



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS
Campus de CAMPO GRANDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
MESTRADO



MAXWELL DA ROSA OLIVEIRA

Integrando os modelos de distribuição das espécies: *Sterculia apetala* (Jacq.) Karst, *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng e *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790, para o Bioma Pantanal, implicações para conservação e restauração

Campo Grande – MS
Março– 2020

MAXWELL DA ROSA OLIVEIRA

Integrando os modelos de distribuição das espécies: *Sterculia apetala* (Jacq.) Karst, *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng e *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790, para o Bioma Pantanal, implicações para conservação e restauração

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Letícia Couto Garcia

Campo Grande – MS
Março – 2020

Comissão julgadora

Prof. Dr. Daniel de Paiva Silva
Instituto Federal Goiano

Dr. Diogo Souza Bezerra Rocha
Instituto Internacional para
Sustentabilidade

Prof. Dr. Victor Pereira Zwiener
Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. Fábio de Oliveira Roque
Universidade Federal de Mato Grosso
do Sul

Prof^a. Dr^a. Leticia Couto Garcia
Universidade Federal de Mato Grosso
do Sul

Agradecimentos

Agradeço a todos os professores e técnicos e alunos do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal por me apoiarem. Agradeço também a CAPES pela concessão da bolsa e a Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pelo apoio. A Embrapa Pantanal pelo suporte e o financiamento da coleta de dados (Projeto SEG 42.16.00.006.00.03.001), em especial aos pesquisadores e colaboradores do trabalho Walfrido Moraes Tomas e Carlos Roberto Padovani. A toda equipe do Instituto Arara-azul, em especial à Neiva Guedes por cederem os dados e me auxiliarem sempre que necessário, parceria firmada pelo acordo de cooperação No 13/2019. Agradeço minha orientadora Letícia Couto e meus colegas do laboratório de Ecologia da Intervenção. Ao A. Townsend Peterson e a Judit Szabo pela colaboração e Antônio Júnior dos Santos por disponibilizar os seus dados coletados durante o doutorado e pela colaboração na construção do trabalho. Ao Daniel de Paiva Silva, Marcelo Bueno e Maurício Gomes pela revisão do projeto e participação na banca de qualificação e a Daniel de Paiva Silva, Diogo Souza Bezerra Rocha, Victor Pereira Zwiener e Fábio de Oliveira Roque pela participação na banca examinadora final. Agradeço também a todos os meus familiares e amigos, que me ajudaram direta e indiretamente, em especial minha companheira Adriana.

Sumário

Introdução geral.....	9
Pantanal.....	9
As espécies.....	10
Modelos de Distribuição de Espécies.....	10
Objetivos.....	11
Objetivos específicos.....	11
Divisão dos Capítulos.....	12
Bibliografia.....	12
Capítulo 1 - Scale and predictor variables in species distribution models applied to conservation.....	17
Introduction.....	17
Methods.....	19
Study area and modeled species.....	19
Occurrence data and sampling bias	20
Variable Selection.....	22
Model development.....	24
Results.....	27
<i>Sterculia apetala</i> and <i>Attalea phalerata</i>	27
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	30
Discussion.....	31
Conclusions.....	34
Acknowledgment.....	34
References.....	34
Material Suplementar	42
Capítulo 2 - A maior população de Arara-azul-grande, <i>Anodorhynchus hyacinthinus</i> (Latham, 1790), está protegida? Distribuição potencial da espécie e de seus principais recursos	47
Introdução.....	48
Métodos	50
Área de estudo.....	50
Seleção de variáveis.....	51
Dados de ocorrência e remoção do viés amostral.....	53
Modelo de distribuição potencial e definição das áreas de ocorrência.....	54

Perda e conservação dos ambientes adequados.....	55
Resultados.....	56
Discussão.....	58
Conclusões.....	64
Agradecimentos.....	65
Bibliografia.....	65

Resumo Geral

O Pantanal é uma das maiores e mais biodiversas áreas úmidas de interior do mundo, com mais de 2500 espécies de plantas e animais, provenientes de diferentes províncias biogeográficas. Sua principal característica é o pulso de inundação, fenômeno que molda a ocorrência de espécies no bioma. Neste sentido, investigamos a influência desta característica peculiar do bioma sobre a ocorrência da arara-azul-grande, *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790 e das espécies de planta das quais esta ave depende, a arbórea manduví, *Sterculia apetala* (Jacq.) H.Karst. e a palmeira acuri, *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng. No Pantanal, a *A. hyacinthinus* tem um alto grau de especialização alimentar na *A. phalerata* e de nidificação na *S. apetala*. Além da *A. hyacinthinus*, outras espécies utilizam a *S. apetala* e a *A. phalerata* como recursos, o que demonstra a importância dessas para conservação do bioma. Contudo, alguns fatores como a baixa porcentagem de áreas protegidas e os crescentes níveis de conversão da vegetação nativa do bioma podem colocar estas espécies em risco, devido à perda e fragmentação de seus habitats. Portanto, é necessária uma melhor compreensão da distribuição dessas espécies para priorização de áreas para conservação e ou restauração de seus habitats. Uma das principais ferramentas utilizadas na conservação, com objetivo de responder essas questões, são os modelos de distribuição de espécies. Esses modelos relacionam os dados de ocorrência das espécies com variáveis preditoras criando limiares de ocorrência que posteriormente são extrapolados, para área de interesse, para mapear ambientes favoráveis a ocorrência das espécies. Os resultados dessas análises permitem a tomada de decisão para conservação ou restauração dos ambientes adequados a essas espécies, consequentemente às próprias espécies, baseado em suas prováveis distribuições. Existem diferentes algoritmos com distintas abordagens matemáticas que podem ser utilizados na elaboração desses modelos, no nosso estudo nós optamos pelo MaxEnt. Esse algoritmo utiliza a abordagem de Máxima Entropia. Essa abordagem é considerada uma das melhores por conseguir gerar modelos robustos, mesmo com poucos dados, e por conseguir integrar variáveis contínuas e categóricas nos modelos. Em nosso estudo, nós definimos a distribuição potencial das espécies *S. apetala*, *A. phalerata* e *A. hyacinthinus* no bioma Pantanal, os fatores que moldam essas distribuições e associamos estas informações com a perda (conversão da vegetação) e conservação (Unidades de Conservação e Terras Indígenas) de habitat. Nosso estudo foi estruturado em dois capítulos. No primeiro capítulo, nós investigamos como dois métodos de redução de viés amostrais (ambiental e geográfico) e o tipo de variáveis utilizadas (local, climática, biótica) podem afetar os seus resultados de modelos de distribuição elaborados em escala regional. No segundo capítulo, nós definimos a distribuição potencial para as três espécies aqui estudadas, e os fatores que a influenciam. Neste capítulo nós também analisamos como as áreas de ambientes previstas como adequadas para as espécies estão

sendo afetadas pela conversão da vegetação nativa e as unidades de conservação do bioma. Utilizamos essas informações para definir áreas prioritárias para conservação e restauração, dos ambientes adequados para essas espécies.

Palavras-chave: Interação biológica, Interação interespecífica, Modelo de adequabilidade de habitat, Perda de Habitats.

Introdução geral

Pantanal

Com aproximadamente 150.000 km² de extensão o Pantanal é considerado uma das maiores áreas úmidas de interior do mundo e também reconhecido como Reserva da Biosfera pela Unesco (Junk et al. 2011). O bioma possui mais de 1.000 espécies de vertebrados e por volta de 1.800 espécies de plantas fanerógamas (Pott e Pott 1999; Junk et al. 2006; Pott et al. 2011). Podendo o número de fanerógamas ser ainda maior, estimativas realizadas por Junk e colaboradores (2006) sugerem que o número de espécies vegetais para o bioma pode chegar a 2.000 espécies. Com uma baixa taxa de endemismo, metade de suas espécies são provenientes de províncias biogeográficas vizinhas (Junk et al. 2011; Pott et al. 2011). De todas as espécies que compõem a sua flora, cerca de 50% é proveniente de diferentes biomas, ou seja, de ampla distribuição, 30% são espécies originárias do Cerrado e os 20% restantes possuem sua origem em biomas como a Amazônia, Florestas secas, Chaco e outras localidades (Junk et al. 2011; Pott et al. 2011). Em relação as aves o bioma possui 582 espécies, este grupo também apresenta uma baixa taxa de endemismo no bioma, e em sua maioria são espécies oriundas de províncias biogeográficas vizinhas, assim como espécies migratórias (Junk et al. 2011; Nunes A.P., 2011).

Apesar de sua biodiversidade, apenas 4,6% do seu território é protegido por Unidades de Conservação (UCs), destes 2,9% correspondem a áreas de proteção integral e 1,7% a áreas de uso sustentável (Brasil 2010). Outra categoria de área institucional são as terras destinadas a populações indígenas. Já se tem demonstrado a importância dessas áreas para conservação ambiental, podendo essas regiões apresentarem uma taxa de desmatamento até 20 vezes menor quando comparado com áreas adjacentes (Ferreira et al. 2005). No Pantanal, as Terras Indígenas correspondem a aproximadamente 1.4% do território, valor que pode ser considerado baixo, assim como as demais classes de áreas de proteção, se comparado a outros biomas brasileiros (Brasil 2010).

O Pantanal possui uma característica marcante, o pulso de inundação (Junk et al. 1989). No bioma a inundação é o fator que mais contribui para ocorrência ou ausência de uma espécie em determinado local (Pott 1995; Pott e Pott 2009). A estrutura e composição das comunidades vegetais são determinadas principalmente pelo tempo de permanência de inundação durante o ano, nível da água e frequência de inundação entre os anos (Pott 1995; Pott e Pott 2009; Padovani 2010). A variação espacial e temporal desses fatores promovem mudanças abruptas na vegetação em poucos metros (Pott e Pott 2009). No Pantanal, as fitofisionomias compostas principalmente por vegetação arbórea estão fortemente associadas a áreas com baixa frequência de inundação, enquanto vegetações compostas por gramíneas serão associadas a locais sazonalmente inundáveis (Pott 1995;

Pott e Pott 2009). Além dessa relação íntima com a vegetação, a inundação também pode afetar a distribuição de algumas espécies animais, devido à disponibilidade de recursos alimentares, água e de habitats de preferência (Alho 2008).

As espécies

Em nossos estudos focaremos em três espécies, sendo a arbórea *Sterculia apetala* (Jacq.) H. Karst (Manduvi), a palmeira *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng (Acuri) e a ave *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790 (Arara-azul grande). Essas três espécies co-ocorrem no Pantanal, porém as suas ocorrências não se limitam ao bioma (Dvorak et al. 1998; Guedes et al. 2008; Negrelle 2015; Presti et al. 2015). Essas duas espécies vegetais são recursos para mais de 20 espécies de diferentes grupos, como mamíferos, aves e invertebrados (Guedes 1995; Quiroga-Castro e Roldán 2001; Galetti e Guimarães 2004; Ragusa-Netto 2004; Keuroghlian et al. 2009). Uma dessas espécies é a *A. hyacinthinus*, que tem um alto grau de especialização nessas duas espécies vegetais (Guedes 2002; Guedes et al. 2006; Júnior et al. 2007). Um dos principais riscos a essas espécies no bioma é a perda e fragmentação dos seus habitats, devido à baixa porcentagem de terras protegidas e os crescentes níveis de desmatamento do bioma (Johnson et al. 1997; Dvorak et al. 1998; Júnior et al. 2007). Mais detalhes sobre essas espécies e os seus riscos será abordada no segundo capítulo.

Modelos de Distribuição de Espécies

A distribuição geográfica de uma espécie é influenciada por quatro fatores e a interação desses em diferentes escalas, sendo eles: Capacidade evolutiva, capacidade de dispersão, condições abióticas e interações bióticas (Soberón & Peterson 2005). A capacidade evolutiva se refere à capacidade de uma espécie em se adaptar a novas condições (Soberón & Peterson 2005). A capacidade de dispersão é a habilidade da espécie acessar novos locais (Soberón & Peterson 2005). As condições abióticas são o conjunto de intervalos de condições e recursos necessários para a sobrevivência e reprodução da espécie no local (Hutchinson, 1957, Colwell & Rangel 2009, Soberón & Peterson 2005). As interações bióticas são as interações entre a espécie e outros organismos que podem excluir a espécie do ambiente, como por exemplo, competição, ou facilitação do seu estabelecimento no ambiente, como por exemplo, a simbiose (Soberón & Peterson 2005).

Uma das ferramentas mais utilizadas atualmente para estudar padrões de distribuição é a modelagem de distribuição de espécies (do inglês *Species Distribution Models* - *SDMs*). Essa ferramenta é utilizada para responder perguntas em diferentes áreas, como a biogeografia, macroecologia e conservação (De Siqueira e Durigan 2007; De Araújo et al. 2014; Vasconcelos et

al. 2017). Nas últimas décadas, houve a elaboração de novas abordagens matemáticas para criação e validação dos modelos e o esclarecimento de vantagens e desvantagens da utilização dos mesmos (Phillips et al. 2006; Peterson et al. 2008; Warren et al. 2014; Castellanos et al., 2019).

Existem diferentes métodos de modelagem utilizados na elaboração de SDM, com várias abordagens matemáticas (Stockwell e Peters 1999; Phillips et al. 2006). Uma dessas é a correlativa, nessa abordagem, os SDM relacionam a ocorrência das espécies com variáveis ambientais e subsequentemente extrapolam esses resultados para toda a área de estudo, mapeando as áreas com condições ambientais potencialmente favoráveis à sua ocorrência (Araújo e Peterson 2012). Dentre os modelos que utilizam a abordagem correlativa o Maxent é considerado um dos algoritmos mais eficientes, pois é capaz de trabalhar apenas com dados de presença, apresentando resultados robustos mesmo com um número pequeno de amostras (Guisan et al. 2007; Pearson et al. 2007). Este algoritmo utiliza um método matemático de ampla aplicação, que tem como base o conceito de máxima entropia (Phillips et al. 2006).

Para o cálculo do modelo de distribuição potencial de uma espécie, o Maxent formula um conjunto de restrições baseadas nos valores de cada pixel, das camadas ambientais, cuja localização coincide com os dados de ocorrência conhecido (Phillips et al. 2006). A partir desse conjunto de restrições, o algoritmo calcula o quanto o ambiente é adequado para a ocorrência da espécie, buscando uma distribuição de máxima entropia, ou seja, uma distribuição mais próxima do uniforme (Phillips et al. 2006). Esses resultados quando aplicados na conservação permitem tomar decisões para priorização de áreas para conservação e restauração (Zwiener et al. 2017), assim como tomar decisões em planos de manejo das espécies (Guisan et al. 2013).

Objetivos

Definir a distribuição potencial das espécies *S. apetala*, *A. phalerata* e *A. hyacinthinus* no bioma Pantanal buscando uma melhor compreensão de como os fatores bióticos e abióticos afetam suas distribuições. Associando estas informações com a perda (conversão da vegetação) e conservação (Unidades de Conservação e Terras Indígenas) de habitat, esperamos gerar informações capazes de auxiliar na tomada de decisão para conservação e/ou restauração de habitats das espécies no bioma.

Objetivos específicos

1 – Elaborar modelos de distribuição potencial para as espécies: *S. apetala* (Manduvi), *A. phalerata* (Acuri) e *A. hyacinthinus* (Arara-azul-grande).

2 – Avaliar a importância das variáveis abióticas nos modelos de distribuição potencial das espécies: *S. apetala* (Manduvi), *A. phalerata* (Acuri) e *A. hyacinthinus* (Arara-azul-grande).

3 – Avaliar a importância e o efeito das variáveis bióticas no modelo de distribuição potencial da *A. hyacinthinus* (Arara-azul-grande) considerando o modelo de distribuição de duas espécies vegetais das quais ela depende.

4 – Quantificar a perda de habitat decorrente da conversão da vegetação nativa para as espécies: *S. apetala* (Manduvi), *A. phalerata* (Acuri) e *A. hyacinthinus* (Arara-azul-grande).

5 – Quantificar as áreas de habitat protegidos pelas atuais Unidades de Conservação e Terras Indígenas do bioma com foco na proporção de proteção da área distribuição potencial dessas espécies.

6 – Definir áreas potenciais para restauração e conservação baseado na modelagem de distribuição das espécies: *S. apetala* (Manduvi), *A. phalerata* (Acuri) e *A. hyacinthinus* (Arara-azul-grande).

Divisão dos Capítulos

Para atingir nossos objetivos, os nossos modelos além de acurados e biologicamente significativos, precisam ser elaborados em escala regional. Para isso nós construímos modelos considerando dois fatores, dos quais já se sabe que podem interferir no desempenho do modelo: o tipo de variável preditora e viés de amostragem. O primeiro capítulo intitulado “Scale and predictor variables in species distribution models applied to conservation” mostra esses resultados. Nesse capítulo, nós comparamos o desempenho dos modelos utilizando uma análise de redução de viés amostral baseada em distância geográfica e uma baseada em distância ambiental, combinadas a variáveis do tipo climáticas; edáficas (no caso das espécies vegetais) e bióticas, para as espécies *S. apetala*, *A. phalerata* e *A. hyacinthinus*. Os resultados obtidos nesse capítulo foram utilizados para guiar as análises do segundo capítulo.

No segundo capítulo, nós utilizamos os resultados dos modelos de distribuição potencial das três espécies para compreender a distribuição destas dentro do Pantanal, e como os fatores abióticos e bióticos moldam essa distribuição. Em conjunto com os dados de conversão da vegetação nativa para uso antrópico e dos limites das Unidades de Conservação e Terras Indígenas para o bioma, nós calculamos quanto dos ambientes previstos como adequados para essas três espécies, estão protegidos ou conservados. Com essas informações nós conseguimos encontrar padrões na distribuição e perda de ambientes adequados para as espécies, o que nos possibilitou indicar áreas prioritárias para conservação e restauração desses ambientes no Pantanal.

Bibliografia

- Alho, C. J. R. (2008). Biodiversity of the Pantanal: Response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4 SUPPL.), 957–966. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500005>
- Brasil. (2010). Cadastro Nacional de Unidades de Conservação – CNUC. Retrieved from <http://www.mma.gov.br/areasprotegidas/cadastro-nacional-de-ucs>
- Castellanos, A.A., Huntley, J.W., Voelker, G., Lawing, A.M., 2019. Environmental filtering improves ecological niche models across multiple scales. *Methods Ecology and Evolution*, 10, 481–492. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13142>
- Colwell RK & Rangel TF. (2009). Hutchinson’s duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19651–19658.
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O., & Costa, G. C. (2014). The importance of biotic interactions in species distribution models: A test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *Journal of Biogeography*, 41(3), 513–523. <https://doi.org/10.1111/jbi.12234>
- De Siqueira, M. F., & Durigan, G. (2007). Modeling geographic distribution of “cerrado” woody species in São Paulo State. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(2), 233–243. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000200008>
- Dvorak, W. S., Urueña, H., Moreno, L. A., & Goforth, J. (1998). Provenance and family variation in *Sterculia apetala* in Colombia. *Forest Ecology and Management*, 111(2–3), 127–135. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00316-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00316-8)
- Ferreira, L. V., Ventecinquê, E., & Almeida, S. (2005). O desmatamento na Amazônia e a importância das áreas protegidas. *Estudos Avançados*, 19(53), 157–166.
- Galetti, M., & Guimarães, P. R. (2004). Seed dispersal of *Attalea phalerata* (Palmae) by Crested caracaras (*Caracara plancus*) in the Pantanal and a review of frugivory by raptors. *Ararajuba*, 12(2), 133–135.
- Guedes NMR (1995) Competition and losses of Hyacinth macaws nests in the Pantanal, Brazil. In: Congreso de ornitología neotropical, V, Resumos, Asunción, Paraguay, 1995. p.70.

Guedes NMR (2002) The Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*) Project in the Pantanal South, Brazil. In: Congresso Mundial sobre Papagayos. Conservando Los Loros y Sus Habitats, V, Ed. Loro Parque, Tenerife, España, 18-21/09/2002, p.163-174.

Guedes NMR, Bianchi CA & Barros Y. (2008) *Anodorhynchus hyacinthinus*. In: Machado, ÂBM, Drummond GM, Paglia AP (eds) Livro vermelho da fauna Brasileira ameaçada de extinção, 1st edn. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 467–468 pp.

Guedes N, Carvalho A, Toledo MCB (2006) Uso do Sistema de Informação Geográfica (SIG) em trabalhos de conservação das araras-azuis e vermelhas no Pantanal sul-mato-grossense. Ensaio e Ciência Uniderp- Ciências Biológicas. Campo Grande. Ed: Uniderp, Vol.10(1): :167–179.

Guisan, A., Zimmermann, N. E., Elith, J., Graham, C. H., Phillips, S., & Peterson, A. T. (2007). What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? Ecological Monographs, 77(4), 615–630. <https://doi.org/10.1890/06-1060.1>

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. Ecology Letters, 16(12), 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>

Hutchinson G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415-427

Johnson, M., Tomas, W., & Guedes, N. (1997). On the Hyacinth macaws nesting tree: density of young manduvis around adult trees under three different management conditions in the Pantanal wetland, Brasil. Ararajuba, 5, 185–188.

