

Distribuição potencial de espécies de Podostemaceae frente às mudanças climáticas

Celomar Severo de Sena

Orientadora: Fabiana Schneck
Coorientadora: Fabiana Gonçalves Barbosa

Rio Grande
2022

Distribuição potencial de espécies de Podostemaceae frente às mudanças climáticas

Aluno: Celomar Severo de Sena

Orientadora: Fabiana Schneck

Coorientadora: Fabiana Gonçalves Barbosa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande
2022

Ficha Catalográfica

S474d Sena, Celomar Severo de.

Distribuição potencial de espécies de *Podostemaceae* frente às mudanças climáticas / Celomar Severo de Sena. – 2022.

63 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Rio Grande/RN, 2022.

Orientadora: Dra. Fabiana Schneck.

Coorientadora: Dra. Fabiana Gonçalves Barbosa.

1. Ambientes Lóticos 2. Bacias Hidrográficas 3. Modelagem de Nicho Ecológico 4. *Podostemum* I. Schneck, Fabiana II. Barbosa, Fabiana Gonçalves III. Título.

CDU 551.58

Catalogação na Fonte: Bibliotecário José Paulo dos Santos CRB 10/2344



**ATA DE DEFESA DE TESE DE DOUTORADO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS – Nº 002/2022**

Às 09h00 (nove horas) do dia 23 (vinte e três) do mês de fevereiro de 2022 (dois mil e vinte e dois), via Webconferência no endereço eletrônico: (https://conferenciaweb.rnp.br/events/defesa_mestrado_celomarsena) reuniram-se docentes, discentes e comunidade em geral, para a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado do acadêmico Celomar Severo de Sena. A Dissertação intitulada **“Distribuição potencial de espécies de Podostemaceae frente às mudanças climáticas”** foi avaliada pela Banca Examinadora composta pela Orientadora: Profº Dra Fabiana Schneck (Presidente da Banca); Profª Dra Fabiana Gonçalves Barbosa (Co-orientadora); Profª Dra. Sônia Marisa Hefler (FURG) e Profº Dr. Priscila Lemes de Azevedo Silva (UFMT). Após a defesa e arguição pública, a Banca Examinadora reuniu-se, para deliberação final, e considerou o acadêmico **APROVADO**. Desta forma, o acadêmico concluiu mais uma das etapas necessárias para a obtenção do grau de **MESTRE EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**. Nada mais havendo a tratar, às 11h45 (onze horas e quarenta e cinco minutos) foi lavrada a presente ata, que lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora, pelo Acadêmico e pelo Coordenador do Curso.

Fabiane Schneck
Profº Dra Fabiana Schneck

Sônia marisa hefler

Profª Dra. Sônia Marisa Hefler

Priscila lemes azevedo
Profº Dr. Priscila Lemes de Azevedo Silva

Celomar S. Sena

Celomar Severo da Sena

Rogério Tubino Vianna
Prof. Dr. Rogério Tubino Vianna
Coordenador do Curso

Dedico esta dissertação à Vó Érica (*In Memoriam*), que sempre me incentivou a continuar estudando.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Gislaine e Cleomar, meu irmão Rafa, meus tios Daniel, Marciano, Nice, Rosa e minha madrinha Gisele. Também aos meus avós Antônio, Idelmira e Santos. Minhas origens.

À minha orientadora Fabiana Schneck e à minha coorientadora Fabiana Barbosa, pelo excelente trabalho de orientação que tiveram comigo, pela paciência e pelos ensinamentos, sempre me auxiliando diante das dificuldades durante todo este processo de mestrado. Também pelos momentos descontraídos pré-pandemia.

Aos colegas da turma de mestrado, pela união, apoio e pelos momentos inesquecíveis durante o período que podemos conviver lá no BAC.

Agradeço especialmente à minha amiga e colega Tamires Pintado, que sempre me ajudou e esteve me apoiando nos momentos difíceis, além da companhia diária e dos almoços partilhados na rotina pré-pandemia.

À Capes, pela concessão da bolsa.

Aos professores das disciplinas, pelos conhecimentos partilhados e pelas conversas descontraídas nas pausas para o cafezinho.

Aos colegas do lab de limnologia e do Stream Team.

À Cássia Silva, pelos diversos conhecimentos compartilhados.

A todos que de alguma forma me apoaram, meu muito obrigado.

Por fim agradeço aos vários momentos bons que vivenciei com colegas e amigos em meio à rotina diária de estudos no primeiro ano de mestrado. Muita saudade do prédio, da salinha do BAC, do café, das conversas, da convivência. Vai ficar na memória.

