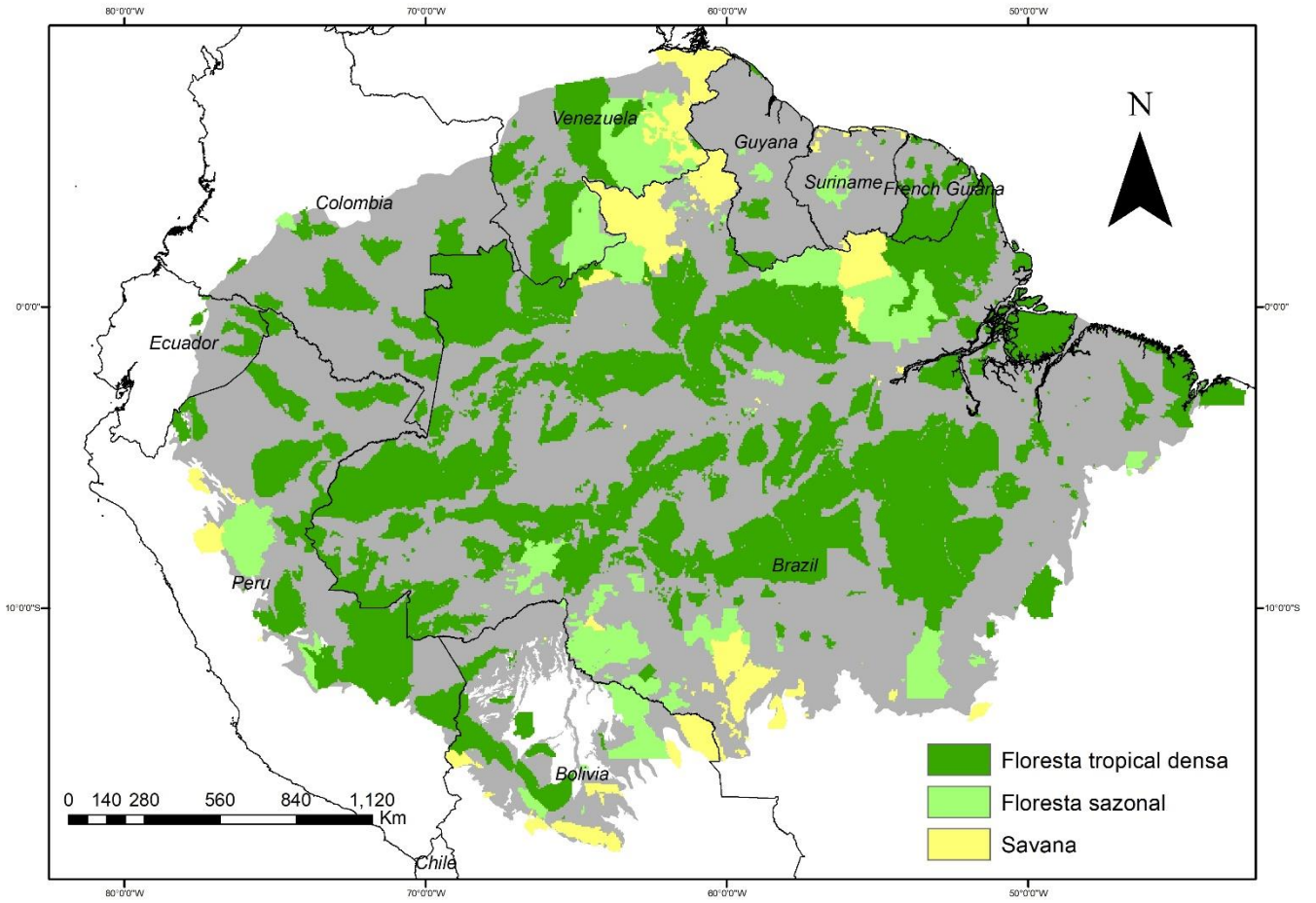


Figura E.1





**Figura E.2**