Júnior, A. dos S. (2006). Aspectos populacionais de *Sterculia apetala* (Jacq.) Karst (Sterculiaceae) como subsídios ao plano de conservação da arara-azul no Sul do Pantanal, Mato Grosso do Sul. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Júnior, A. S., Tomas, W. M., Ishii, I. H., Guedes, N. M. R., Hay, J. D. (2007). Occurrence of Hyacinth Macaw nesting sites in *Sterculia apetala* in the Pantanal Wetland, Brazil. Gaia Science, 1, 127–130. <https://doi.org/10.21707/gaia.v1i2.2268>

Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept. International Large River Symposium, (March), 110–127.

Junk, W. J., Da Cunha, C. N., Wantzen, K. M., Petermann, P., Strüssmann, C., Marques, M. I., & Adis, J. (2006). Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Aquatic Sciences, 68(3), 278–309. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0851-4>

Junk, W., Silva, C. da, Cunha, C. da, & Wantzen, K. (2011). *Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Moscow: Pensoft Publishers.

Keuroghlian, A., Eaton, D. P., & Desbiez, A. L. J. (2009). The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 1(4), 087–097.

Negrelle, R. R. B. (2015). *Attalea Phalerata* Mart. Ex Spreng.: Aspectos botânicos, ecológicos, etnobotânicos e agrônômicos. *Ciência Florestal*, 25(4), 1061–1066. https://doi.org/10.1007/978-3-319-05509-1_14

Nunes, A. P. (2011). Quantas espécies de aves ocorrem no Pantanal brasileiro. *Atualidades Ornitológicas*, 160, 45-54.

Padovani, C. (2010). Dinâmica Espaço-Temporal das inundações do Pantanal. Escola superior de Agricultura “Luiz de Queiroz.”

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>

Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modeling*, 213(1), 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>

Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D., & Arya, S. P. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 6(2–3), 231–252. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Pott, A., & Pott, V. J. (2009). Vegetação do Pantanal: fitogeografia e dinâmica. In *Simpósio de Geotecnologias no Pantanal* (No. 2). Corumbá, MS.

Pott, A., Oliveira, A., Damasceno-Junior, G., & Silva, J. (2011). Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1 suppl 1), 265–273. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842011000200005>

Pott, A., & Pott, V. (1999). Flora do Pantanal: listagem atual de fanerogamas. (No. 2). Corumbá, MS.

Pott, A. (1995). Relações da vegetação com ambientes do Pantanal. In Livro de resumos do Encontro sobre sensoriamento remoto aplicado a estudos no Pantanal (Vol. 1). Corumbá, MS.

Presti, F. T., Guedes, N. M. R., Antas, P. T. Z., & Miyaki, C. Y. (2015). Population Genetic Structure in Hyacinth Macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*) and Identification of the Probable Origin of Confiscated Individuals. *Journal of Heredity*, 106(S1), 491–502. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv038>

Quiroga-Castro, V. D., & Roldán, A. I. (2001). The Fate of *Attalea phalerata* (Palmae) Seeds Dispersed to a Tapir Latrine. *Biotropica*, 33(3), 472. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0472:tfoapp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0472:tfoapp]2.0.co;2)

Ragusa-Netto, J. (2004). Flowers, fruits, and the abundance of the yellow-chevrons parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the South Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 64(4), 867–877.

Soberon, J., Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Stockwell, D., & Peters, D. (1999). The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13(2), 143–158. <https://doi.org/10.1080/136588199241391>

Vasconcelos, T. S., Antonelli, C. P., & Napoli, M. F. (2017). Mutualism influences species distribution predictions for a bromeliad-breeding anuran under climate change. *Austral Ecology*, 42(7), 869–877. <https://doi.org/10.1111/aec.12509>

Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N., & Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions*, 20(3), 334–343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>

Zwiener, V.P., Padial, A.A., Marques, M.C.M., Faleiro, F. V., Loyola, R., Peterson, A.T., 2017. Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*. 23, 955–966. <https://doi.org/10.1111/ddi.12588>

Scale and predictor variables in species distribution models applied to conservation

Highlights

A species distribution model developed at a small scale relates to different sampling bias removal methods.

Maintaining scale compatibility between the extent of the study area and the spatial resolution, and the information content of predictor variables is extremely important for an accurate model.

The effectiveness of species distribution models in conservation may depend on the method of sample bias removal and the choice of appropriate predictor variables.

Abstract

Species distribution models (SDM) have been used to assist decision making in different aspects of conservation and restoration. However, for effective application of SDMs in conservation, these models need to discriminate between suitable and unsuitable environments, and to be developed at fine scales. Limiting factors, to these models, also need to be understood better, such as the effects of species occurrence records and the relationship between the scale at which the predictor variable interacts with the species distribution and the scale of the study. We sought to understand the effects of two methods that reduce bias (geographic vs. environmental filter) and three predictor variable types in local models (climatic, local, and biotic). We explore these six model types for the hyacinth macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*), a globally vulnerable species in the Pantanal wetland region of southwestern Brazil. We consider broad-scale niche relations, local-scale habitat associations, and interactions with two plant species, which the bird depends on as a food and nidification source. We found that using climate variables for local-scale models can generate models that underrepresent suitable areas, whereas using local and biotic variables generated more accurate models with predictions consistent with the known distribution of the bird species. Although not commonly used, such variables strongly affect the of model development by increasing accuracy, reducing omission error, and leading to more conservative predictions. The best results obtained by these models showed the importance of these variables in the distribution of species at the local scale.

Key-words: *Attalea phalerata*, biotic interaction, geographic distribution, habitat suitability models, local variables; sample bias, *Sterculia apetala*.

Introduction

Species distribution models (SDM) have been applied in conservation, helping users to elaborate management plans and prioritize areas for habitat conservation or restoration (Treglia et al., 2015; Wang et al., 2015). However, SDMs are often developed for large scales and at coarse resolutions. These characteristics can make their application difficult for conservation, especially for decision-making at fine scales, such as within a biome, as well as in areas with heterogeneous landscapes and unevenly distributed species (El-Gabbas and Dormann, 2018; Gogol-Prokurat, 2011; Titeux et al., 2017). Therefore, for effective application of SDMs in conservation, they need to meet the following criteria: good ability to discriminate between suitable and unsuitable environments, high accuracy in identifying suitable habitats, fine spatial resolution, and possible application at the local scale (El-Gabbas and Dormann, 2018; Gogol-Prokurat, 2011; Wang 2018). However, the limiting factors for these characteristics remain to be fully understood.

One such factor is the quantity and quality of species occurrence data (Titeux et al., 2017). Few taxa have sufficient occurrence data available, and when data are available, they may present marked sampling bias (Newbold, 2010; Titeux et al., 2017). Such data usually come from scientific collections often collected at convenient and easily accessible locations, such as roadside or research stations, and data come from citizen science with characteristics of the behavior of the volunteer who collect (Newbold, 2010; Tulloch and Szabo, 2012). Among the consequences of these data quality problems is environmental bias (reflecting the sampling bias), leading to higher omission rates, lower accuracy and reduced predictive strength (Boria et al., 2014; Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al., 2013).

Researchers have developed methods to reduce this bias, for example, based on filters derived from geographic or environmental distance and predictors of environmental bias (Anderson and Raza, 2010; Varela et al., 2014; Warton et al., 2013). However, it has been shown that the efficiency in removing the sample bias, differ between the methods, and the modeling conditions (Castellanos et al., 2019; Fourcade et al., 2014). Nevertheless, it is unknown about how the efficiency of these methods can differ in local-scale models. Understanding this factor can assist in the development of local-scale distribution models with an increased capacity for discrimination between suitable and unsuitable environments for the focal species.

Another challenge is to elaborate models at finer scales. A reduction in scale can lead to problems, such as the underrepresentation of the fundamental niche and suitable areas, and reduced predictive ability of the model (El-Gabbas and Dormann, 2018; Sánchez-Fernández et al., 2011; Titeux et al., 2017). However, these studies used only climatic variables in their modeling, which may be related to constraints of their results. Species distribution is shaped by different factors that

relate in a hierarchical manner at different scales. For example, the distribution of a tree species can be limited by climatic conditions at continental or global scale, by topographic characteristics at a regional scale, and by edaphic characteristics at the local scale (Hortal et al., 2010; Soberón and Peterson, 2005). For this reason, distribution models using different scale can require different types of variables. This relationship between the study scale and the scale at which variables are related to species distribution may be fundamental factor to develop models at the local scale.

For models at the global or continental scale, climate variables have already been shown to be effective (Bradie and Leung, 2017). For instance, the use of abiotic variables that shape the distribution of species at a regional and local scale, such as edaphic and topographic variables, can improve SDM, even those at global or continental scales (Bradie and Leung, 2017; Wang et al., 2018). Regarding biotic variables, some studies showed that these variables improved the models, while others could not show improvement at broad scales (Araújo and Luoto, 2007; Atauchi et al., 2018; Heikkinen et al., 2007). Regarding local-scale models, using climate variables may not be appropriate, as these variables shape species distributions at global or continental scales (Hortal et al., 2010; Soberón and Peterson, 2005). At local scales, species distributions may be shaped by local factors, such as edaphic characteristics or biological interactions, which may be more appropriate for fine-scale models (Hortal et al., 2010; Soberón and Peterson, 2005).

To understand the effects of sample bias and study scale in species distribution models, it is important to generate models adjusted to the scale of conservation activities, management plans, and spatial prioritization for conservation and restoration. As such, in this study, we aim to understand the effects of two bias reduction methods (*i.e.*, geographic and environmental filter) and three predictor variables types (*i.e.*, climatic, local, and biotic) in these models. We explore these six model types for a globally vulnerable bird species in the Pantanal region of southwestern Brazil, taking into account its broad-scale niche relations, local-scale habitat associations, and interactions with two plant species (one used by hyacinth macaw for nesting and the other for feeding).

Methods

Study area and species

Covering approximately 150,000 km², the Pantanal is considered one of the largest and most diverse inland wetlands in the world, as well as a hotspot for ecosystem services (Figure 1) (Costanza et al., 1997; Harris et al., 2005; Padovani, 2010; Tomas et al., 2019). The Pantanal is located in central South America, with rainfall ranging from 1400 mm in the north to 1100 in the south (Cardoso and Marcuzzo, 2010). Across its extent, 10 different types of soil are present, with

planosol being the most common, covering 35% of the total area of the Pantanal (Fernandes et al., 2007). The Pantanal is marked by a seasonal flood pulse, the annual and interannual flood variation that occurs in the marshlands (Junk et al., 1989). The spatial variation in flood levels leads to a large environmental heterogeneity, ranging from permanently flooded wetlands to sites that are never flooded (Hamilton et al., 1996; Moraes et al., 2013).

The hyacinth macaw, *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790 (Psittacidae), is currently classified as Vulnerable (BirdLife International, 2020), and has recently been removed from the Brazilian red list of endangered fauna, thanks to conservation actions in Pantanal (ICMBIO, 2018). This status change demonstrates the need for keeping hyacinth macaw habitats, particularly in Pantanal. Its occurrence is limited to three disjoint regions of Brazil, two small populations in north and northeast, and the largest in the Pantanal, which sustain more than 70% of all individuals according to the last survey (Guedes et al. 2008; BirdLife International, 2020; Presti et al., 2015; Scherer-Neto et al., 2019). In the Pantanal, this species is highly specialized in relation to its food and nesting resources (Guedes, 2002, 1995; Guedes et al., 2006). Its diet relies on up to seven food plants, however, 96% of the food items are the palm nut Acuri, *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng (Arecaceae) (Guedes, 2002, 1995; Antas et al., 2010). For nesting, *A. hyacinthinus* uses tree hollows, 86% a 94% of the time the those in Manduvi trees, *Sterculia apetala* (Jacq., Karst) (Malvaceae) (Guedes, 1995; Guedes et al., 2006; Júnior et al., 2007; Júnior et al., 2006; Pinho & Nogueira, 2003).

S. apetala is a broadly distributed tree, found across Central and South America and several Caribbean islands (Dvorak et al., 1998). Its occurrence appears limited to low elevations and well-drained soils, with low tolerance to water logging; it may be found in deciduous and semi-deciduous forests (Dvorak et al., 1998). The distribution of *A. phalerata* is limited to mainly forested environments in eastern South America, (Negrelle, 2015). In the Pantanal, *A. phalerata* is found on loamy and fertile soil, most often in higher, non-flooding areas (Pott and Pott, 1994).

Occurrence data and sampling bias

Occurrence points for the three study species were obtained from the databases of the “Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária” (Embrapa) Pantanal, collected during different field

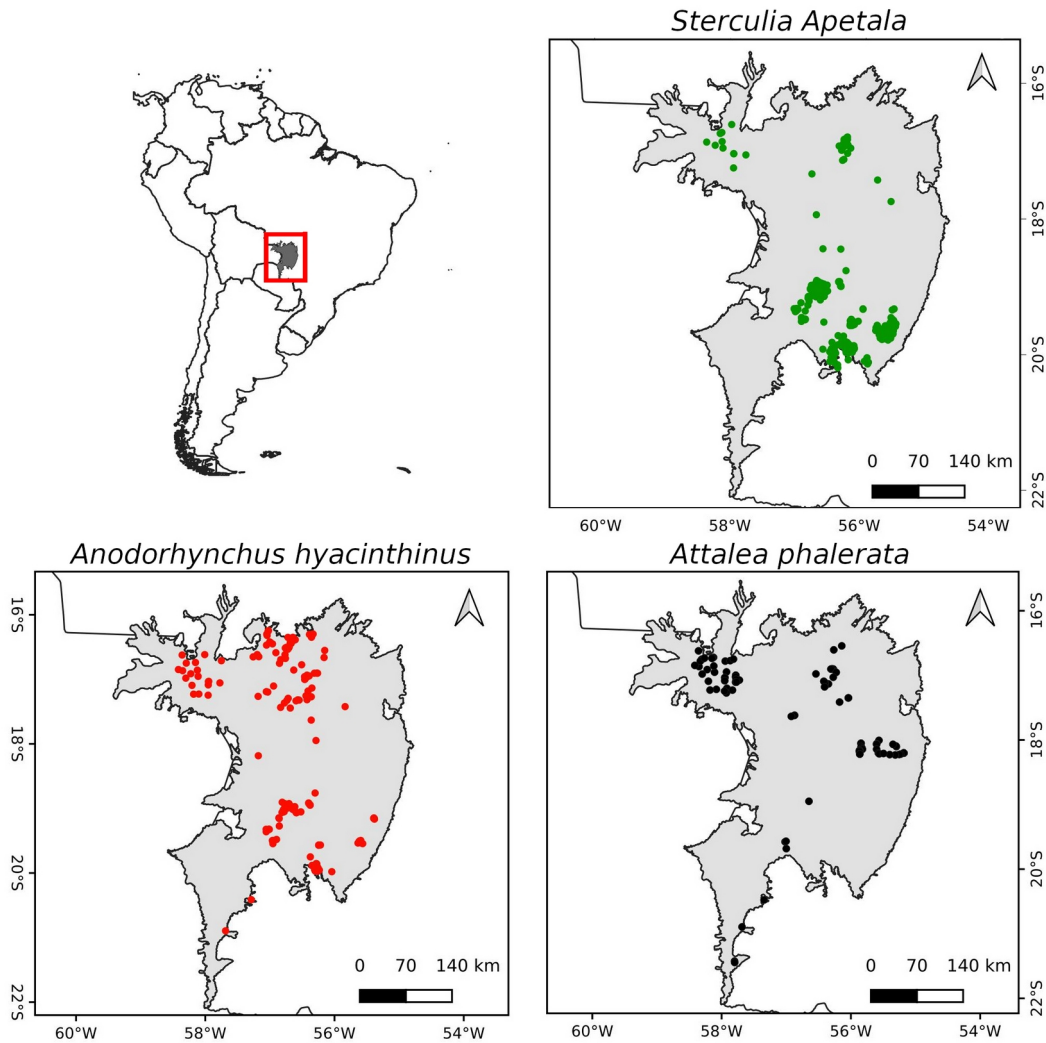


Figura 1: Pantanal in relation to the South American continent and the distribution of the occurrence points within the Pantanal used for distribution modeling of *Sterculia apetala* (green dots), *Attalea phalerata* (black dots), and *Anodorhynchus hyacinthinus* (red dots).

campaigns between the years 2008 to 2016, and from the Instituto Arara-azul, collected in different campaigns between the years 1995 to 2018. For the plant species, we also used data from *speciesLink* (<http://www.splink.org.br>), the largest data network in the country that only includes data from scientific collections, reducing chances of identification errors (Newbold, 2010; Sousa-Baena et al., 2014). We removed duplicate points and geographic errors and outliers, *e.g.* points located in lakes and buildings, resulting in 185 observations for *A. hyacinthinus* (with 50 locations removed), 87 for *A. phalerata* (22 removed), and 384 for *S. apetala* (30 removed) (Figure 1).

To reduce sampling bias, we used two methods: one based on geographic distance (geographic filter) and one based on environmental distance (environmental filter) (Anderson and

Raza, 2010; Varela et al., 2014). We used a 10 km threshold for geographic distance, a commonly used value in SDM studies, with a well-documented effectiveness in reducing bias (Anderson and Raza, 2010; Castellanos et al., 2019). We used the spThin package (Aiello-Lammens et al., 2015) in R to apply this filter. Through this process, the numbers of occurrence records decreased to 59 for *A. hyacinthinus*, 34 for *A. phalerata*, and 47 for *S. apetala*.

While the environmental filter is not commonly used in SDM studies, it has been shown to be highly efficient in reducing sample bias (Castellanos et al., 2019; Varela et al., 2014). This method is based on a different approach, where the occurrence records are distributed in a two-dimensional space constructed from environmental variables (Castellanos et al., 2019; Varela et al., 2014). Subsequently, this space is divided into equal-sized compartments and when a compartment has more than one record, these are randomly removed, keeping only one record per compartment (Castellanos et al., 2019; Varela et al., 2014). For example, selecting the variables temperature and rainfall to compose the two-dimensional space, the values of all occurrence points are plotted on two axes, each axis represented by one variable, thereby resulting in the two-dimensional space. Subsequently, to split the environmental space in required number of compartments, the amplitude of each axis is divided in equal intervals. In other words, if the axis has the amplitude of 1000 mm (*i.e.* the rainfall variable) and the user specifies ten compartments, the axis is divided in 100 mm intervals. It is possible to define a different interval for each axis, depending on the requirement of the user and the amplitude of the variable.

In our study, we extract the values for the occurrence records of the all predictor variables that contribute to the model, then we use the values to calculate a principal component analysis (PCA) using the function `prcomp` in R (R Core Team, 2019), and used its first two axes to construct the two-dimensional space. This environmental space was later divided into 100 compartments using the function `EnvSample`, package `pbdb` in R (Varela et al., 2014). These parameters were defined following the suggestions in Castellanos et al. (2019). After this analysis, occurrences were reduced to 117 for *A. hyacinthinus*, 79 for *A. phalerata*, and 250 for *S. apetala*.

Variable Selection

We use WorldClim version 2.0 online databases (Fick and Hijmans, 2017;) and Soilgrids (www.soilgrids.org) (Hengl et al., 2017), to compose the set of predictor variables. We opted to use this version instead of Worldclim 1.4 (commonly used in SDM), since version 2.0 did not present any problems across our study area, and included updated data and methods (Fick and Hijmans, 2017). From WorldClim, we used the 19 “bioclimatic” variables at a spatial resolution of approximately 1 km. Among these 19 variables, we removed two, precipitation of the warmest

quarter and precipitation of the coldest quarter, because they showed abrupt spatial discontinuities in their values across our study area. The rest were resampled by method B-Spline, in Saga (Conrad et al., 2015), to 250 meters so they could be compared with others at the same resolution.

Downscaling climatic variables can generate uncertainties; however, it is a necessary step for ecological studies on a regional scale (Flint and Flint, 2012). This is particularly true for areas considered inhospitable and hard to reach, such as certain wetlands, such as the Pantanal, where only a few, not evenly distributed weather stations are available. In addition, in the Pantanal the climate is homogeneous and varies only slightly throughout across in the territory (Cardoso and Marcuzzo, 2010). Moreover, The use of appropriate interpolation methods can reduce the levels of uncertainty generated during downscaling (Flint and Flint, 2012). In the case of our study area, some of its characteristics, such as the small gradient of elevation and absence of mountains, also contribute to this uncertainty are reduced during the downscale process (Daly, 2006; Arieira et al., 2018). For the Pantanal, when compared distribution models based on climatic variables with coarse resolution (1 km) and fine resolution (250m), as well as when compared the climatic trends from WordClim, resampled to 250, and other sources of climate information with the same resolution, the results of such comparison presented high values of compatibility (Arieira et al., 2018).

We used 13 variables containing information about physical, chemical, and general soil characteristics from Soilgrids, at a spatial resolution of 250 meters (for detailed methods see Hengl et al., 2017). Soilgrids provides these variables at seven different soil depths (Hengl et al., 2017), so as a pre-selection we performed Pearson's correlation for all depths for each of the variables. All variables showed high correlation values at all depths ($p > 0.9$), so we used the depth (0 cm) in our analysis. We considered the percentages of silt, clay, and sand to calculate a fourth “soil texture” variable, using the “soil texture classification” tool in the Saga program. We also used the flood frequency variable at a spatial resolution of 250 meters, created by flood mapping from the 10-year time series of MODIS-Terra images (Padovani, 2010). Overall, the environmental variables were separated into three sets: climate (17 bioclimatic variables); local (soil variables and flood frequency) and climate + local set. To remove correlated variables, we calculated Pearson's correlation values for each environmental data set, with threshold $R \geq 0.7$.

Considering the consumer/resource interaction presented by the three study species, we also explored the utility of biotic variables. Using biotic variables can improve the predictive power of models (Atauchi et al., 2018; De Araújo et al., 2014; Heikkinen et al., 2007). For this data set, we

used the logistic output of the models for *S. apetala* and *A. phalerata* as additional predictors for the *A. hyacinthinus* model (Table 1).

Table 1 - Brief descriptions, acronyms and for the type of the variables used in potential distribution models of *Sterculia apetala*, *Attalea phalerata*, *Anodorhynchus hyacinthinus*, in the Pantanal biome.

Groups	Variables
Climate	Daytime average temperature range (BIO2); Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Annual precipitation (BIO12); Precipitation of the driest month (BIO14).
Local	Ground depth to R horizon (bedrock immediately underlying layers of soil) (BDRICM); Predicted probability of occurrence of the R horizon (BDRLOG); Absolute Depth to Rock (BDTICM); Bulk Density (BLDFIE); Coarse Fragment Volume (CRFVOL); Soil organic carbon content (ORCDRC); Soil pH in H ₂ O (PHIHOX); soil pH in KCl (value is when a diluted solution of potassium chloride (KCl) is used in the analysis) (PHIKCL); Soil Texture; Flood frequency.
Biotic	habitat suitability based on the best model for <i>Sterculia apetala</i> ; habitat suitability based on the best model for <i>Attalea phalerata</i> .
Climate + Local	Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Precipitation of the driest month (BIO14); Ground depth to horizon R (BDRICM); Predicted probability of occurrence of the R horizon (BDRLOG); Absolute Depth to Rock (BDTICM); Bulk Density (BLDFIE); Coarse Fragment Volume (CRFVOL); Soil organic carbon content (ORCDRC); Soil pH in H ₂ O (PHIHOX); soil pH in KCl (PHIKCL); Soil Texture; Flood frequency.
Climate + Biotic	Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Precipitation of the driest month (BIO14); Logistic output of best model of <i>Sterculia apetala</i> ; Logistic output of the best model for <i>Attalea phalerata</i> .

Model development

To evaluate effects of the sampling bias filter methods and variable types, we first modeled the two plant species (*S. apetala* and *A. phalerata*) separately. For these species, we generated models with all possible combinations of the two sampling bias filters and the three sets of response variables (climate, local, and climate + local), for a total of 12 models, six per species. We selected the best model for each species, which were used as the set of biotic variables. Based on this set of biotic variables, we developed the distribution model for the bird species. For *A. hyacinthinus*, we tested the two sampling bias filters and three sets of variables: climate, biotic and climate + biotic (Table 1 and Figure 2). For all three species we used as calibration area the limits of Pantanal, as

described by Padovani (2010). We chose this calibration area since the target of this study was to identify the potential distribution in fine scale of these three species, that is, only in the Pantanal and not their niche, which would need to include their entire distribution. Although this approach has not been frequently used, recent studies show accurate and coherent results with models considering the entire occurrence area of the species (El-Gabbas and Dormann, 2018; Arieira et al., 2018).

We used a maximum entropy method (MaxEnt 3.4) for modeling (Phillips et al., 2006). In this approach, inadequate values of regularization multipliers and excessively complex models can affect model performance (Radosavljevic and Anderson, 2014; Warren et al., 2014; Warren and Seifert, 2011). To minimize this problem, we tested all possible combinations of the five types of responses (linear, quadratic, hinge, product and threshold) and the 17 regularization multiplier values (0 to 1 at intervals of 0.1; 2 to 6 at intervals of 1, and 8, and 10), resulting in 493 candidate models. To select the best models from the candidate models, we used as criteria significance model, omission rate, and complexity, the latter calculated as the Akaike information criterion (AICc) (Warren et al., 2014; Warren and Seifert, 2011). Omission rates indicate how much of the likely area of occurrence is being left out by the model (Peterson et al., 2008). The best models were considered the ones with the lowest omission rates and the lowest AICc values (Figure 2).

To evaluate the predictions of the best models, we used the partial Receiver Operating Characteristic (partial ROC) method (Peterson et al., 2008). Partial ROC only assesses the portion of a space defined by false-positive and false-negative rates, that is within error thresholds defined as acceptable by the user (E) (Peterson et al. 2008); we assumed $E = 5\%$ with 1000 replicate analyses. This analysis presents ratio values for area under the curve (AUC ratio); if $\geq 95\%$ replicate values are above 1, the model is considered significant (Peterson et al. 2008). We used the Kuenm package (Cobos et al., 2019) in R to perform all the analyzes described in this topic. We partitioned the records with 30% for evaluation and 70% for model calibration. To create the final model, we configured Maxent for the bootstrap method with 15 replicates.

We also performed a qualitative evaluation of the models in order to assess the biological consistency of the models. This phase consisted of a visual evaluation, seeking incongruities between areas predicted as appropriate and known information about the biology and distribution of the species across the Pantanal. Using information, such as vegetation type and water presence, we sought to evaluate models as adequate, considering the discriminatory capacity of the models for regional and local environmental variations, and the concentration of areas with high suitability in small regions, which may indicate overfitting of the model (Radosavljevic and Anderson, 2014).

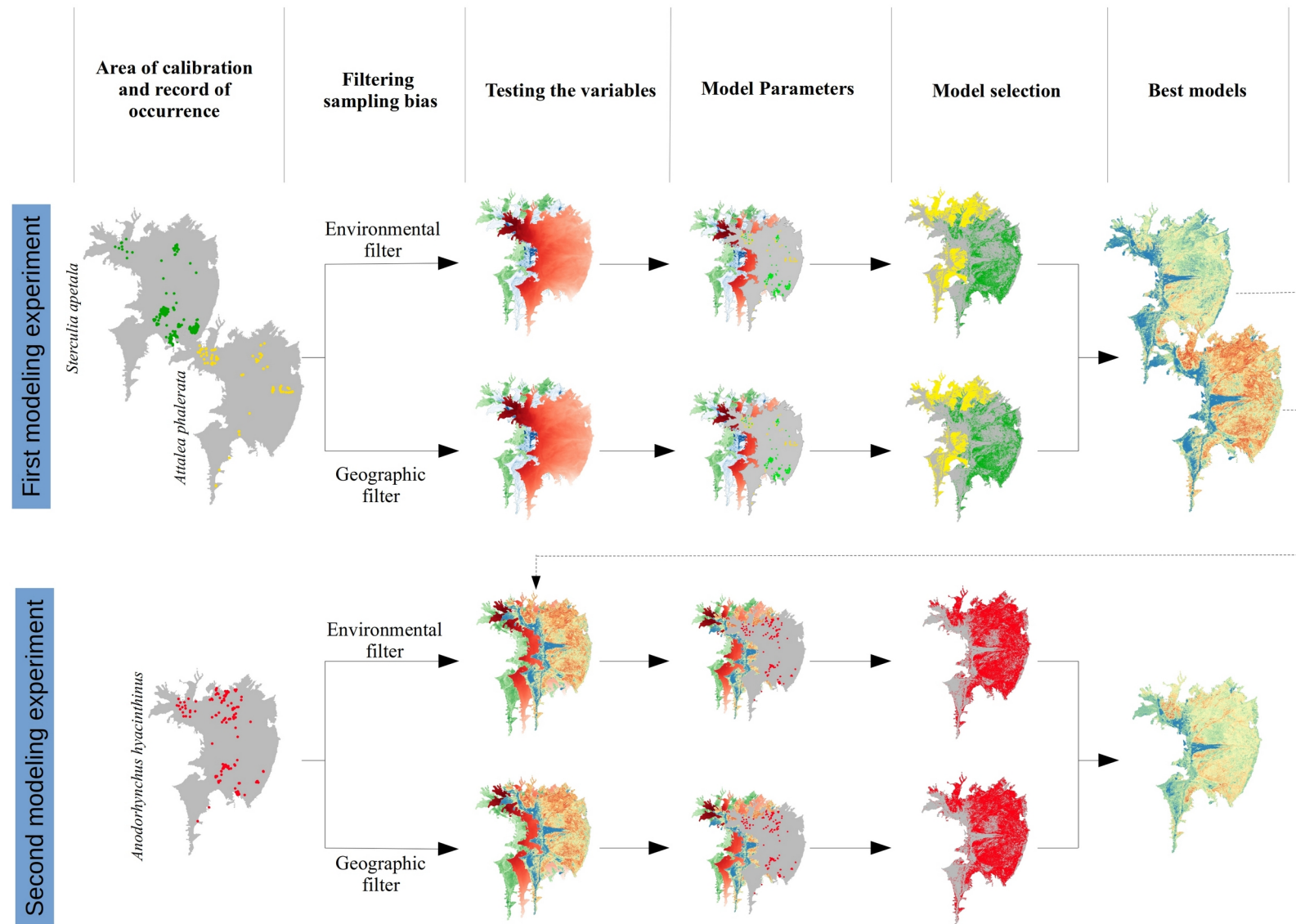


Figura
2: Summary of methods used in this study. The first modeling experiment describes the procedure used for modeling *Sterculia apetala* and *Attalea phalerata*, the two plant species, combining two sampling bias removal filters, and three groups with different predictor variable

Results

Sterculia apetala and *Attalea phalerata*

All combinations tested showed good partial AUC ratio values (all replicate values were >1 , so they were considered significant (Peterson et al. 2008)). The geographic filter combined with climate variables for *A. phalerata* was the only one not resulting in a model within the parameters of omission rate and the complexity defined in our study. In general, the models with geographic filter presented the highest values of the partial AUC ratio (1.66 ± 0.08 ; Table 2); the sole exception was the combination geographic filter x climate for *S. apetala*, with a partial AUC ratio of 1.767 (Table 2). Considering the sets of predictor variables, the local set presented the highest values of partial AUC ratio (1.613 ± 0.06 ; Table 2). The mean values of AICc and omission rate differed slightly among the three sets of variables. However, if we only consider the models for *A. phalerata*, the local set presented higher omission rate values than the other sets (Table 2) (for more details see Supplementary Material, tables A1 to A3).

The climate variables presented the highest contribution values. Precipitation of the driest month presented the largest contribution for all *S. apetala* models ($45.1 \pm 9\%$), as well as for the environmental filter x climate model for *A. phalerata*, with 38.2% contribution. Maximum temperature of the hottest month was the variable that most contributed to the climate + local models for *A. phalerata* ($24.4 \pm 9.8\%$) in the two filters tested. These models also presented the lowest percentages of areas predicted as adequate, with $19 \pm 3.5\%$ (average $\pm$ standard deviation) of the total study area (Table 2). In the visual analysis of models with climate variables, we observed that the areas identified as suitable were concentrated in a few regions of the study area, indicating overfitting.

For the models that used the local set, depth of soil to horizon R (BDRICM) had the largest contribution, with $78.4 \pm 15.6\%$, except for the model with the environmental filter for *A. phalerata*, in which flood frequency was the major contributor (58.0%). Still, the percentage of areas predicted as suitable for *A. phalerata* was similar, showing 58.0% of the study area for the geographic filter and 52.8% for the environmental filter (Table 2). For *S. apetala*, this difference was larger, with the geographic filter model indicating 73.8% of the total area as suitable, while the environmental filter model indicated only 45% of the total area as suitable (for more details see Supplementary Material, tables A4 to A6). Visually, suitability areas predicted by these models were more widely distributed within the study area.

Table 2 - Model selection information including partial AUC values, Akaike information criterion (AICc), omission rate, and percentage of area predicted for species distribution models for: *Sterculia apetala*, and *Attalea phalerata*, and *Anodorhynchus hyacinthinus*.

			partial AUC	AICc	Omission Rate	Area suitable (%)
<i>Sterculia apetala</i>	Geographic	Climate	1,767	1236,376	0.00	22.85
		Local	1,699	1277,439	0.00	73.80
	filter	Climate + Local	1,665	1257,843	0.00	22.39
	Environmental	Climate	1,470	6145,413	0.08	16.28
		Local	1,559	6467,382	0.08	45.04
	filter	Climate+ Local	1,378	6238,377	0.08	17.83
<i>Attalea phalerata</i>	Geographic	Climate	-	-	-	-
		Local	1,606	925,712	0.33	57.97
	filter	Climate+ Local	1,573	913,914	0.00	22.61
	Environmental	Climate	1,366	2030,384	0.00	15.54
		Local	1,586	2112,713	0.29	52.79
	filter	Climate + Local	1,336	2054,263	0.14	15.33
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	Geographic	Climate	1,494	1607,408	0.00	34.89
		Biotic	1,552	1587,133	0.20	57.14
	filterBiotic	Climate + Biotic	1,383	1565,489	0.00	24.00
	Environmental	Climate	1,476	3076,551	0.00	40.03
		Biotic	1,638	3132,183	0.00	44.70
	filter	Climate + Biotic	1,536	3043,837	0.00	37.03

In the visual analysis, for the two plant species the models with the set of local variables showed a larger distinction between adequate and inadequate environments. On a fine scale, for example, lakes and large wetlands were classified as not suitable by the local set models and as suitable by the climate set models. The same pattern was observed when comparing models created using geographic and environmental filters. The models created using geographic filters classified wetland areas as suitable for species, while models with environmental filters rated these areas as inappropriate (Figure 3). Model with geographic and environmental filters also differed in their responses curves (Supplementary Material, figure A1). Based on to statistical and visual results, we

used these models using environmental filters and local variables to compose the set of biotic variables (Figure 4).

Anodorhynchus hyacinthinus

The models developed for the potential distribution of *A. hyacinthinus* based on environmental filters showed the highest mean AUC ratio (1.55 ± 0.08) and the lowest omission rates. On the other hand, models based on geographic filters presented the least complex models (AICc 1586.68 ± 20.96 ; Table 2). Models based on biotic variables presented the best mean partial AUC ratio value (1.60 ± 0.06), but showed the highest mean omission rate (0.1 ± 0.1 ; Table 2). Complexity values (AICc) differed little between the sets of variables, with biotic set (2359.66 ± 1092.52) and biotic + climate set (2304.66 ± 1045.35) (Table 2).

The biotic variable *S. apetala* had the highest contribution values in all models in which it was included, except for the environmental filter and climate + biotic model, where annual

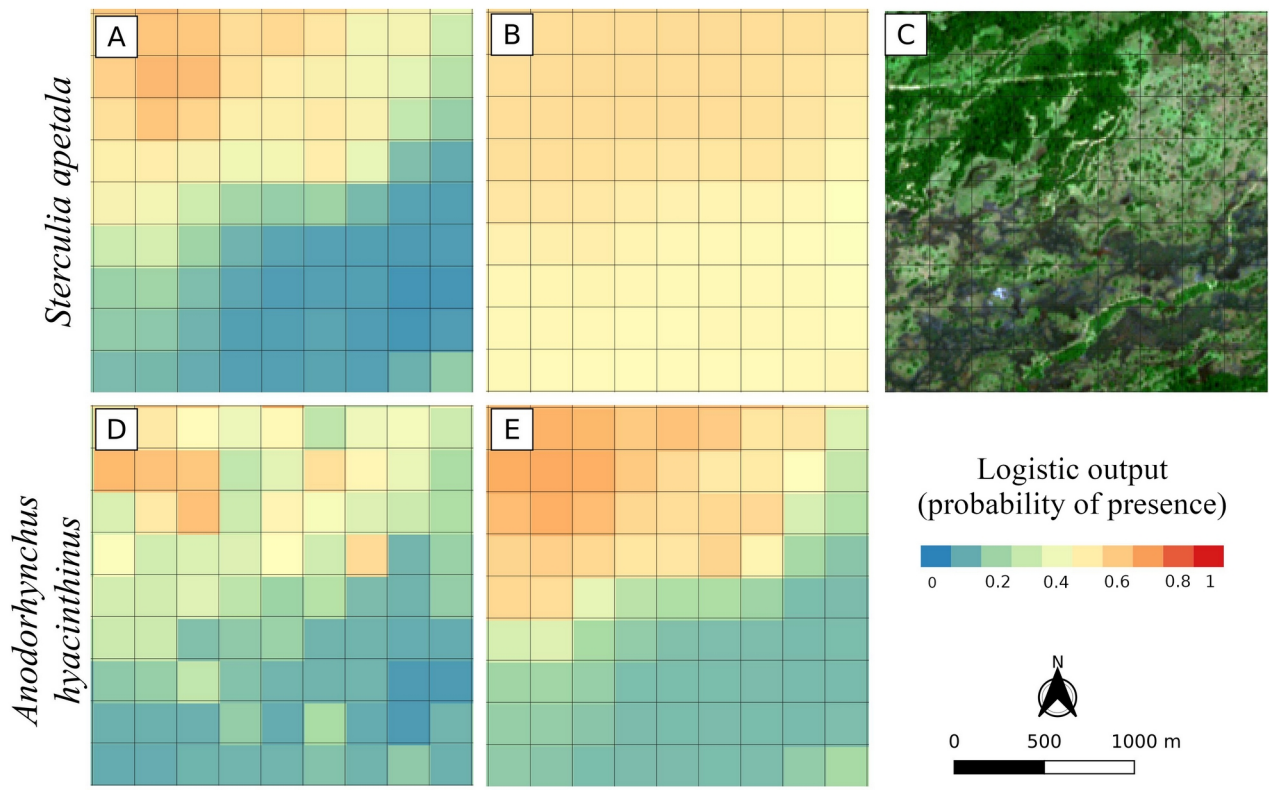


Figura 3: Species distribution model outputs in a sample region using different combinations of sampling bias reduction filter methods and different response variable types. (A) model with sample bias filter based on environmental distance and local variables for *Sterculia apetala*; (B) model with sampling bias filter based on geographic distance and local variables for *S. apetala*; (D) model with sample bias filter based on environmental distance and local variables for *Anodorhynchus hyacinthinus*; (E) model with sampling bias filter based on geographic distance and local variables, for *A. hyacinthinus*; (C) the corresponding region to the models with the false color satellite image Sentinel 2 in natural composition (USGS, 2020).

precipitation had the highest value (42.7%). For models with the climate set and the geographic filter, diurnal temperature range had the largest contribution (31.3%). For the environmental filter, annual precipitation contributed the most (33.9%) (for more details see Supplementary Material, tables A4 to A6). As with plant species, all models that had climate-type predictor variables showed an unrealistic distribution of predicted suitable areas. Presenting two behaviors, they showed of the predicted suitable areas concentrated in a few regions of the study area or identifying the entire study area as suitable for *A. hyacinthinus*. These models predicted the smallest predicted areas, on average 37.5% for climate and 30.5% for climate + biotic (Table 2). For the biotic group, predicted area values were higher, with 57.1% using the geographic filter and 44.7% using the environmental

filter (Table 2). In the visual analysis, these models predicted similar results to what is known for the species' distribution.

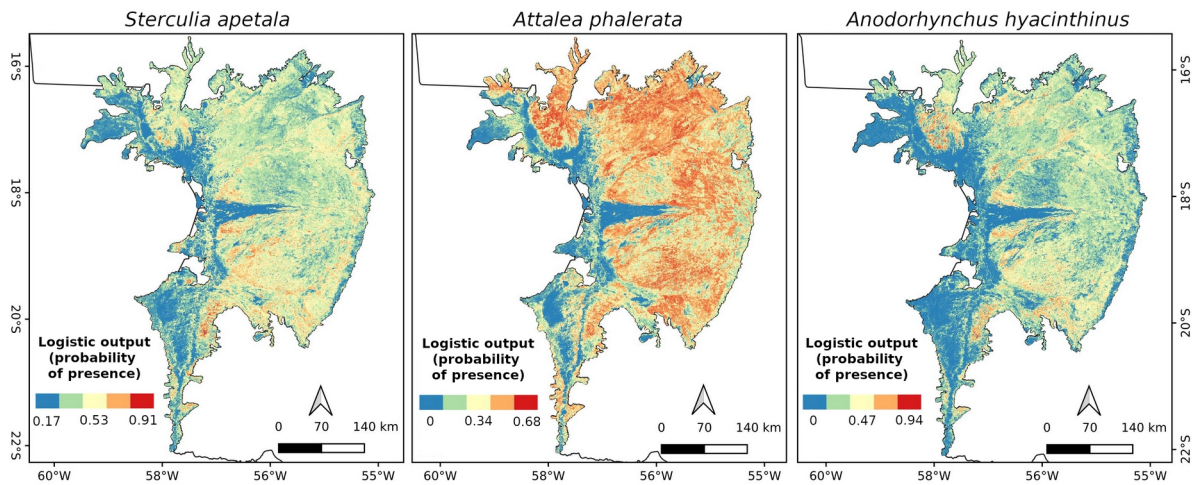


Figure 4: Best species distribution models for the three study species For *Sterculia apetala*, the best combination was environmental filter x local; for *Attalea phalerata*, environmental filter x local; and for *Anodorhynchus hyacinthinus*, geographic filter x biotic.

The response curves of the biotic models differed according to the filter used. The environmental filter generated truncated response curves, showing marked oscillations in the probability of *A. hyacinthinus* occurring along the axis of the predictor variable. Curves constructed using the geographic filter were smoother. Despite this difference, the curves of both filters presented the same relationship between the axes: increased probability of occurrence of *A. hyacinthinus* according to the increased probability of occurrence of plant species. As with plant species, this difference in response curves resulted in differences in the ability of models to discriminate between suitable and unsuitable environments (Figure 3). Visual analysis showed that the models produced using the environmental filter had abrupt variations between neighboring pixels, while the geographic filter showed greater coherence in their values (Figure 3).

Discussion

When considering the statistical tests and the visual evaluation, the tested filters performed differently for each species. This variation in performance may be linked to the quality of the occurrence points of species, such as the number of points and intensity of sampling bias (Fourcade 2014; Boria et al., 2014; Castellanos et al., 2019). For *S. apetala*, the environmental filter stood out, results similar to other studies (e.g., Varela et al., 2014; Castellanos et al., 2019). This species had the highest number of records available, but many were clustered in small areas, near research

stations and monitoring centers, indicating high intensity of bias (Boria et al. 2014; Fourcade et al. 2014; Anderson and Gonzalez, 2011). In addition, removing these points based only on geographic distance can eliminate a lot occurrences, owing to geographic proximity, which represent distinct environments (Varela et al., 2014). Environmental characteristics can vary over in short distances in regions with high levels of heterogeneity, such as the Pantanal, where in few meters the environment can totally change from a forested, non-flooded area to a seasonality-flooded meadow (Varela et al., 2014; Pott and Pott, 2009). These factors are related to the geographic filter presenting more permissive models, including habitats not suitable for the species. For the environmental filter, this problem does not occur, as this method uses the environmental distance for selecting the records and disregards the geographic distance (Varela et al., 2014).

For *A. phalerata* both geographic and environmental filters presented similar results. Although compared to *S. apetala*, this species had fewer available points, these were more broadly distributed in the study area, indicating low intensity of bias (Boria et al. 2014; Fourcade et al. 2014; Anderson and Gonzalez, 2011). The more even distribution of records lead a similar number of excluded points, thus allowing a better environmental sampling for both methods (Varela et al., 2014). For *A. hyacinthinus*, the geographic filter presented the best results. For this species, the environmental filter obtained unrealistic (truncated) response curves. In this case, beside the quality of the points, other factors, such as characteristics of the species may be important, because the sampling bias methods may vary according to the modeled species (Regos et al., 2019; Fourcade et al. 2014; Varela et al., 2014; Castellanos et al., 2019). This bird moves for long distances for different activities, such as feeding (Seixas e Guedes, 2002; Antas et al., 2010). During these movements, it can be recorded in environments that are not necessarily appropriate for the bird or for the plants used as predictor variables. As the environmental filter does not tend to remove occurrence records that represent distinct environments, these unsuitable environments were kept in the analysis, causing unrealistic response curves.

These variations presented in the filter results were directly reflected in the quality of the final models. Models with adequate filters showed better response curves, better discrimination of suitable areas and results closer to the known distributions of the species. This observation emphasizes the importance of choosing a proper sampling bias reduction method to produce good quality models (Boria et al., 2014; Castellanos et al., 2019; Fourcade et al. 2014). Our results indicate that the selection of the sampling bias method, for models on a local scale, should consider intensity of bias and the species a modeled. However, we used only one configuration parameter for each bias reduction method (10 km for the geographic filter and 100 compartments for the

environmental filter). The parameter is um factor relevant in the performance to reduction bias methods, it is advisable to test different parameters (Boria et al., 2014; Castellanos et al., 2019; Varela et al., 2014).

The models in which we used climate variables presented problems similar to those found in other studies, such as the underrepresentation of suitable areas (Raes, 2012; Sánchez-Fernández et al., 2011; Thuiller et al., 2004; Titeux et al., 2017). These same effects were not occurred in models that used local or biotic variables, indicating that not there be subsampling (Raes, 2012; Sánchez-Fernández et al., 2011; Thuiller et al., 2004; Titeux et al., 2017). In addition, choosing a set of predictor variables according to the modeled species and the model is essential for biologically significant models (Fourcade et al., 2017; Austin & Van Niel, 2011; Petitpierre et al., 2017). The presence these effects may be related to compatibility between the scale of the predictor variables and the scale of model. Climatic variables influence species' occurrence at scales larger than that used in our study; therefore, by restricting our study area and model occurrence points to a small portion of the species' occurrence area, we consequently reduced our sampling (Raes, 2012). Such reduction means that not all the environmental conditions used by the species were sampled, thus undercharacterizing the niche (Raes, 2012; Sánchez-Fernández et al., 2011; Thuiller et al., 2004; Titeux et al., 2017). When we used only local variables, those at a scale compatible with our study area, it was possible to sample a greater environmental variation used by the species, as these variables influence the occurrence of the species on a scale compatible with the model, avoiding subsampling

Models created from local variables were best suited for plant species, as they presented the best partial AUC values and high concordance after visual analysis. Although, relatively few local variables were available for the species distribution models, they could improve models, when the focus is at local scale (Bradie and Leung, 2017; Regos et al., 2019). Among other improvements, they can increase accuracy values, lower omission error rates, and make predictions more conservative (Regos et al., 2019; Wang et al., 2018). Our results using these variables may be related to their importance in the distribution of species at the local scale (Fourcade et al., 2017; Austin & Van Niel, 2011; Petitpierre et al., 2017). In the Pantanal, *S. apetala* and *A. phalerata* are restricted to specific environments, characterized mainly by low frequency of flooding and well-drained soil for *S. apetala*, and clay and fertile soils for *A. phalerata* (Dvorak et al., 1998; Negrelle, 2015; Pott and Pott, 1994).

For *A. hyacinthinus* models, the Biotic set was the best model, with the highest partial AUC values and good visual analysis results, showing that including biological variables in our

study improved model accuracy of this bird. Other studies have already shown that in the case of bird species, the use of variables that represent biological interactions, such as predation, mutualism, or competition, can improve the predictive capacity of their distribution models (Heikkinen et al. 2007; De Araújo et al. 2014; Atauchi et al. 2018). Similar to local variables, we believe that the results of models built from biotic variables may be associated with the scale at which these variables interact with the distribution of the species and with the importance of the plant species for bird (Fourcade et al., 2017; Austin & Van Niel, 2011; Petitpierre et al., 2017). Among the study species, *A. hyacinthinus* had a high level of specialization depending on the two plant species, which is reflected in the best model.

Conclusions

Our results indicate that models at small scales relate differently to different sampling bias removal methods. Considering the different types of environmental variables, maintaining scale compatibility between the extent of the study area and the scale at which the variables shape the distribution of a species is essential to produce accurate and biologically significant models. More generally, to produce species distribution models for small scales that can best be applied in conservation decision making, it is important to consider problems generated by sampling bias and choice of predictor variable.

Acknowledgment

We thank Embrapa Pantanal for the support and funding in data collection (SEG project: 42.16.00.006.00.03.001). To the Arara-azul Institute, for granting the data. We also thank Antônio Júnior dos Santos for making available his data collected during his doctorate. We would also like to thank Walfrido Moraes Tomas, Neiva Guedes, A. Tonwsend Peterson, Carlos Roberto Padovani, and Judit Szabo for all contributions to the study. This study was carried out with support from the Federal University of Mato Grosso do Sul Foundation - UFMS / MEC - Brazil. We also thank CAPES for the scholarship granted.

References

- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson, R.P., 2015. spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*. 38, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Anderson, R.P., Raza, A., 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: Preliminary tests with montane

rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. J. Biogeogr. 37, 1378–1393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>

Antas, P. de T., Carrara, L., Yabe, R. de S., Ubaid, F., Júnior, S. de O., Vasques, E., Ferreira, L., 2010. A arara-azul na Reserva Particular de Patrimônio Natural SESC Pantanal. Rio de Janeiro.

Araújo, M.B., Luoto, M., 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. Glob. Ecol. Biogeogr. 16, 743–753. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x>

Araújo, M.B., Peterson, A.T., 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. Ecology 93, 1527–1539. <https://doi.org/10.1890/11-1930.1>

Arieira, J., Padovani, C.R., Schuchmann, K.L., Landeiro, V.L., Santos, S.A., 2018. Modeling climatic and hydrological suitability for an encroaching tree species in a Neotropical flooded savanna. For. Ecol. Manage. 429, 244–255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.019>

Atauchi, P.J., Peterson, A.T., Flanagan, J., 2018. Species distribution models for Peruvian plantcutter improve with consideration of biotic interactions. J. Avian Biol. 49, jav-01617. <https://doi.org/10.1111/jav.01617>

BirdLife International (2020) Species factsheet: *Anodorhynchus hyacinthinus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 03/06/2020.

Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P., 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecol. Modell. 275, 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>

Bradie, J., Leung, B., 2017. A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. J. Biogeogr. 44, 1344–1361. <https://doi.org/10.1111/jbi.12894>

Cardoso, M.R.D., Marcuzzo, F.F.N., 2010. Mapeamento de três decênios da precipitação pluviométrica total e sazonal do bioma Pantanal (No. 3). Cáceres, MT.

Castellanos, A.A., Huntley, J.W., Voelker, G., Lawing, A.M., 2019. Environmental filtering improves ecological niche models across multiple scales. Methods Ecol. Evol. 10, 481–492. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13142>

Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N., Osorio-Olvera, L., 2019. kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7, e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>

Conrad, O., Bechtel, B., Bock, M., Dietrich, H., Fischer, E., Gerlitz, L., Wehberg, J., Wichmann, V., Böhner, J., 2015. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geosci. Model Dev.* 8, 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>

Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>

Daly, C., 2006. Guidelines for assessing the suitability of spatial climate data sets. *Int. J. Climatol.* 26, 707–721. <https://doi.org/10.1002/joc.1322>

De Araújo, C.B., Marcondes-Machado, L.O., Costa, G.C., 2014. The importance of biotic interactions in species distribution models: A test of the Eltonian Noise Hypothesis using parrots. *J. Biogeogr.* 41, 513–523. <https://doi.org/10.1111/jbi.12234>

Dvorak, W.S., Urueña, H., Moreno, L.A., Goforth, J., 1998. Provenance and family variation in *Sterculia apetala* in Colombia. *For. Ecol. Manage.* 111, 127–135. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00316-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00316-8)

El-Gabbas, A., Dormann, C.F., 2018. Wrong, but useful: Regional species distribution models may not be improved by range-wide data under biased sampling. *Ecol. Evol.* 8, 2196–2206. <https://doi.org/10.1002/ece3.3834>

Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17, 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>

Fernandes, F., Fernandes, A., Soares, M., Pellegrin, L., Lima, I. de, 2007. Atualização do Mapa de Solos da Planície Pantaneira para o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (No. 61), Comunicado Técnico. Corumbá, MS. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Flint, L.E., Flint, A.L., 2012. Downscaling future climate scenarios to fine scales for hydrologic and ecological modeling and analysis. *Ecol. Process.* 1, 1–15. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-1-2>

Fourcade, Y., Besnard, A.G., Secondi, J., 2017. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>

Fourcade, Y., Engler, J. O., Rodder, D., & Secondi, J., 2014. Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: A performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS ONE*, 9, e97122

Gogol-Prokurat, M., 2011. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. *Ecol. Appl.* 21, 33–47. <https://doi.org/10.1890/09-1190.1>

Guedes NMR (1995) Competition and losses of Hyacinth macaws nests in the Pantanal, Brazil. In: Congresso de ornitologia neotropical V, *Resumos*, Asunción, Paraguay, 1995. p.70.

Guedes NMR (2002) The Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*) Project in the Pantanal South, Brazil. In: Congresso Mundial sobre Papagaios. *Conservando Los Loros y Sus Habitats*, V, Ed. Loro Parque, Tenerife, España, 18-21/09/2002, p.163-174.

Guedes NMR, Bianchi CA & Barros Y. (2008) *Anodorhynchus hyacinthinus*. In: Machado, ÂBM, Drummond GM, Paglia AP (eds) *Livro vermelho da fauna Brasileira ameaçada de extinção*, 1st edn. . Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 467–468 pp.

Guedes N, Carvalho A, Toledo MCB (2006) Uso do Sistema de Informação Geográfica (SIG) em trabalhos de conservação das araras-azuis e vermelhas no Pantanal sul-mato-grossense. *Ensaio e Ciência Uniderp- Ciências Biológicas*. Campo Grande. Ed: Uniderp, Vol.10(1): :167–179.

Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Hydrobiologie* 137, 1–23.

Harris, M.B., Tomas, W., Mourão, G., Da Silva, C.J., Guimarães, E., Sonoda, F., Fachim, E., 2005. Safeguarding the pantanal wetlands: Threats and conservation initiatives. *Conserv. Biol.* 19, 714–720. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00708.x>

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Körber, J.H., 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 754–763. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x>

Hengl, T., De Jesus, J.M., Heuvelink, G.B.M., Gonzalez, M.R., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M.N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M.A., Vargas, R., MacMillan, R.A., Batjes, N.H., Leenaars, J.G.B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., Kempen, B., 2017. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning, PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>

Hortal, J., Roura-Pascual, N., Sanders, N.J., Rahbek, C., 2010. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*. 33, 51–53. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06428.x>

ICMBIO - Instituto Chico Mendes de conservação da biodiversidade, 2018. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume III – Aves. Brasília, ed. 1. Disponível em https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/comunicacao/publicacoes/publicacoes-diversas/livro_vermelho_2018_vol3.pdf, acessado 27/06/2020.

Júnior, A.S., Tomas, W.M., Ishii, I.H., Guedes, N.M.R., Hay, J.D., 2007. Occurrence of Hyacinth Macaw nesting sites in *Sterculia apetala* in the Pantanal Wetland, Brazil. *Gaia Sci.* 1, 127–130. <https://doi.org/10.21707/gaia.v1i2.2268>

Júnior, A.S., Tomas, W.M., Ishii, I.H., Guedes, N.M.R., Hay, J.D., 2006. Avaliação da idade das árvores usadas como ninho da Arara-azul no Pantanal mato-grossense. *Natureza & Conservação*, vol. 4 - nº2, pp. 67-76.

Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept. *Int. Large River Symp.* 110–127.

Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A.K., Augeri, D.M., Cheyne, S.M., Hearn, A.J., Ross, J., Macdonald, D.W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A.J., Semiadi, G., Rustam, R., Bernard, H., Alfred, R., Samejima, H., Duckworth, J.W., Breitenmoser-Wuersten, C., Belant, J.L., Hofer, H., Wilting, A., 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Divers. Distrib.* 19, 1366–1379. <https://doi.org/10.1111/ddi.12096>

Moraes, E.C., Pereira, G., Cardozo, F. da S., 2013. Evaluation of Reduction of Pantanal Wetlands in 2012 81–93. *Geografia* 38, 91–93.

Negrelle, R.R.B., 2015. *Attalea phalerata* Mart. Ex Spreng.: Aspectos botânicos, ecológicos, etnobotânicos e agrônômicos. *Ciência Florest.* 25, 1061–1066. https://doi.org/10.1007/978-3-319-05509-1_14

Newbold, T., 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Prog. Phys. Geogr.* 34, 3–22. <https://doi.org/10.1177/0309133309355630>

Padovani, C., 2010. Dinâmica Espaço-Temporal das inundações do Pantanal. (doctoral thesis) Escola superior de Agricultura “Luiz de Queiroz.”, Piracicaba.

Peterson, A.T., Papeş, M., Soberón, J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>

Phillips, S.B., Aneja, V.P., Kang, D., Arya, S.P., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 6, 231–252. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Pinho, J. B., & Nogueira, F. M. (2003). Hyacinth macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*) reproduction in the northern Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Ornitología Neotropical*, 14(1), 29–38.

Pott, A., 1995. Relações da vegetação com ambientes do Pantanal: Livro de resumos do Encontro sobre sensoriamento remoto aplicado a estudos no Pantanal. Corumbá, MS.

Pott, A., Pott, V., 1994. Plantas do Pantanal. Embrapa-SPI, Brasília.

Pott, A., Pott, V.J., 2009. Vegetação do Pantanal: Fitogeografia e dinâmica (No. 2), Simpósio de Geotecnologias no Pantanal. Corumbá, MS.

Presti, F.T., Guedes, N.M.R., Antas, P.T.Z., Miyaki, C.Y., 2015. Population genetic structure in hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*) and identification of the probable origin of confiscated individuals. *J. Hered.* 106, 491–502. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv038>

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. <www.r-project.org>

Radosavljevic, A., Anderson, R.P., 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41, 629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>

Raes, N., 2012. Partial versus full species distribution models. *Nat. e Conserv.* 10, 127–138. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.020>

Regos, A., Gagne, L., Alcaraz-Segura, D., Honrado, J.P., Domínguez, J., 2019. Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. *Sci. Rep.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40766-5>

Sánchez-Fernández, D., Lobo, J.M., Hernández-Manrique, O.L., 2011. Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: A case study using Iberian diving beetles. *Divers. Distrib.* 17, 163–171. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00716.x>

Scherer-neto, P., Maria, N., Guedes, R., Cecília, M., Toledo, B., 2019. Long-term monitoring of a hyacinth macaw *Anodorhynchus hyacinthinus* (Psittacidae) roost in the Pantanal, Brazil. *Endang Species Res* 39, 25–34. <https://doi.org/https://doi.org/10.3354/esr00954>.

Soberon, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Inf.* 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Sousa-Baena, M.S., Garcia, L.C., Peterson, A.T., 2014. Completeness of digital accessible knowledge of the plants of Brazil and priorities for survey and inventory. *Divers. Distrib.* 20, 369–381. <https://doi.org/10.1111/ddi.12136>

Thuiller, W., Brotons, L., Arau, M.B., Lavorel, S., 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography.* 27, 165–172. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03673.x>

Titeux, N., Maes, D., Van Daele, T., Onkelinx, T., Heikkinen, R.K., Romo, H., García-Barros, E., Munguira, M.L., Thuiller, W., van Swaay, C.A.M., Schweiger, O., Settele, J., Harpke, A., Wiemers, M., Brotons, L., Luoto, M., 2017. The need for large-scale distribution data to estimate regional changes in species richness under future climate change. *Divers. Distrib.* 23, 1393–1407. <https://doi.org/10.1111/ddi.12634>

Tomas, W.M., et al., 2019. Sustainability agenda for the Pantanal wetland: perspectives on a collaborative interface for science, policy, and decision-making. *Trop. Conserv. Sci.* 12, 194008291987263. <https://doi.org/10.1177/1940082919872634>

Treglia, M.L., Fisher, R.N., Fitzgerald, L.A., 2015. Integrating multiple distribution models to guide conservation efforts of an endangered toad. *PLoS ONE* 10, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131628>

Tulloch, A. and J. K. Szabo 2012. A behavioural ecology approach to understand volunteer surveying for citizen science data sets. *Emu* 112: 313–325.

USGS - United States Geological Survey, 2020. [Sentinel-2 Digital Object Identifier](#). Disponible in <https://www.usgs.gov>, accessed 21/06/2020. DOI: /10.5066/F76W992G

Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F., 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*. 37, 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>

Wang, H.H., Wonkka, C.L., Treglia, M.L., Grant, W.E., Smeins, F.E., Rogers, W.E., 2018. Incorporating local-scale variables into distribution models enhances predictability for rare plant species with biological dependencies. *Biodivers. Conserv.* 28, 171–182. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1645-4>

Wang, H.H., Wonkka, C.L., Treglia, M.L., Grant, W.E., Smeins, F.E., Rogers, W.E., 2015. Species distribution modelling for conservation of an endangered endemic orchid. *AoB Plants* 7, 1–12. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv039>

Wang, H.H., Wonkka, C.L., Treglia, M.L., Grant, W.E., Smeins, F.E., Rogers, W.E., 2018. Incorporating local-scale variables into distribution models enhances predictability for rare plant species with biological dependencies. *Biodivers. Conserv.* 28, 171–182. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1645-4>

Warren, D.L., Seifert, S.N., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21, 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>

Warren, D.L., Wright, A.N., Seifert, S.N., Shaffer, H.B., 2014. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Divers. Distrib.* 20, 334–343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>

Warton, D.I., Renner, I.W., Ramp, D., 2013. Model-based control of observer bias for the analysis of presence-only data in ecology. *PLoS ONE* 8, e79168. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079168>

Supplementary material

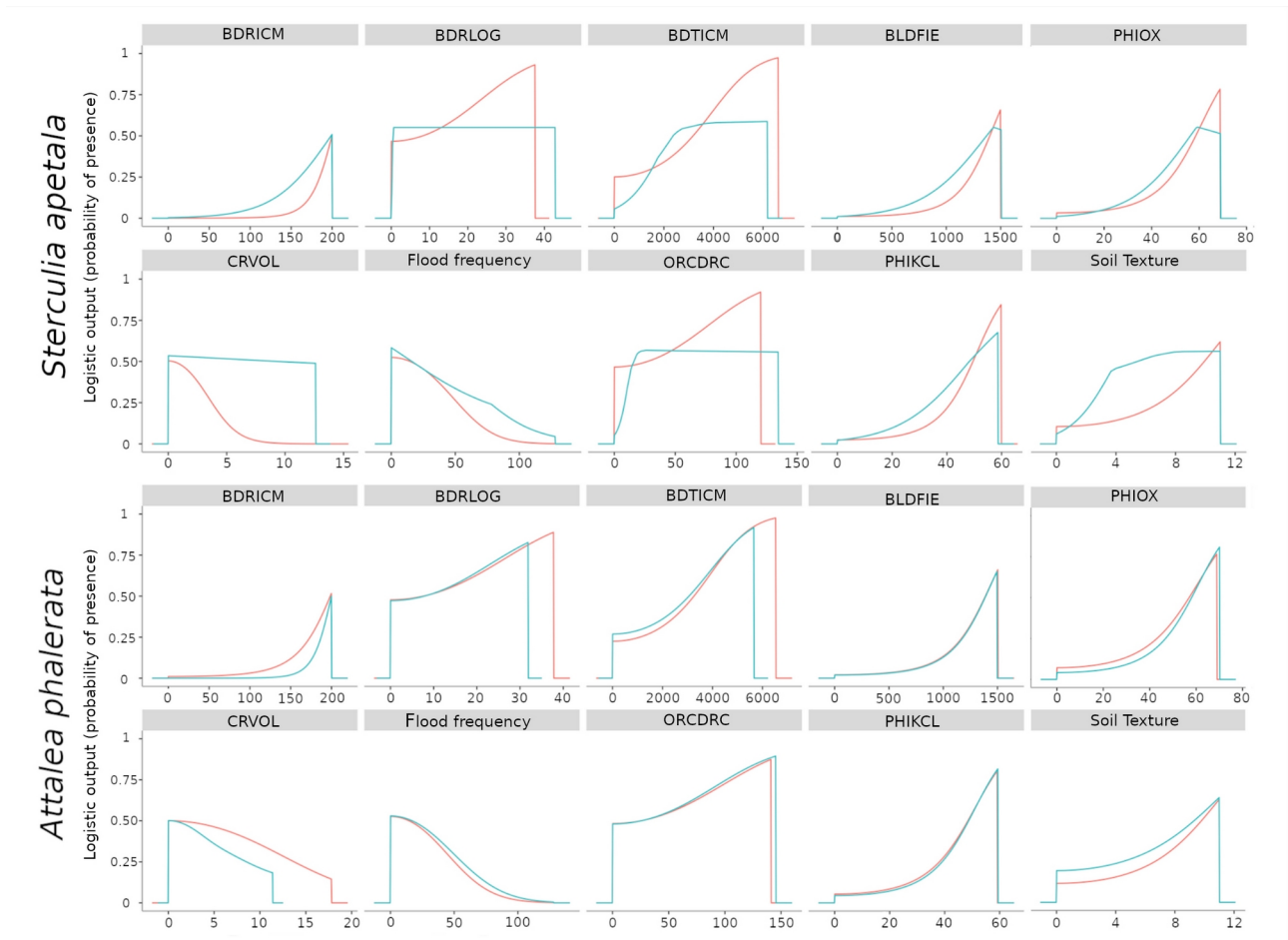


Figure A1: Response curves from the species distribution models for *Sterculia apetala* and *Attalea phalerata*, combining two types of filters with local scale variables. Blue line: filter based on geographical distance. Red line: filter based on environmental distance. BDRICM - Soil depth to horizon R; BDRLOG - Probability of expected occurrence of the R horizon; BDTICM - Absolute depth to the rock; BLDFIE - Apparent density of thin earth; CRFVOL - Volume of coarse fragments; ORCDRC - Organic soil carbon content; PHIOX - Soil pH in H₂O; PHIKCL - soil pH in KCl.

Table A1 - Configuration and accuracy parameters of the best models for *Sterculia apetala*, considering two sampling bias reduction filters and three groups of predictor variables. Features (L = linear; Q = quadratic; H = hinge; P = product; T = threshold); Akaike Information criterion (AICc).

		Features	Regularization multiplier	AUC ratio	AICc	Omission rate	Area suitable (%)
	Climate	lqp	0.1	1.767	1236.38	0	22.9
Geographic filter	Local	lph	6	1.699	1277.44	0	73.8
	Climate + Local	l	5	1.665	1257.84	0	22.4
	Climate	lq	0.2	1.470	6145.41	0.08	16.3
Environmental filter	Local	qp	0.5	1.56	6467.38	0.08	45.0
	Climate + Local	qp	0.2	1.378	6238.38	0.08	17.8

Table A2 - Configuration and accuracy parameters of the best models for *Attalea phalerata*, considering two sampling bias reduction filters and three groups of predictor variables. Features (L = linear; Q = quadratic; H = hinge; P = product; T = threshold); Akaike Information criterion (AICc).

		Features	Regularization multiplier	AUC ratio	AICc	Omission rate	Area suitable (%)
	Climate	-	-	-	-	-	-
Geographic filter	Local	q	1	1.606	925.71	0.33	58.0
	Climate + Local	qt	3	1.573	913.91	0	22.6
	Climate	lt	2	1.366	2030.38	0	15.5
Environmental filter	Local	qp	0.9	1.586	2112.71	0.29	52.8
	Climate + Local	lq	0.5	1.336	2054.26	0.14	15.3

		Features	Regularization multiplier	AUC ratio	AICc	Omission rate	Area suitable (%)
	Climate	q	2	1.494	1607.41	0	34.9
Geographic filter	Biotic	lqth	0.9	1.552	1587.13	0.2	57.1
	Climate + Biotic	qth	5	1.383	1565.49	0	24.0
	Climate	qp	0.7	1.476	3076.55	0	40.0
Environmental filter	Biotic	qpt	0.6	1.638	3132.18	0	44.7
	Climate + Biotic	pth	4	1.536	3043.84	0	37.0

Table A4 - Variable contribution values for the best potential distribution models of *Sterculia apetala*. Variables: Daytime average temperature range (BIO2); Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Annual precipitation (BIO12); Precipitation of the driest month (BIO14); Ground depth to R horizon (BDRICM); Predicted probability of occurrence of the R horizon (BDRLOG); Absolute Depth to Rock (BDTICM); Bulk Density (BLDFIE); Coarse Fragment Volume (CRFVOL); Soil organic carbon content (ORCDRC); Soil pH in H2O (PHIHOX); soil pH in Kcl (PHIKCL); Soil Texture; Flood frequency.

	Geographic filter			Environmental filter		
	Climate	Local	Climate + Local	Climate	Local	Climate + Local
BDRICM	-	94.6	8	-	63.5	5.1
BDRLOG	-	0.4	4.2	-	2.5	4.9
BDTICM	-	0	3.1	-	2.9	2.4
BLDFIE	-	0.9	0	-	2.8	3.6
CRFVOL	-	0.8	16.4	-	3.3	6.4
Flood frequency	-	0.9	3.3	-	5.4	2.7

	Geographic filter			Environmental filter		
	Climate	Local	Climate + Local	Climate	Local	Climate + Local
ORCDRC	-	0.4	4.2	-	2.9	2.7
PHIKCL	-	0.2	0.6	-	2	1.6
PHIOX	-	0.8	0.8	-	6.5	3.9
Soil texture	-	0.9	4.5	-	8.2	15.5
BIO11	7.4	-	2.8	3.8	-	3.9
BIO14	35.2	-	46.9	56.6	-	41.8
BIO5	15.4	-	9	9.2	-	5.5
BIO2	14.8	-	-	3.8	-	-
BIO12	27.2	-	-	26.7	-	-

Table A5 - Variable contribution values for the best potential distribution models of *Attalea phalerata*. Variables: Daytime average temperature range (BIO2); Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Annual precipitation (BIO12); Precipitation of the driest month (BIO14); Ground depth to horizon R (BDRICM); Predicted probability of occurrence of the R horizon (BDRLOG); Absolute Depth to Rock (BDTICM); Bulk Density (BLDFIE); Coarse Fragment Volume (CRFVOL); Soil organic carbon content (ORCDRC); Soil pH in H2O (PHIOX); soil pH in Kcl (PHIKCL); Soil Texture; Flood frequency.

	Geographic filter			Environmental filter		
	Climate	Local	Climate + Local	Climate	Local	Climate + Local
BDRICM	-	77	14.7	-	19.9	3.3
BDRLOG	-	5.3	15.5	-	5.1	13
BDTICM	-	2.9	6.5	-	2	1.5
BLDFIE	-	0.6	3.8	-	1.7	1.9
CRFVOL	-	0.3	3.2	-	2.2	12.6
Flood frequency	-	2.7	2.6	-	58	8.5
ORCDRC	-	3.5	6.4	-	3.3	6.2
PHIKCL	-	4.8	4	-	1.6	0.7
PHIOX	-	2	0.8	-	1	0.9
Soil texture	-	1	1.7	-	5.2	6.5
BIO11	-	-	5.2	5.3	-	12.1

	Geographic filter			Environmental filter		
	Climate	Local	Climate + Local	Climate	Local	Climate + Local
BIO14	-	-	4.3	38.2	-	15.3
BIO5	-	-	31.3	14.9	-	17.4
BIO2	-	-	-	22.9	-	-
BIO12	-	-	-	18.7	-	-

Table A6 - Variable contribution values for the best potential distribution models of *Anodorhynchus hyacinthinus*. Variables: Daytime average temperature range (BIO2); Maximum temperature of the hottest month (BIO5); Temperature of the coldest quarter (BIO11); Annual precipitation (BIO12); Precipitation of the driest month (BIO14); Ground depth to horizon R (BDRICM); Predicted probability of occurrence of the R horizon (BDRLOG); Absolute Depth to Rock (BDTICM); Bulk Density (BLDFIE); Coarse Fragment Volume (CRFVOL); Soil organic carbon content (ORCDRC); Soil pH in H2O (PHIHOX); soil pH in Kcl (PHIKCL); Soil Texture; Flood frequency.

	Geographic filter			Environmental filter		
	Climate	Biotic	Climate + Biotic	Climate	Biotic	Climate + Biotic
Logistic output of <i>Sterculia apetala</i>	-	66.8	44.5	-	62.5	22.3
Logistic output of <i>Attalea phalerata</i>	-	33.2	17.8	-	37.5	10.7
BIO2	31.3	-	1.8	14	-	2.1
BIO5	9.9	-	2.8	25.7	-	3.2
BIO11	27.8	-	14.5	17.4	-	7.9
BIO12	15.2	-	18.3	33.9	-	42.7
BIO14	15.8	-	0.3	9.1	-	11.1

A maior população de Arara-azul-grande, *Anodorhynchus hyacinthinus* (Latham, 1790), está protegida? Distribuição potencial da espécie e de seus principais recursos

Resumo

A Arara-azul-grande, *Anodorhynchus hyacinthinus*, classificada globalmente pela IUCN como vulnerável (VU) recentemente saiu da lista da fauna brasileira ameaçadas de extinção devido às ações de conservação no Pantanal e é uma espécie bandeira da conservação deste bioma, considerado uma das maiores e mais biodiversas áreas úmidas de interior do mundo. Esta espécie utiliza como recurso alimentar, principalmente o Acuri, *Attalea phalerata*, e, como recurso para nidificação, o Manduvi, *Sterculia apetala*, da qual a *A. hyacinthinus* utiliza ocos formados em seu tronco. Uma das principais ameaças para essas espécies no bioma é a conversão da vegetação nativa. Apesar das taxas de conversão da vegetação nativa de ter aumentado expressivamente no bioma não se sabe os efeitos sobre os habitats das espécies citadas, e como aplicar essas informações para criação de planos de manejo, definição de áreas para restauração ou para criação de Unidades de Conservação (UCs). Desse modo, em nosso estudo buscamos definir os padrões e os fatores que possam moldar a distribuição das espécies *S. apetala*, *A. phallerata*, *A. hyacinthinus* dentro do Pantanal. Além de analisar a variação temporal e espacial da perda de habitat, devido a conversão da vegetação nativa, e verificar o quanto as unidades de conservação e terras indígenas, contidas no bioma, contribuem para conservação desses habitats. Encontramos que atualmente a área de vegetação convertida foi em média 11,8% de toda a área predita como adequada para as espécies. Enquanto que, a área de ambientes conservados pelas UCs, possui uma média de 10,6% de toda a área predita como adequada. Essa relação se deve ao fato da ocorrência dessas espécies estarem associadas a ambientes de baixa frequência de inundação ou não inundáveis. No bioma Pantanal, esses ambientes estão mais suscetíveis à conversão da vegetação nativa à pastagens cultivadas e são pouco protegidos por terem um valor econômico maior em relação as áreas de alta frequência de inundação. Esses fatos associados a outros riscos como o manejo inadequado dessas regiões, como por exemplo, o uso de fogo em períodos inadequados, ameaçam a manutenção dessas espécies no bioma Pantanal. Nossos resultados apontam regiões de grande relevância para a ocorrência das três espécies e que são consideradas de maior urgência na conservação e restauração, bem como regiões que podem ser apontadas como prioritárias para implantação de corredores e criação de UCs.

Palavras-chave: Desmatamento; Distribuição potencial; Interação interespecífica; Modelo de adequabilidade de habitat; Wetlands.

Introdução

Localizado na parte central do continente sul-americano, o Pantanal com seus 150.000 km² de extensão, compartilhado por três países: Brasil, Bolívia e Paraguai, é uma das maiores áreas úmidas de interior do mundo (Harris et al., 2005; Padovani, 2010). Considerado Reserva da Biosfera, possui pouco mais de 1800 espécies de fanerógamas e mais de 1000 espécies de animais (Junk et al., 2011, 2006; Pott e Pott, 1999). A distribuição de todas essas espécies, dentro do Pantanal, é influenciada principalmente pelo pulso de inundação. Esse fenômeno é o processo anual de cheia (inundação) e seca de suas áreas (Junk et al., 1989), o qual possui uma variação temporal, com anos mais cheios que outros, podendo apresentar, no auge da cheia, até 40% de seu território alagado (Junk et al., 2011, 1989; Moraes et al., 2013). E variação espacial, apresentando áreas permanentemente inundadas, sazonalmente inundadas e áreas que nunca inundam em diferentes regiões do bioma (Hamilton et al., 1996; Junk et al., 2011; Padovani, 2010). Enfim, o Pantanal é um bioma altamente heterogêneo, podendo variar de fitofisionomias florestais a campestres em poucos metros (Pott, 1995; Pott e Pott, 2009).

O Manduvi, *Sterculia apetala* (Malvaceae) (Jacq.) H.Karst, e o Acuri *Attalea phalerata* (Arecaceae) Mart. ex Spreng., são espécies florestais que ocorrem no Pantanal (Pott e Pott, 1999). Neste bioma, essas espécies fornecem recursos, alimentares ou para abrigo, para mais de 20 espécies de diferentes grupos taxonômicos, como invertebrados, mamíferos e aves (Galetti e Guimarães, 2004; Keuroghlian et al., 2009; Quiroga-Castro e Roldán, 2001; Ragusa-Netto, 2004), demonstrando a importância dessas duas espécies vegetais para a manutenção da biodiversidade regional. Dentre essas espécies, está a Arara-azul-grande, *Anodorhynchus hyacinthinus* Latham, 1790, que é uma espécie bandeira para a conservação do Pantanal.

A Arara-azul-grande ocorre em três regiões disjuntas, na região norte e nordeste do Brasil, e a terceira no Pantanal, que é sua principal área de ocorrência com cerca de 70% de seus indivíduos (Guedes et al 2008; BirdLife International, 2020; Guedes, 2002; Presti et al., 2015). Entre os anos de 2000 a 2013 essa espécie foi classificada como Ameaçada, passando a Vulnerável no ano de 2014, devido a novas estimativas de redução populacional (BirdLife International, 2020). Entretanto, no livro da fauna brasileira ameaçada de extinção, esta espécie não está listada, a qual é referida por ter saído da

lista devido a uma mudança genuína em sua situação de conservação, por ter sido beneficiada por ações de conservação realizadas especialmente no Pantanal (ICMBIO, 2018). Contudo, algumas características da biologia da espécie, como a monogamia, baixa taxa de recrutamento e alto nível de especialização a torna propensa a extinção (Guedes, 2002, 1993) demonstrando que os cuidados com o habitat da sua região de distribuição devem ser redobrados para manter o seu status de ameaça. Sua dieta é especializada em castanhas, se alimentando, no Pantanal, principalmente da castanha proveniente dos pirênios da *A. phallerata* (Guedes 1993; Guedes e Harper 1995; Tela et al. 2020). em cerca de 94% das observações de alimentação o uso da *A. phallerata* por *A. hyacinthinus* (Guedes, 1995; Guedes et al., 2006; Antas et al., 2010; Tela et al 2020). O mesmo ocorre com *S. apetala*, cujo tronco é utilizado como espaço para nidificação, espécie escolhida por *A. hyacinthinus* em mais de 90% das vezes para a construção do ninho (Guedes, 1993). O uso das espécies vegetais (*A. phallerata* e *S. apetala*) por *A. hyacinthinus*, demonstra a importância dessas em sua subsistência e reprodução e devido esta dependência, caso as plantas não estejam preservadas existirá o comprometimento das populações da ave.

Uma das principais ameaças a essas espécies, plantas e ave, é a perda e fragmentação de seus habitats, ocasionada principalmente pela conversão da vegetação nativa (Guedes, 1993; Guedes e Harper, 1995; Johnson et al., 1997; Júnior et al., 2007). Para *S. apetala*, onde foi encontrado que essa conversão da vegetação associado a práticas pecuárias inadequadas, pode promover declínio populacional ou redução na densidade de plântulas (Johnson et al., 1997; Júnior et al., 2007). Essa falta de informação é preocupante, tendo em vista que até 2014 o Pantanal já havia perdido 14,9% de sua vegetação natural, principalmente para cultivo de pasto (Roque et al., 2016; Silva et al., 2011; SOS-Pantanal et al., 2017). E recentemente foi detectado um “arco” de conversão da vegetação nativa nas bordas do Pantanal a um ritmo acelerado, semelhante ao “arco do desmatamento” que ocorreu nas últimas décadas no entorno do bioma Amazônico (Guerra et al. 2020a). Essas crescentes taxas da conversão da vegetação nativa no bioma vem se tornando cada vez mais um risco para a biodiversidade do bioma, devido à perda de habitats (Roque et al., 2016; Silva et al., 2011; SOS-Pantanal et al., 2017).

Apesar de sua biodiversidade e dos crescentes riscos, so cerca de 11% do seu território é protegido por Unidades de Conservação (UCs), destes aproximadamente 7% correspondem a áreas de proteção integral e 4,5% a áreas de uso sustentável (Brasil, 2010, Tomas et al. 2019). Também estão presentes no bioma as terras destinadas a populações indígenas, no Pantanal, as Terras indígenas correspondem a aproximadamente 1% do território. Já se tem demonstrado a importância dessas áreas

para conservação ambiental, podendo essas regiões apresentar uma taxa de desmatamento até 20 vezes menor quando comparado com áreas adjacentes (Ferreira et al., 2005). Portanto, somando-se, chegamos a um valor de 12% de proteção número que pode ser considerado baixo, se comparado ao recomendado pelas metas de Aichi (CDB, 2010), definidas durante a convenção da diversidade biológica em 2010, com o objetivo de conservação da biodiversidade, de 17% de proteção de áreas terrestres e de águas continentais. Além disso, considerando a meta de restauração de 15% das áreas degradadas do globo (CDB, 2010), quando consideramos o Pantanal, ações de restauração são escassas apesar do aumento de sua degradação (Guerra et al. 2020a, Guerra et al. 2020b, Guerra et al. 2020c).

As pressões antrópicas que essas espécies vêm sofrendo, associada a falta de informações, destaca a importância de avaliar a atual situação quanto a perda de habitats dessas espécies e de se realizar estudos que possam gerar informações úteis para criação de UCs, área de restauração e planos de manejo. Desse modo, em nosso estudo buscamos uma melhor compreensão dos padrões de distribuição das espécies *S. apetala*, *A. phallerata*, *A. hyacinthinus* dentro do Pantanal e os efeitos da conversão da vegetação nativa e das UCs na perda de habitats dessas espécies, assim como, identificar áreas prioritárias para conservação e restauração dos habitats dessas espécies. Para isso, nós analisamos a variação temporal e espacial da perda de habitat devido a conversão da vegetação nativa, e verificamos o quanto as unidades de conservação e terras indígenas, contidas no bioma, contribuem para conservação desses habitats.

Métodos

Área de estudo

As variações espaciais e temporais dos fatores abióticos e bióticos dentro do bioma Pantanal, condicionam o bioma a diferentes paisagens. Toda essa heterogeneidade nos permite dividir este bioma em diferentes sub-regiões, que apresentam diferentes padrões em seus fatores abióticos e bióticos, como pulso de inundação e vegetação. Essa subdivisão do Pantanal auxilia na tomada de decisão para conservação e na compreensão do funcionamento do bioma como um todo. Dependendo dos critérios adotados por diferentes autores, a subdivisão pode gerar resultados distintos como exemplo segundo Alvarenga et al. (1984) com 12 sub-regiões, enquanto que Silva & Abdon (1998) classifica em 11 sub-regiões e Hamilton et al. (1996) em 10 sub-regiões. Em nosso estudo, nós utilizamos a delimitação e subdivisão definida por Padovani (2010). Padovani (2010) define 29 diferentes sub-regiões para o Pantanal nos três países (Paraguai, Brasil, Bolívia) baseado em seus padrões de inundação.

Consideramos esta subdivisão (Figura 1) como melhor opção para o nosso estudo, pois a inundação é um dos principais fatores que moldam a distribuição das espécies nesse bioma (Padovani, 2010; Pott, 1995). Seleção de variáveis

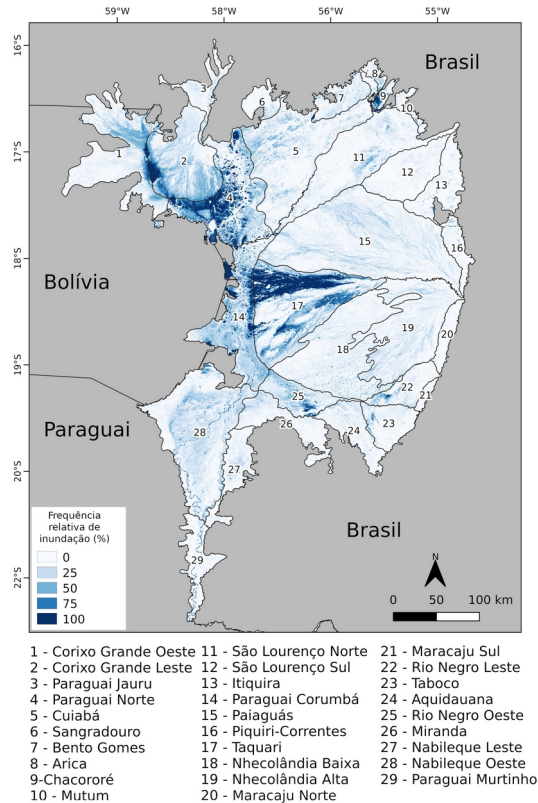


Figura 1 - Frequência relativa de inundação para o bioma Pantanal. Mostrando em porcentagem média de tempo da permanência da inundação em um período de 8 anos e limite e subdivisões do Pantanal de acordo com Padovani et al. 2010.

Seleção das variáveis

Para as espécies vegetais nós utilizamos variáveis edáficas, obtidas no banco de dados do Soilgrids (www.isric.org), com um total de 13 variáveis, com 250 metros de resolução espacial (Hengl et al., 2017). Dessas, nós utilizamos as variáveis porcentagem de silte, de argila e de areia, para construir uma camada de textura do solo, utilizando a ferramenta “Soil Texture Classification” do programa Saga-gis (Conrad et al., 2015). Além dessas nós utilizamos uma variável de frequência de inundação, obtida por sensoriamento remoto. Para essa camada nós analisamos mensalmente a inundação em toda a extensão do Pantanal por um período de dez anos, utilizando imagens do satélite

MODIS, com 250 metros de resolução espacial (para mais detalhes ver Padovani 2010). Ao final, nós obtivemos um total de 12 variáveis, que foram submetidas a uma análise de correlação de Pearson com o pacote *USDM* (Naimi et al., 2014) do R versão 3.5 (R Core Team, 2020). Para a análise, nós utilizamos todos os valores das variáveis e assumimos um limiar de corte de 0,7, sendo, estas variáveis correlacionadas, portanto. Como resultado foram removidas duas variáveis (estoque de carbono orgânico e capacidade do solo realizar trocas de cátions).

Selecionamos para *A. hyacinthinus* variáveis biológicas devido a sua forte interação com as duas espécies vegetais. O uso de variáveis bióticas, desde que sejam selecionadas corretamente, promovem melhorias significativas nos resultados dos modelos (Atauchi et al., 2018; Heikkinen et al., 2007). Devido a esses fatores, nos modelos de *A. hyacinthinus* nós utilizamos apenas variáveis bióticas, essas variáveis consistem na saída logística dos resultados dos melhores modelos das espécies vegetais, sendo assim, para os modelos de *A. hyacinthinus* nós utilizamos duas variáveis: saída logística do modelo de *S. apetala* e saída logística do modelo de *A. phallerata* (tabela 1). Não utilizamos variáveis climáticas em nenhum de nossos modelos, pois estas podem gerar problemas, como por exemplo, o superajuste, devido à incompatibilidade da extensão da área de estudo e a escala dessas variáveis como demonstrado no capítulo 1.

Tabela 1 Breve descrição, sigla e espécies para qual a variável fez parte do modelo de distribuição, no bioma Pantanal.

Descrição da Variável	Sigla	Espécies
Profundidade do solo até o horizonte R (rocha imediatamente subjacente ao solo)	BDRICM	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Probabilidade de ocorrência prevista do horizonte R	BDRLOG	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Profundidade absoluta até a rocha	BDTICM	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Densidade aparente de terra fina	BLDFIE	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Volume de fragmentos grossos	CRFVOL	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Teor de carbono orgânico do solo	ORCDRC	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
pH do Solo em H ₂ O	PHIHOX	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
pH do solo em KCl (quando a medida é realizada utilizando uma solução diluída de cloreto de potássio)	PHIKCL	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>

Descrição da Variável	Sigla	Espécies
Textura do solo	-	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Frequência de inundação	-	<i>Sterculia apetala</i> e <i>Attalea phalerata</i>
Ocorrência de <i>Sterculia apetala</i> (saída logística)	-	<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>
Ocorrência de <i>Attalea phalerata</i> (saída logística)	-	<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>

Dados de ocorrência e remoção do viés amostral

Nossos dados de ocorrência foram adquiridos pelo banco de dados da Embrapa Pantanal, coletados durante diferentes campanhas entre os anos de 2008 a 2016 e do Instituto Arara-azul, coletados em diferentes campanhas entre os anos de 1995 a 2018. Para as espécies vegetais nós também o completamos utilizando o banco de dados *speciesLink* (www.splink.org.br), esse banco de dados foi selecionado pois nele está contido apenas informações provenientes de coleções científicas, reduzindo assim erros taxonômicos (Sousa-Baena et al., 2014). Após a junção de todos os bancos de dados, nós removemos os pontos duplicados e registros com erros na posição geográficas, por exemplo, pontos localizados em corpos d'água. No final deste processo obtivemos um total de 87 pontos para *A. phalerata*, 185 para *A. hyacinthinus* e 384 para *S. apetala*, os quais ainda foram em seguida refinados pelos filtros de viés amostral.

Um passo importante na construção dos modelos é a redução do viés amostral dos dados de ocorrência, utilizando um método e parâmetros adequados, conforme mostrado no capítulo 1. A não remoção pode gerar problemas como modelos com maiores taxas de omissão, menor acurácia e uma redução em sua força preditiva (Boria et al., 2014; Elith et al., 2011; Kramer-Schadt et al., 2013). Para redução do viés amostral nós utilizamos o método baseado em distância ambiental (Varela et al., 2014). Esse método insere os pontos de ocorrência em um espaço bidimensional criado a partir dos valores das variáveis preditoras (Varela et al., 2014). Nesta abordagem, esse espaço é compartimentado, em valores definidos pelo usuário, e os pontos contidos no mesmo compartimento são removidos de modo aleatório, restando apenas um ponto por compartimento (Varela et al., 2014).

Para remoção do viés amostral, seguindo o método de distância ambiental, para as duas espécies vegetais, nós calculamos uma análise de componentes principais (PCA) para as variáveis preditoras (variáveis edáficas e frequência de inundação), com a função `prcomp` do R (R Core

Development Team, 2019), e utilizamos os seus dois primeiros eixos para construir o espaço bidimensional (Castellanos et al., 2019;. Para *A. hyacinthinus*, por possuir apenas duas variáveis preditoras vindo da distribuição das espécies vegetais, estas foram utilizadas para a construção do espaço bidimensional sem nenhuma análise prévia. Para a compartimentalização desses espaços nós utilizamos três valores diferentes, sendo 30, 50 e 100 compartimentos, com a função do pacote *pbdb* (Varela et al., 2014) no R. A análise de diferentes limiares de remoção é necessária pois esses têm efeito considerável sobre o desempenho dos modelos (Castellanos et al., 2019).

Modelo de distribuição potencial e definição das áreas de ocorrência

Para construção desses modelos, nós utilizamos a abordagem de Máxima Entropia com a programa MaxEnt v3.4 (Phillips et al., 2006). Essa abordagem cria regras para a ocorrência das espécies baseadas nas relações entre os pontos de ocorrência e o conjunto de variáveis preditoras (Phillips et al., 2006). Com base nessas regras, o algoritmo calcula a adequabilidade dos habitats para toda área de estudo, buscando uma máxima entropia (Phillips et al., 2006). Para essa abordagem, existem fatores que também afetam consideravelmente o desempenho dos modelos e que devem ser levados em conta em sua elaboração, como a complexidade e valores inadequados dos multiplicadores de regularização (Radosavljevic and Anderson, 2014; Warren et al., 2014; Warren and Seifert, 2011). Para evitar esse tipo de erro nós geramos os modelos combinando cinco tipos de resposta (Linear, Quadrática, Produto, Limiar e Dobradiça) com 17 valores diferentes de multiplicador de regularização (sequência de 0 a 1 em intervalos de 0.1; sequência de 2 a 6 em intervalos de 1; 8 e 10).

De todos esses modelos candidatos gerados a partir da combinação entre tipo de resposta e multiplicador de regularização, nós selecionamos o melhor baseado em três critérios: significância do modelo, taxa de omissão e complexidade. Nós definimos como melhor modelo os com as menores taxas de omissão e menor complexidade, calculados pelo método critério de informação Akaike (AICc) (Warren et al., 2014). Após a seleção do melhor modelo, nós o avaliamos utilizando o método da curva parcial de Característica de Operação do Receptor (partial ROC) (Peterson et al., 2008). Esse método cria a curva com base nas taxas de falso positivo e falso negativo (Peterson et al., 2008). Diferente da análise convencional, a parcial ROC utiliza apenas uma porção dessa curva, sendo que o limite de corte é definido pelo usuário (E), nesse estudo nós assumimos $E=5\%$ e 1000 replicações, deste modo o modelo só é considerado significativo caso mais de 95% das réplicas forem superiores a 1 (Peterson et al., 2008). Essa análise também possui em seus resultados o valor de razão da área sob a curva (razão

da AUC), que é uma medida de acurácia do modelo, para esse parâmetro quanto mais acima de 1 maior é a acurácia do modelo (Peterson et al., 2008). Todo esse processo foi realizado com o pacote *Kuenm*, (Cobos et al., 2019) no software R. Como uma análise complementar nós realizamos uma avaliação qualitativa dos modelos. Essa consistiu de uma avaliação visual onde buscamos indícios de super ajuste, como a concentração de área com altos valores de adequabilidade e incongruências entre os resultados dos modelos e o que se conhece sobre a biologia das espécies (Radosavljevic e Anderson, 2014).

Para definir as áreas de ocorrência das espécies, nós utilizamos os resultados obtidos nos melhores modelos de distribuição potencial. Para isso os resultados das saídas logísticas, desses modelos, foram transformados em um mapa binário de ambientes adequado e não adequado, para cada espécie. Para essa conversão nós utilizamos o limiar de “Maximum training sensitivity plus specificity logistic”, esse limiar prioriza a probabilidade do modelo prever as observações corretamente (sensibilidade), em relação a probabilidade do modelo prever uma ausência corretamente (especificidade) (Cantor et al., 1999; Vale et al., 2014). Deste modo, esse limiar encontra o ponto de corte com as áreas de maior adequação para as espécies (Jorge et al., 2013; Liu et al., 2011;). Para a priorização de áreas, nós realizamos uma sobreposição dos mapas binários de ambientes adequados e inadequados das três espécies. As áreas consideradas adequadas para a ocorrência das três espécies foram consideradas prioritárias.

Perda e conservação dos ambientes adequados

A perda de ambientes adequados foi calculada apenas para a região do Pantanal presente no território brasileiro, devido à falta de banco de dados, em escala compatível com nosso estudo, de uso e ocupação do solo para os países da Bolívia e Paraguai. Consideramos os dados de conversão da vegetação, para a região brasileira, utilizando um banco de dados de mapeamento de uso e cobertura do solo com informações da conversão da vegetação nativa entre 2002 e 2017 (SOS-Pantanal et al., 2017). Para cada ano foi calculado a área perdida de ambientes adequados para cada uma das espécies, sobrepondo o mapa binário de ambientes adequados e inadequados com as informações de conversão de vegetação nativa.

O cálculo de ambientes adequados protegidos pelas unidades de conservação foi realizado para a área dos três países dos quais o Pantanal faz parte. Para região brasileira o cálculo foi realizado relacionando os mapas binários das espécies com as unidades de conservação federais e estaduais, e

Terras Indígenas, cadastradas no Ministério do Meio Ambiente (MMA), Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), Fundação Nacional do Índio (Funai), no Instituto de Meio Ambiente de Mato Grosso do Sul (IMASUL) e Secretaria de Estado de Meio Ambiente de Mato Grosso (SEMA-MS). Para as demais regiões nós utilizamos todas as unidades de conservação listadas no site Protected Planet (www.protectedplanet.net). Para o cálculo da porcentagem protegida dentro do bioma, focamos somente na extensão dos seus limites dessas UCs e TIs dentro do Pantanal, ou seja, para este cálculo, excluimos a área correspondente da UC/TI que estivesse fora dos limites do bioma.

Resultados

Na análise de remoção de viés amostral de *S. apetala* e *A. hyacinthinus* os melhores modelos foram os com limiar de 30 compartimentos. Esses modelos apresentaram os maiores valores de razão da AUC, com 1,70 para *S. apetala* e 1,71 para *A. hyacinthinus*, menores taxas de omissão e consistência na análise visual. O melhor modelo de *A. phalerata* foi o com limiar de 100 compartimentos, com razão de AUC de 1,65. Apesar de registrar um valor de razão da AUC menor que o modelo de 30 compartimentos (razão de AUC 1,70), visualmente, conseguiu diferenciar ambientes adequados e inadequados, como por exemplo, classificando como inadequado para a espécie áreas sazonalmente inundáveis. Enquanto o modelo com 30 compartimentos classificou como adequado para espécie ambientes nos quais ela não ocorre, como as áreas com alta frequência de inundação, o modelo com 100 compartimentos, se mostrou mais eficaz classificando esses mesmos ambientes como inadequados.

As variáveis com os três maiores valores de contribuição para o modelo de *A. phalerata* foram, densidade aparente de terra fina com 38,3%, textura do solo com 22,2% e frequência de inundação com 15,0%. Para *S. apetala* as variáveis foram teor de carbono orgânico do solo com 58,9%, frequência de inundação com 25,3%, e pH do solo em H₂O com 13,8%. As duas variáveis utilizadas no modelo de *A. hyacinthinus* apresentaram uma diferença pequena em seus valores de contribuição, sendo 58,8% para a saída logística de *A. phalerata* e 41,2% para saída logística de *S. apetala*, com a curva resposta mostrando uma relação positiva, conforme o esperado, entre a as áreas de adequabilidade de habitat das espécies vegetais (saída logística) e as áreas de adequabilidade de habitat *A. hyacinthinus*.

Em relação a área predita como adequada, *S. apetala* foi a espécie com o menor valor, com apenas 27,3% da área total do Pantanal, enquanto as espécies *A. phalerata* e *A. hyacinthinus*

apresentaram 40,2% e 39,1%, respectivamente (Figura 2). Para as três espécies, as áreas com alta frequência de inundação foram classificadas como inadequadas, como por exemplo, a região do Taquari e do Paraguai (Figura 1 e Figura 2). A região do Nabileque e a região central do Paiaguás também apresentaram áreas de baixa adequabilidade para *A. phalerata* e *A. hyacinthinus* e inadequadas para *S. apetala* (Figura 1 e Figura 2). Enquanto as regiões da Nhecolândia, Miranda, Aquidauana, São Lourenço e Corixo Grande apresentaram grandes porções de áreas classificadas como adequadas para essas espécies (Figura 1 e Figura 2).

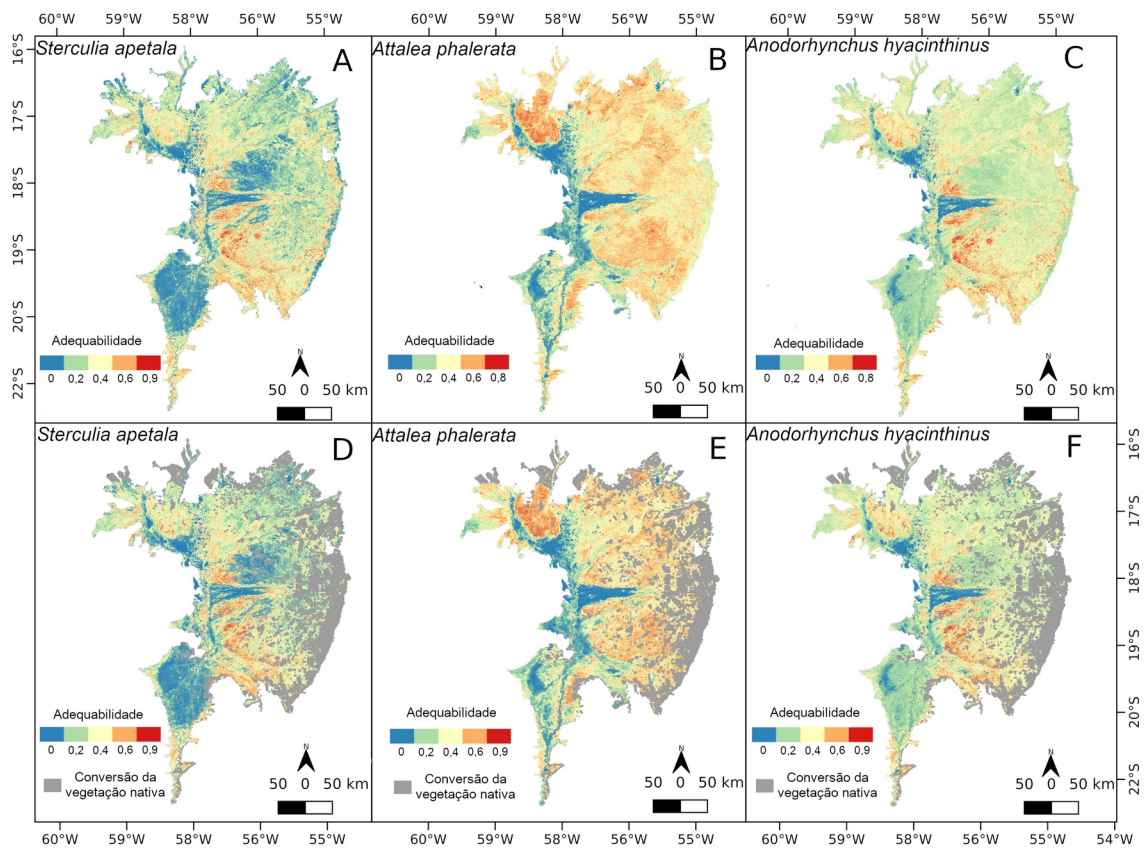


Figura 2 – Adequabilidade de habitats, e perda de habitat adequado para as espécies *A. phalerata*, *S. apetala*, *A. hyacinthinus* no bioma Pantanal. A – Áreas adequadas para *S. apetala*. B - Áreas adequadas para *A. phalerata*. C - Áreas adequadas para *A. hyacinthinus*. D - Áreas adequadas para *S. apetala* e em cinza as áreas de conversão da vegetação nativa no Pantanal. E - Áreas adequadas para *A. phalerata* e em cinza as áreas de conversão da vegetação nativa no Pantanal. F - Áreas adequadas para *A. hyacinthinus* e em cinza as áreas de conversão da vegetação nativa no Pantanal.

No total de área predita como adequada para as espécies, as áreas de conservação protegem apenas 8,6% do habitat adequado para a espécie *A. phalerata*, 11,8% para *S. apetala* e 11,3% para *A.*

hyacinthinus (Figura 3). Sendo que, a categoria de unidade de conservação que contém as maiores áreas protegidas são as áreas de preservação ambiental (APA), com 2,9% dos habitats adequados para *A. phalerata* e 4,3% para *A. hyacinthinus* e *S. apetala* (Figura 3), precedida pelas Reservas Particular de Patrimônio Natural, para as espécies *A. phalerata*, com 1,8% e *A. hyacinthinus* com 2,3%, e Parque Estadual e Parque Nacional para espécie *S. apetala* com 2%, cada categoria (Figura 3). A perda de área adequada em 15 anos registrou 12.983 km² para *A. phalerata*, 8349 km² para *S. apetala* e 11.470 km² para *A. hyacinthinus*, que correspondem respectivamente a 12,4%, 11,8% e 11,3% da área predita como adequada para as espécies (Figura 4). Sendo que para as três espécies foi registrado uma perda média bianual de 1% dos ambientes adequados. Destacam-se as sub-regiões adequadas e com maiores conversões: Paraguai Jauru, Sangradouro, Piquiri-Correntes, Necolândia Alta (a Baixa ainda está conservada), Maracajú Sul e Norte, Rio Negro Leste, Taboco, Aquidauana, Miranda (parte sul), Paraguai Murtinho (parte Sul bastante convertida). O período com a maior perda de ambientes adequados foi entre os anos de 2014 a 2016, com 1675 km² para *A. phalerata*, 856 km² para *S. apetala* e 1421 km² para *A. phalerata* (Figura 4).

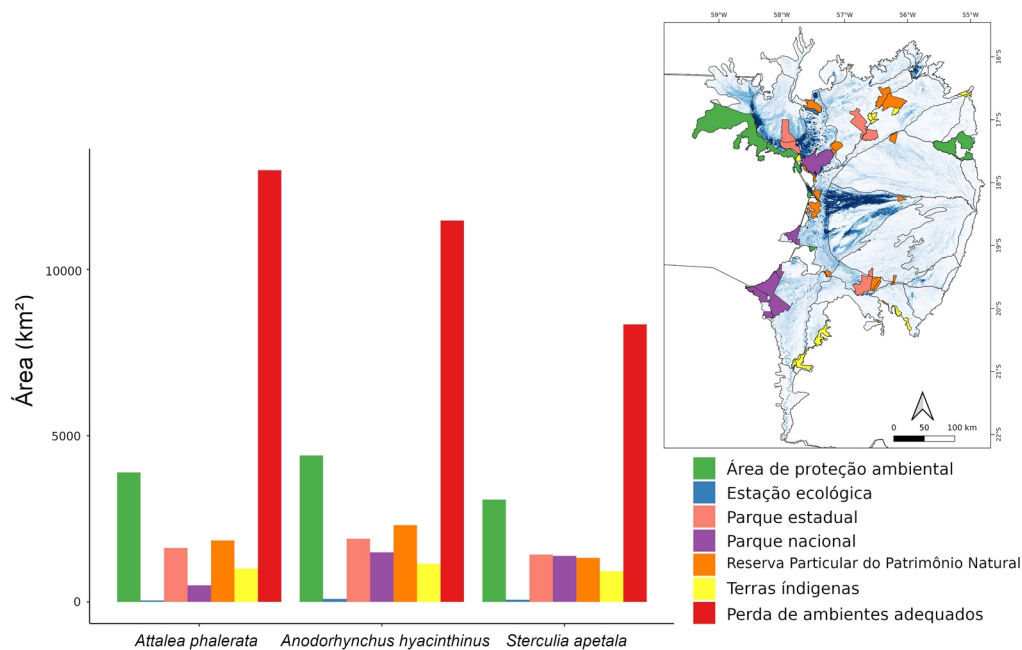


Figura 3: Áreas de ambientes adequados, em quilômetros quadrados, para as espécies *A. phalerata*, *S. apetala*, *A. hyacinthinus*, preservadas por categorias de unidades de conservação no Pantanal. O mapa mostra a localização no Pantanal e categoria das unidades de conservação nas cores correspondentes da legenda e do gráfico e em azul a frequência de inundação.

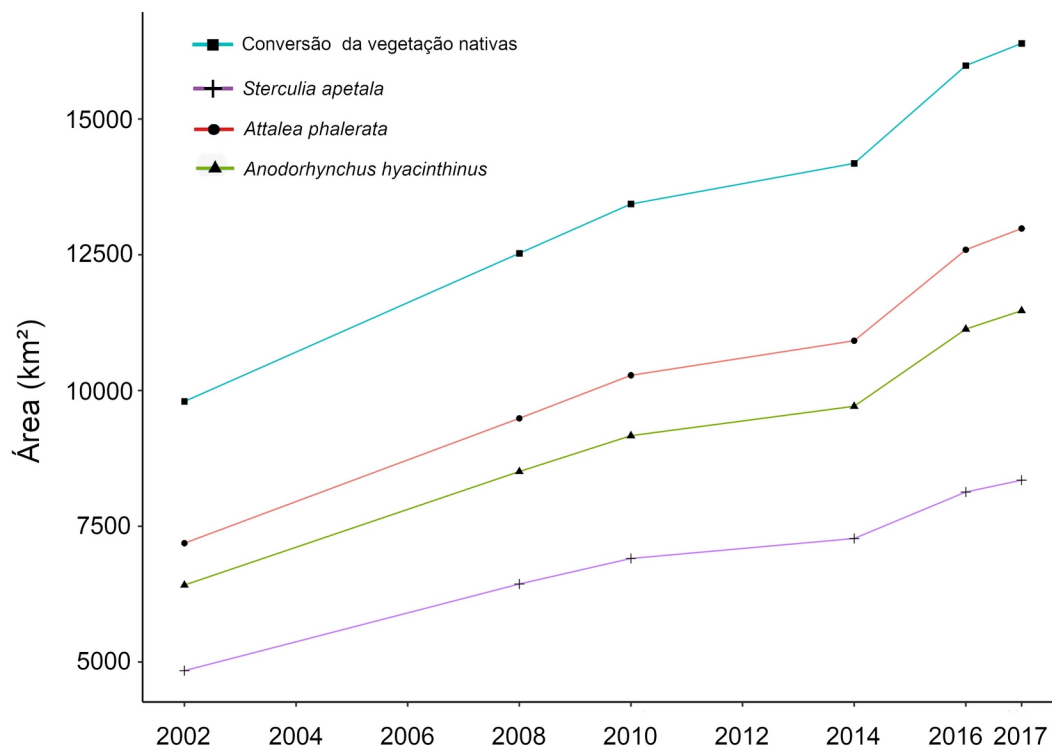


Figura 4: Perda de áreas adequadas com conversão de vegetação nativa em quilômetros quadrados por ano, para as espécies *A. phalerata*, *S. apetala*, *A. hyacinthinus*, no Pantanal.

A sobreposição dos mapas binários de ambientes adequados, mostrou um grande número de áreas adequadas para a ocorrência das três espécies, com 54.910 km², cerca de 30% do território pantaneiro (Figura 5). Essas áreas também estão associadas as áreas de baixa frequência de inundação, como a sub-região da Nhecolândia no sul do Pantanal e as sub-regiões São Lourenço, Corixo Grande e Cuiabá ao norte. Desses ambientes 8,8% estão dentro dos limites das unidades de conservação, sendo as categorias Área de preservação ambiental e parque estadual, as com as maiores áreas protegidas, com 3,9% e 1,8% respectivamente. Considerando os ambientes adequados para as três espécies, até 2017, foi perdido uma área total de 7206,1 km², cerca de 13% de toda a área (Figura 5).

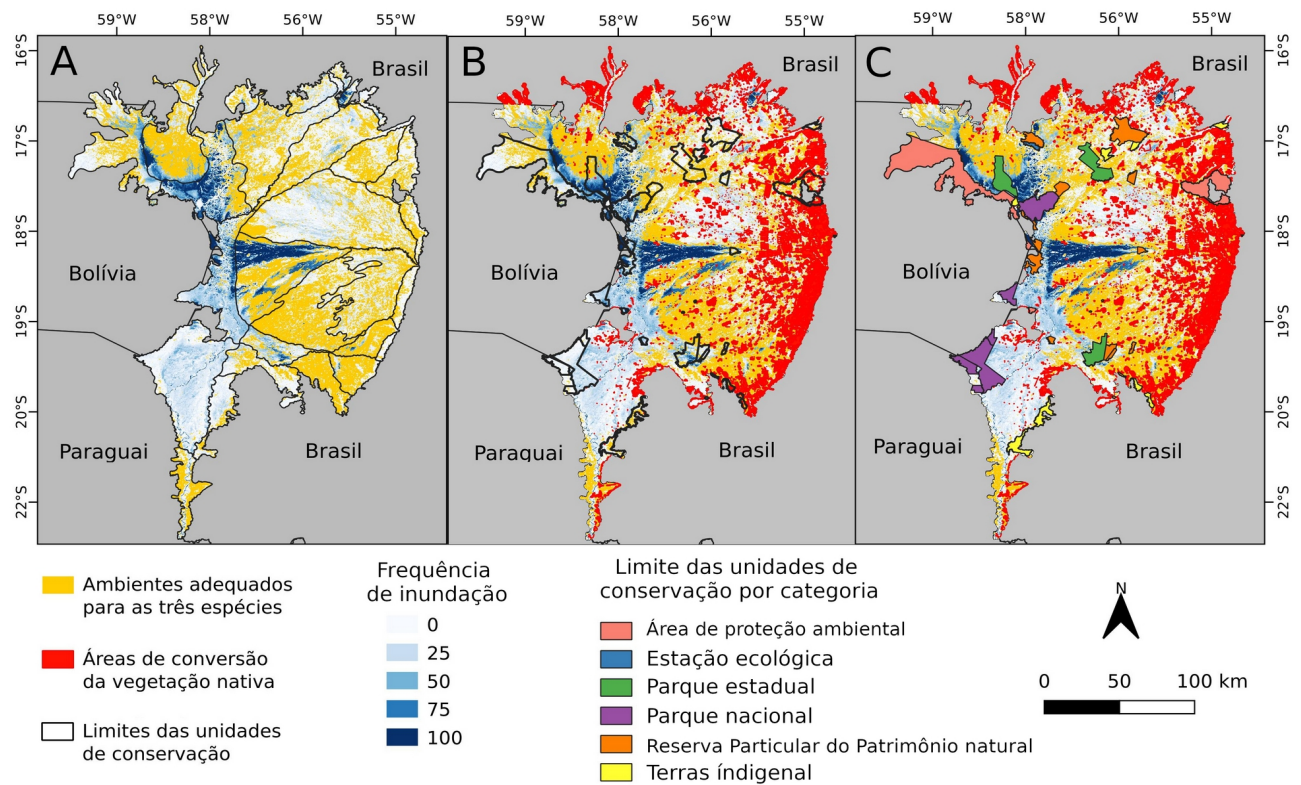


Figura 5 Áreas dos ambientes adequados, previstos para as espécies *A. phalerata*, *S. apetala*, *A. hyacinthinus*, em modelos de distribuição potencial e frequência de inundação (em azul) para o bioma Pantanal. A - Áreas adequadas para a ocorrência das três espécies; B - Áreas adequadas para ocorrência das três espécies com os limites das unidades de conservação e áreas de conversão de vegetação nativa (em vermelho); C - Áreas adequadas para ocorrência das três espécies, áreas de conversão de vegetação nativa e os limites das unidades de conservações com suas respectivas categorias

Discussão

Nossos resultados demonstram que atualmente no Pantanal existe um desequilíbrio em relação a perda e conservação de ambientes adequados para as espécies *S. apetala* e *A. Phalerata*, e como consequência afetam *A. hyacinthinus*, que depende deles como recurso alimentar e de nidificação. Os ambientes adequados para essas espécies, no Pantanal, têm distribuição irregular e estão concentrados em sub-regiões com baixa frequência de inundação. Por ocorrerem em áreas de baixa frequência de inundação ou não inundáveis essas espécies estão mais suscetíveis à perda de habitats, pois elas estão

situadas em área que são convertidas em pastagens cultivadas, portanto, em terras com alto valor para a produção pecuária (Pott et al., 2011; Guerra et al., 2020a).

As espécies *S. apetala* e *A. phalerata* responderam negativamente à frequência de inundação. Esses resultados eram esperados, pois essas plantas são pouco tolerantes a ambientes inundados (Dvorak et al., 1998; Pott, 1995; Pott e Pott, 1994). De acordo com nossos resultados, essas espécies estão presentes em ambientes com baixa frequência de inundação ou ambientes não inundáveis, que por sua vez estão ligados principalmente a formações florestais (Padovani, 2010; Pott e Pott, 2009). Essas formações são indicadas, na literatura, como de ocorrência para *S. apetala* e *A. phalerata*, o que sugere uma conformidade entre os resultados dos modelos e a biologia das espécies (Pott, 1995; Pott e Pott, 1994).

Nossos modelos indicaram uma concentração das áreas adequadas principalmente nas sub-regiões da Nhecolândia, Aquidauana, Miranda, Abobral (Rio Negro Oeste e Aquidauana) e em grande parte da região norte (sub-regiões Corixo grande, Cuiabá, São Lourenço). Entretanto, a ausência de ambientes adequados para *S. apetala* e a prevalência de ambientes de baixa adequabilidade para *A. phalerata* e *A. hyacinthinus*, indicada nos modelos para a região central do Paiaguás, é uma característica importante na distribuição dessas espécies dentro do Pantanal. Pois, apesar de *A. hyacinthinus* ser capaz de locomover por grandes distâncias, indivíduos adultos chegam voar mais de 35 km ao dia, essa região pode estar funcionando como uma barreira geográfica, assim como dificultando que indivíduos se locomovam da região norte a região sul e vice-versa (Seixas e Guedes, 2002; Antas et al., 2010; Presti et al., 2015). Essa extensa região com baixa adequabilidade para as espécies ajuda a explicar a distância genética encontrada entre populações de *A. hyacinthinus* localizadas no norte e no sul do bioma, distância essa que reforça a ideia da existência de uma barreira entre essas regiões (Presti et al., 2015). Deste modo, acreditamos que como predito em nossos modelos as condições ambientais, padrões de inundação e solo, afetam o estabelecimento das espécies vegetais, afetando, consequentemente também o estabelecimento de populações de *A. hyacinthinus*, devido a ausências de seus principais recursos para alimentação e nidificação.

Ainda na sub-região do Paiaguas podemos observar duas regiões importantes, uma em seu limite leste e a outra em seu limite oeste. Essas duas regiões possuem altos valores de adequabilidade para as três espécies e estão circundadas por regiões com ambientes inadequados ou de baixa adequabilidade. Além disso, essas regiões ligam às áreas das regiões norte e sul adequadas para as espécies. Devido a essas características, acreditamos que essas regiões possam funcionar como

corredores para *A. hyacinthinus*. Isso porque, por serem adequadas para as espécies vegetais essas regiões podem apresentar os recursos necessários para a Arara-azul, possibilitando, portanto, o estabelecimento de populações intermediárias ou facilitando a movimentação de indivíduos, entre as regiões norte e sul. Contudo, a área localizada no limite leste carece de mais atenção, pois além de sua importância, parte dos ambientes considerados adequados para as espécies nessa área já foram perdidos devido a conversão da vegetação nativa.

No Pantanal, a conversão da vegetação nativa ocorre principalmente em sua borda leste, na zona de contato planície-planalto da Bacia do Alto Paraguai (BAP), formando um “arco” de desmatamento (Guerra et al., 2020a). Além dessa concentração de áreas de conversão da vegetação nativa nas regiões de menor frequência de inundação, também há uma diferença nas taxas de conversão de vegetação nativa de acordo com a fitofisionomia, sendo as formações savânicas e florestais as com maiores taxas de conversão (SOS-Pantanal et al., 2014, 2017). Essas tendências na conversão da vegetação nativa demonstram que os ambientes não inundáveis ou de baixa frequência de inundação estão sujeitos a um maior risco de conversão de sua vegetação. Esse fator explica o fato da perda de habitats, para as espécies aqui estudadas, acompanharem as taxas de crescimento da conversão de vegetação nativa para o Pantanal. Devido às áreas dos maiores valores de adequabilidade para essas espécies, assim como as áreas de maior aumento da área com perda de vegetação para o bioma, estarem em ambientes de baixa frequência de inundação ou não inundáveis, nossos resultados indicam aumento iminente de risco para as três espécies aqui estudadas.

A diferença na quantidade de ambiente adequado perdido apresentado entre as espécies, está relacionado com a abrangências de suas ocorrências. *Attalea phalerata* que apresentou os maiores valores de áreas preditas como adequada, também apresentou a maior perda de área adequada, enquanto *S. apetala* que teve uma ocorrência potencial mais restrita, apresentou os menores valores de perda de ambiente adequado. Quando analisamos os valores totais de perda de ambientes adequados, para o período de 2002 a 2017, podemos ver que estes já são maiores que a área desses ambientes que estão protegidas pelas unidades de conservação. Fato que traz um alerta do risco para a manutenção dessas espécies no bioma, pois em um cenário conservador que a taxa de perda de ambientes adequados se mantenha igual às encontradas em nosso estudo, assumindo um aumento linear, em 30 anos os valores de perda desses ambientes poderiam ultrapassar os 25% para cada uma das três espécies. Perda essa que pode ser maior, uma vez que é esperado um aumento na intensidade das

atividades de conversão de vegetação nativa para essa região (Guerra et al., 2020a; 2020b; Padovani 2017; Roque et al., 2016).

O baixo valor de áreas preditas como adequadas para as espécies, protegidas pelas unidades de conservação, tem relação com a localização destas dentro do bioma. Essas áreas protegidas estão concentradas em regiões de alta frequência de inundação ou permanentemente inundadas. De acordo com a teoria “terras sem valor”, as unidades de conservação tendem a ser alocadas em áreas de baixo valor econômico ou baixa aptidão agrícola (Pressey, 1994; Pressey et al., 2002). Aparentemente essa alocação seletiva ocorre no Pantanal. Os ambientes com alta frequência de inundação, devido ao tempo de permanência de inundação que pode durar até oito meses, não permitem agricultura e formação de pastagens ou mecanização do processo de produção, assim como possuem altos custos de manejo para a pecuária, pois exigem a retirada de todo o rebanho durante a época de cheia. Além de outras características como a dificuldade em acesso e melhora de infraestrutura. Tanto a acessibilidade (proximidade das estradas e rios) quanto o aumento da elevação foram identificados como drivers da conversão da vegetação nativa em estudo realizado na planície pantaneira (Guerra et al. 2020a). Todos esses fatores reduzem o valor econômico dessas áreas em relação as com baixa frequência de inundação, explicando a concentração das unidades de conservação nas regiões com alta frequência de inundação. Esse padrão de distribuição das UCs no Pantanal, faz com que estas sejam pouco eficientes na proteção das espécies que ocorrem apenas (ou preferencialmente) em áreas com baixa frequência de inundação.

Devido às suas maiores aptidões para as atividades econômicas, principalmente para a pecuária, que é a principal atividade da região, as áreas com baixa frequência de inundação possuem as maiores densidades de gado (Tomas et al., 2019). Esse fato traz outros riscos às espécies aqui estudadas, associados principalmente ao manejo inadequado dessas áreas, como densidades de gado acima do indicado e uso inadequado do fogo (Tomas et al., 2019). Áreas com altas densidades de gado podem reduzir o recrutamento de *S. apetala*, que em conjunto com outros fatores associados ao manejo inadequado dessas áreas podem alterar a estrutura populacional dessa espécie (Johnson et al., 1997; Júnior, 2006). A longo prazo, esses efeitos podem levar ao desaparecimento local de indivíduos de *S. apetala* capazes de manter ninhos de *A. hyacinthinus*, pois apenas indivíduos de *S. apetala* com mais de 60 anos de idade conseguem manter ninhos, podendo afetar assim a reprodução da *A. hyacinthinus* no futuro (Johnson et al., 1997; Júnior, 2006; Júnior et al., 2007; Manning et al., 2004).

O fato das espécies *A. hyacinthinus*, *S. apetala* e *A. phalerata* ainda apresentarem grande parte de seus ambientes, classificados como adequados, conservados fora de UCs e TIs, mas dentro de propriedades particulares, amplia as possibilidades de priorização de áreas específicas para conservação. Assim, podemos apontar alguns aspectos que devem ser levados em conta no planejamento para conservação dessas espécies. Consideração à distância genética (Presti et al., 2015) e a barreira na distribuição geográfica que identificamos entre as regiões do norte e sul do Pantanal, para a criação de unidades de conservação. Sendo assim, indicamos a instalação de novas Unidades de Conservação nas diferentes regiões, a fim de conservar toda diversidade genética da espécie. Os possíveis corredores presentes na região do Paiaguais devem ser considerados prioritários para conservação, no caso do corredor localizado no limite oeste da sub-região, e prioritário para restauração e conservação no caso do corredor localizado na borda leste, devido à alta taxa de conversão, uma vez que este está inserida no “arco” do desmatamento identificado por Guerra et al. (2020a) o qual foi reafirmado com os nossos dados.

Além da implantação de UCs nessas áreas prioritárias, devem ser elaboradas políticas públicas destinadas à proteção dos ambientes de baixa frequência de inundação ou não inundáveis do bioma Pantanal, tais como as Áreas Permanentemente terrestres (Tomas et al., 2018). Por exemplo, para a priorização na conservação podemos sugerir alocação, especialmente nessa região (leste do Paiaguas), de Cotas de Reserva Ambiental ou de Pagamentos por Serviços Ambientais como instrumentos legais de incentivo. O bioma ainda não está sujeito a uma legislação nacional específica, como o que ocorre para a Mata Atlântica, por exemplo. Desse modo, avaliações de possíveis alterações legais (e.g., Projeto de Lei do Pantanal) em trâmite e ajustes em leis nacionais (Alterações na Lei 12,651/2012) e estaduais (Guerra et al. 2020b) devem considerar o efeito sob espécies ameaçadas como a Arara-azul-grande a fim de salvaguardar ou restaurar seus habitats, especialmente em locais sujeitos à maior pressão de conversão identificadas neste estudo.

Conclusões

O modelo de *A. hyacinthinus* apresentou uma distribuição irregular dentro do bioma, ocorrendo principalmente em ambientes de baixa frequência de inundação. A sub-região do Paiaguás se mostrou uma região importante para entender a distribuição dessas espécies por apresentar áreas que funcionam como barreiras geográficas e áreas que podem funcionar como corredores conectando as regiões norte e sul, sendo estas duas regiões prioritárias para conservação das espécies, e especialmente a borda leste

do Paiaguas, com maior taxa de conversão, prioritária para restauração e políticas de conservação. Encontramos que atualmente a área de ambiente adequado para essas espécies perdida devido a conversão da vegetação nativa é maior que a área desses ambientes conservados pelas unidades de conservação. Essa relação se deve ao fato da ocorrência dessas espécies estarem associadas a ambientes de baixa frequência de inundação ou não inundáveis. No bioma Pantanal esses ambientes estão mais suscetíveis à conversão da vegetação nativa (Guerra et al., 2020a; SOS-Pantanal et al., 2017) e são pouco protegidos por terem um valor econômico maior em relação as áreas de alta frequência de inundação (Pressey, 1994; Pressey et al., 2002). Esses fatos associados a outros riscos como o manejo inadequado dessas regiões, ameaçam a manutenção dessas espécies no bioma Pantanal e sua proteção deve ser espacialmente priorizada.

Agradecimentos

Agradecemos a Embrapa Pantanal pelo apoio e financiamento na coleta de dados (projeto SEG: 42.16.00.006.00.03.001). Ao Instituto Arara-azul, por concederem os dados. Também agradecemos o Antônio Júnior dos Santos, por disponibilizar os seus dados coletados durante o seu doutorado. Agradamos também a Walfrido Moraes Tomas, Neiva Guedes, A. Townsend Peterson, Carlos Roberto Padovani e Judit Szabo por todas as contribuições para o estudo. O presente estudo foi realizado com apoio da Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS/MEC – Brasil. Agradecemos também à CAPES pela bolsa de estudo cedida.

Bibliografia

Alvarenga, S.M., Brasil, A.E, Pinheiro, R., Kux, H.J.H. 1984. Estudo geomorfológico aplicado à Bacia do Alto Paraguai e Pantanaís Mato-grossenses. Boletim Técnico. Série Geomorfológica, 1. Projeto RADAMBRASIL. Salvador, 89–183.

Antas, P. de T., Carrara, L., Yabe, R. de S., Ubaid, F., Júnior, S. de O., Vasques, E., Ferreira, L., 2010. A arara-azul na Reserva Particular de Patrimônio Natural Sesc Pantanal. Rio de Janeiro.

Atauchi, P.J., Peterson, A.T., Flanagan, J., 2018. Species distribution models for Peruvian plantcutter improve with consideration of biotic interactions. J. Avian Biol. 49, jav-01617. <https://doi.org/10.1111/jav.01617>

BirdLife International (2020) Species factsheet: *Anodorhynchus hyacinthinus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 03/06/2020.

Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P., 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecol. Modell.* 275, 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>

Brasil, 2010. Cadastro Nacional de Unidades de Conservação – CNUC [WWW Document]. URL <http://www.mma.gov.br/areasprotegidas/cadastro-nacional-de-ucs>

Cantor, S.B., Sun, C.C., Tortolero-Luna, G., Richards-Kortum, R., Follen, M., 1999. A comparison of c/b ratios from studies using receiver operating characteristic curve analysis scott. *J. Clin. Epidemiol.* 230, 694–705. [https://doi.org/10.1016/S0895-4356\(99\)00075-X](https://doi.org/10.1016/S0895-4356(99)00075-X)

Castellanos, A.A., Huntley, J.W., Voelker, G., Lawing, A.M., 2019. Environmental filtering improves ecological niche models across multiple scales. *Methods Ecol. Evol.* 10, 481–492. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13142>

CDB, Convention on Biological Diversity, 2010. Decision adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity at its tenth meeting. Nagoya. Ed.: UNEP. UNEP/CDB/COP/DEC/X/2

Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N., Osorio-Olvera, L., 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7, e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>

Conrad, O., Bechtel, B., Bock, M., Dietrich, H., Fischer, E., Gerlitz, L., Wehberg, J., Wichmann, V., Böhner, J., 2015. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geosci. Model Dev.* 8, 1991–2007. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015>

Dvorak, W.S., Urueña, H., Moreno, L.A., Goforth, J., 1998. Provenance and family variation in *Sterculia apetala* in Colombia. *For. Ecol. Manage.* 111, 127–135. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00316-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00316-8)

Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17, 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>

Ferreira, L.V., Ventecinquê, E., Almeida, S., 2005. O desmatamento na Amazônia e a importância das áreas protegidas 19, 157–166.

Galetti, M., Guimarães, P.R., 2004. Seed dispersal of *Attalea phalerata* (Palmae) by Crested caracaras (*Caracara plancus*) in the Pantanal and a review of frugivory by raptors. Ararajuba 12, 133–135.

Guedes, N.M.R., 1993. Biologia Reprodutiva da Arara Azul no Pantanal Sul-Matogrossense. Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de “Mestre em Ciências”. 122 p.

Guedes NMR (1995) Competition and losses of Hyacinth macaws nests in the Pantanal, Brazil. In: CONGRESO DE ORNITOLOGIA NEOTROPICAL, V, *Resumos*, Asunción, Paraguay, 1995. p.70.

Guedes NMR (2002) The Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*) Project in the Pantanal South, Brazil. In: Congresso Mundial sobre Papagayos. Conservando Los Loros y Sus Habitats, V, Ed. Loro Parque, Tenerife, España, 18-21/09/2002, p.163-174.

Guedes, N.M.R. & Harper, L.H. 1995. Hyacinth Macaw in the Pantanal. Conservation and Management. Pp. 394-421. In: The large macaws: their care, breeding and conservation. J. Abramson, B.L. Speer, & J.B. Thomsen, (eds). Raintree Publications, Fort Bragg.

Guedes NMR, Bianchi CA & Barros Y. (2008) *Anodorhynchus hyacinthinus*. In: Machado, ÂBM, Drummond GM, Paglia AP (eds) Livro vermelho da fauna Brasileira ameaçada de extinção, 1st edn. . Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 467–468 pp.

Guedes N, Carvalho A, Toledo MCB (2006) Uso do Sistema de Informação Geográfica (SIG) em trabalhos de conservação das araras-azuis e vermelhas no Pantanal sul-mato-grossense. Ensaios e Ciência Uniderp- Ciências Biológicas. Campo Grande. Ed: Uniderp, Vol.10(1): :167–179.

Guerra, A., Roque, F. de O., Garcia, L.C., Ochoa-Quintero, J.M.O., Oliveira, P.T.S., Guariento, R.D., Rosa, I.M.D., 2020a. Drivers and projections of vegetation loss in the Pantanal and surrounding ecosystems. Land Use Policy 91, 104388. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.104388>

Guerra, A., Oliveira, P.T.S. de, Roque, F. de O., Rosa, I.M.D., Ochoa-Quintero, J.M., Guariento, R.D., Colman, C.B., Dib, V., Maioli, V., Strassburg, B., Garcia, L.C., 2020b. The

importance of Legal Reserves for protecting the Pantanal biome and preventing agricultural losses. J. Environ. Manage. 260. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110128>

Guerra A, Reis LK, Borges FLG, Ojeda PTA, Pineda DAM, Miranda CO, Laurance SG, Garcia LC. 2020c. Ecological restoration in Brazilian biomes: Identifying advances and gaps. Forest Ecology and Management, 458:117802.

Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. Hydrobiologie 137, 1–23.

Harris, M.B., Silva, S.M., 2006. Estimativa da perda de cobertura vegetal original na Bacia do Alto Paraguai e Pantanal brasileiro: Ameaças e perspectivas. Nat. Conserv. 4, 50–66.

Harris, M.B., Tomas, W., Mourão, G., Da Silva, C.J., Guimarães, E., Sonoda, F., Fachim, E., 2005. Safeguarding the pantanal wetlands: Threats and conservation initiatives. Conserv. Biol. 19, 714–720. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00708.x>

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Körber, J.H., 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. Glob. Ecol. Biogeogr. 16, 754–763. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x>

Hengl, T., De Jesus, J.M., Heuvelink, G.B.M., Gonzalez, M.R., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M.N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M.A., Vargas, R., MacMillan, R.A., Batjes, N.H., Leenaars, J.G.B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., Kempen, B., 2017. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning, PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>

Johnson, M., Tomas, W., Guedes, N., 1997. On the Hyacinth macaw's nesting tree: density of young manduvis around adult trees under three different management conditions in the Pantanal wetland, Brasil. Ararajuba 5, 185–188.

Jorge, M.L.S.P., Galetti, M., Ribeiro, M.C., Ferraz, K.M.P.M.B., 2013. Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. Biol. Conserv. 163, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.018>

Júnior, A. dos S., 2006. Aspéctos populacionais de *Sterculia apetala* (Jacq.) Karst (Sterculiaceae) como subsídios ao plano de conservação da arara-azul no Sul do Pantanal, Mato Grosso do Sul. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Júnior, A. dos S., 2010. Análise de populações de *Sterculia apetala* em diferentes cenários de manejo da paisagem e sua influência no oferecimento futuro de habitat reprodutivo para *Anodorhynchus hyacinthinus* no Pantanal. (doctoral teses) Universidade de Brasília.

Júnior, A.S., Tomas, W.M., Ishii, I.H., Guedes, N.M.R., Hay, J.D., 2007. Occurrence of Hyacinth Macaw nesting sites in *Sterculia apetala* in the Pantanal Wetland, Brazil. *Gaia Sci.* 1, 127–130. <https://doi.org/10.21707/gaia.v1i2.2268>

Junk, W., Silva, C. da, Cunha, C. da, Wantzen, K., 2011. Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland. Pensoft Publishers, Moscow.

Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept. *Int. Large River Symp.* 110–127.

Junk, W.J., Da Cunha, C.N., Wantzen, K.M., Petermann, P., Strüßmann, C., Marques, M.I., Adis, J., 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquat. Sci.* 68, 278–309. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0851-4>

Keuroghlian, A., Eaton, D.P., Desbiez, A.L.J., 2009. The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. *Int. J. Biodivers. Conserv.* 1, 087–097.

Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A.K., Augeri, D.M., Cheyne, S.M., Hearn, A.J., Ross, J., Macdonald, D.W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A.J., Semiadi, G., Rustam, R., Bernard, H., Alfred, R., Samejima, H., Duckworth, J.W., Breitenmoser-Wuersten, C., Belant, J.L., Hofer, H., Wilting, A., 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Divers. Distrib.* 19, 1366–1379. <https://doi.org/10.1111/ddi.12096>

Liu, C., White, M., Newell, G., 2011. Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography.* 34, 232–243. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06354.x>

Manning, Adrian D., David B. Lindenmayer, and Simon C. Barry. 2004. The conservation implications of bird reproduction in the agricultural “matrix”: a case study of the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia. *Biological conservation* 120.3: 363-374.

Moraes, E.C., Pereira, G., Cardozo, F. da S., 2013. Evaluation of reduction of Pantanal wetlands in 2012. *Geografia* 38, 81–93.

Naimi B., Hamm N.A., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G., 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. *Ecography*, 37, 191-203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x .

Padovani, C.R., 2017. Conversão da vegetação natural do Pantanal para uso antrópico de 1976 até 2017 e projeção para 2050. Comunicado Técnico 109. Embrapa Pantanal, Corumbá.

Padovani, C.R., 2010. Dinâmica Espaço-Temporal das inundações do Pantanal. (doctoral tesis) Escola superior de Agricultura “Luiz de Queiroz.”

Peterson, A.T., Papeş, M., Soberón, J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>

Phillips, S.B., Aneja, V.P., Kang, D., Arya, S.P., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 6, 231–252. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Pott, A., Pott, V., 1994. Plantas do Pantanal. Embrapa-SPI, Brasília.

Pott, A., 1995. Relações da vegetação com ambientes do Pantanal, Livro de resumos do Encontro sobre sensoriamento remoto aplicado a estudos no Pantanal. Corumbá, MS.

Pott, A., Pott, V., 1999. Flora do Pantanal: listagem atual de fanerogamas. (No. 2), simpósio sobre recursos naturais e socio-econômicos do pantanal. Corumbá, MS.

Pott, A., Pott, V.J., 2009. Vegetação do Pantanal: fitogeografia e dinâmica (No. 2), Simpósio de Geotecnologias no Pantanal. Corumbá, MS.

Pott, A., Oliveira, A., Damasceno-Junior, G., Silva, J., 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian J. Biol.* 71, 265–273. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842011000200005>

Pott, A., Oliveira, A., Damasceno-Junior, G., Silva, J., 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian J. Biol.* 71, 265–273. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842011000200005>

Pressey, R.L., 1994. Ad hoc reservations: forward or backward steps in developing representative reserve systems ?. *Conserv. Biol.* 8, 662–668.

Pressey, R.L., Whish, G.L., Barrett, T.W., Watts, M.E., 2002. Effectiveness of protected areas in north-eastern New South Wales: Recent trends in six measures. *Biol. Conserv.* 106, 57–69. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00229-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00229-4)

Presti, F.T., Guedes, N.M.R., Antas, P.T.Z., Miyaki, C.Y., 2015. Population genetic structure in hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*) and identification of the probable origin of confiscated individuals. *J. Hered.* 106, 491–502. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv038>

Quiroga-Castro, V.D., Roldán, A.I., 2001. The fate of *Attalea phalerata* (palmae) seeds dispersed to a tapir latrine. *Biotropica* 33, 472. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0472:tfoapp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0472:tfoapp]2.0.co;2)

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing.

Radosavljevic, A., Anderson, R.P., 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41, 629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>

Ragusa-Netto, J., 2004. Flowers, fruits, and the abundance of the yellow-chevroned parakeet (*Brotopgeris chiriri*) at a gallery forest in the South Pantanal (Brazil). *Braz. J. Biol.* 64, 867–877.

Roque, F.O., Ochoa-Quintero, J., Ribeiro, D.B., Sugai, L.S.M., Costa-Pereira, R., Lourival, R., Bino, G., 2016. Upland habitat loss as a threat to Pantanal wetlands. *Conserv. Biol.* 30, 1131–1134. <https://doi.org/10.1111/cobi.12713>

Seixas, GHF, Guedes, NMR, Martinez, J, Prestes, NP (2002) Uso de radiotelemetria no estudo de Psitacídeos. In: Galetti, M, Pizzo, MA (Eds). *Ecologia e Conservação de Psitacídeos no Brasil*. Belo Horizonte. Melopsittacus Publicações Científicas, 141-156.

Silva, J.V.S., Abdon, M. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesq. Agropec. Bras.* Brasília. V. 33, Número Especial, p.1703-1711.

Silva, J.V.S., Abdon, M., Silva, S.M., Moraes, J.A., 2011. Evolution of deforestation in the Brazilian Pantanal and surroundings in the timeframe 1976 -2008. *Geografia* 36, 35–55.

SOS-Pantanal, WWF-Brasil, ECOA, C.-I., Fundacion-AVINA, 2014. Monitoramento das alterações da cobertura vegetal e uso do solo na Bacia do Alto Paraguai Porção Brasileira: 2012 a 2014. WWF- Brasil. Brasília.

SOS-Pantanal, WWF-Brasil, ECOA, C.-I., Fundacion-AVINA, 2017. Monitoramento das alterações da cobertura vegetal e uso do solo na Bacia do Alto Paraguai Porção Brasileira-Período de análise: 2016 a 2017. WWF- Brasil. Brasília.

Sousa-Baena, M.S., Garcia, L.C., Peterson, A.T., 2014. Completeness of digital accessible knowledge of the plants of Brazil and priorities for survey and inventory. *Divers. Distrib.* 20, 369–381. <https://doi.org/10.1111/ddi.12136>

Tella, J.L., Hiraldo, F., Pacifico, E., Díaz-Luque, J.A., Dénes, F.V., Fontoura, F.M., Guedes, N.M.R., Blanco, G. (2020) Conserving the Diversity of Ecological Interactions: The Role of Two Threatened Macaw Species as Legitimate Dispersers of “Megafaunal” fruits. *Diversity*. 12 (2) 45 doi: 10.3390/d12020045

Tomas, W.M., Garcia, L.C., Roque, F.O., Lourival, R., Dias, F., Salis, S.M., Mourão, G.M. 2018. Análise dos conceitos de “mesma identidade ecológica”, “equivalência ecológica” e “offsetting” para compensação de Reserva Legal. Embrapa Pantanal, Corumbá.

Tomas, W.M., de Oliveira Roque, F., Morato, R.G., Medici, P.E., Chiaravalloti, R.M., Tortato, F.R., Penha, J.M.F.F., Izzo, T.J., Garcia, L.C., Lourival, R.F.F.F., Girard, P., Albuquerque, N.R., Almeida-Gomes, M., Andrade, M.H. d. S. da S., Araujo, F.A.S.S., Araujo, A.C., Arruda, E.C. d. de, Assunção, V.A., Battirola, L.D., Benites, M., Bolzan, F.P., Boock, J.C., Bortolotto, I.M., Brasil, M. da S., Camilo, A.R., Campos, Z., Carniello, M.A., Catella, A.C., Cheida, C.C., Crawshaw, P.G., Crispim, S.M.A., Junior, G.A.D., Desbiez, A.L.J., Dias, F.A., Eaton, D.P., Faggioni, G.P., Farinaccio, M.A., Fernandes, J.F.A.A., Ferreira, V.L., Fischer, E.A., Fragoso, C.E., Freitas, G.O., Galvani, F., Garcia, A.S., Garcia, C.M., Graciolli, G., Guariento, R.D., Guedes, N.M.R.R., Guerra, A., Herrera, H.M., Hoogesteijn, R., Ikeda, S.C., Juliano, R.S., Kantek, D.L.Z.K., Keuroghlian, A., Lacerda, A.C.R., Restel, A.L.R., Landeiro, V.L., Laps, R.R., Layme, V., Leimgruber, P., Rocha, F.L., Mamede, S., Marques, D.K.S.S., Marques, M.I., Mateus, L.A.F.F., Moraes, R.N., Moreira, T.A., Mourão, G.M., Nicola, R.D., Nogueira, D.G., Nunes, A.P., Nunes da Cunha, C. da, Oliveira, M.R., Divina., M., Paggi, G.M., Pellegrin, A.O., Pereira, G.M.F.F., Peres, I.A.H.F.S., Pinho, J.B., Pinto, J.O.P.P., Pott, A., Provete, D.B., dos Reis, V.D.A.A., dos Reis, L.K., Renaud, P.-C.C., Ribeiro, D.B., Rossetto, O.C., Sabino, J., Rumiz, D., Salis, S.M., Santana, D.J., Santos, S.A., Sartori, Â.L., Sato, M., Schuchmann, K.-L.L., Scremin-Dias, E., Seixas, G.H.F.F., Severo-Neto, F., Sigrist, M.R., Silva, A., Silva, C.J., Siqueira, A.L., Soriano, B.M.A.A., Sousa, L.M., Souza, F.L., Strussmann, C., Sugai, L.S.M.M., Tocantins, N., Urbanetz, C.,

Valente-Neto, F., Viana, D.P., Yanosky, A., Junk, W.J., 2019. Sustainability Agenda for the Pantanal Wetland: Perspectives on a Collaborative Interface for Science, Policy, and Decision-Making. *Trop. Conserv. Sci.* 12, 194008291987263. <https://doi.org/10.1177/1940082919872634>

Vale, C.G., Tarroso, P., Brito, J.C., 2014. Predicting species distribution at range margins: Testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara-Sahel transition zone. *Divers. Distrib.* 20, 20–33. <https://doi.org/10.1111/ddi.12115>

Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F., 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography (Cop.)*. 37, 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>

Warren, D.L., Wright, A.N., Seifert, S.N., Shaffer, H.B., 2014. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Divers. Distrib.* 20, 334–343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>

Warren, D.L., Seifert, S.N., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21, 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>

Warren, D.L., Wright, A.N., Seifert, S.N., Shaffer, H.B., 2014. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Divers. Distrib.* 20, 334–343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>

Yamashita, C., 1997. *Anodorhynchus* macaws as followers of extinct megafauna: an hypothesis. *Ararajuba* 5, 176–182.