RESUMO

Mudanças climáticas representam uma importante ameaça para ecossistemas aquáticos, podendo levar à contração da distribuição geográfica das espécies e à perda da biodiversidade. A Modelagem de Nicho Ecológico (MNE) é uma importante ferramenta para antever os impactos das mudanças climáticas sobre as espécies, possibilitando também a adoção de estratégias de conservação. Macrófitas aquáticas exercem papéis ecológicos importantes em ambientes aquáticos; no entanto, tem sido pouco explorado os possíveis efeitos das mudanças climáticas na distribuição das espécies. Podostemaceae é uma família botânica estritamente aquática, restrita a ambientes lóticos, cujo ciclo de vida é diretamente relacionado ao ciclo hidrológico. O objetivo desta dissertação foi avaliar como diferentes cenários futuros de mudanças climáticas afetarão a distribuição potencial de cinco espécies de Podostemaceae pertencentes ao gênero *Podostemum* ocorrentes nas bacias sul-americanas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste, sendo elas *Podostemum comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*. Elaboramos modelos para o presente e para dois períodos futuros, 2041-2060 (meio do século) e 2081-2100 (final do século) para cada espécie, com base em dois cenários socioeconômicos (SSP245 e SSP585) e em três modelos de circulação global (Canesm5, CNRM-M6-1 e miroc6), utilizando quatro técnicas de modelagem (Bioclim, Domain, Support Vector Machine e Random Forest) e biovariáveis climáticas, sendo os modelos posteriormente combinados. Os modelos consenso indicaram grande redução da distribuição potencial futura das espécies de *Podostemum*, principalmente no cenário SSP585 ao final do século. *Podostemum irgangii* apresentou a distribuição mais restrita no presente e a maior redução de distribuição potencial no futuro, com a perda, ao final do século, de 64% (SSP245) ou 94,5% (SSP585) da área climaticamente adequada para sua ocorrência. Apesar das reduções, uma área de planalto situada no estado de Santa Catarina mostrou-se adequada para todas as espécies, possuindo potencial como refúgio climático no futuro. A proteção desta área, juntamente com outras medidas de manutenção de ambientes lóticos é necessária para a permanência de espécies de *Podostemum*.

Palavras-chave: ambientes lóticos; bacias hidrográficas; modelagem de nicho ecológico; *Podostemum*.

ABSTRACT

Climate change represents an important threat to aquatic ecosystems, since it can lead to the contraction of the geographic distribution of species and to biodiversity loss. Ecological Niche Modeling (ENM) is an important tool to predict the impacts of climate change on species, also enabling the adoption of conservation strategies. Aquatic macrophytes play key ecological roles in aquatic environments. However, the possible effects of climate change on their distribution have been poorly explored. Podostemaceae is a strictly aquatic botanical family, restricted to lotic environments, whose life cycle is directly related to the hydrological cycle. The objective of this dissertation was to evaluate how different future climate change scenarios will affect the potential distribution of five Podostemaceae species belonging to the genus *Podostemum* occurring in the South American La Plata river, South Atlantic and Southeast Atlantic basins, namely *Podostemum comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* and *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*. We developed models for the present and for two future periods, 2041-2060 (mid-century) and 2081-2100 (end of century) for each species, based on two socioeconomic scenarios (SSP245 and SSP585) and three global circulation models (Canesm5, CNRM-M6-1 and miroc6), using four modeling techniques (Bioclim, Domain, Support Vector Machine and Random Forest) and climate bio-variables, and the models were subsequently combined. The consensus models indicated a large reduction in the potential future distribution of *Podostemum* species, especially in the SSP585 scenario at the end of the century. *Podostemum irgangii* showed the most restricted distribution in the present and the greatest reduction of potential distribution in the future, with the loss, at the end of the century, of 64% (SSP245) or 94.5% (SSP585) of the climatically suitable area for its occurrence. Despite this, a plateau area located in the state of Santa Catarina proved to be suitable for all species, being a potential climatic refuge in the future. The protection of this area, along with other measures to maintain lotic environments, is necessary for the permanence of *Podostemum* species.

Key-words: ecological niche modeling; lotic environments; *Podostemum*; river basins.

APRESENTAÇÃO

A presente dissertação está dividida em introdução geral, um capítulo e considerações finais. A introdução geral apresenta uma base teórica a respeito dos efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade aquática, modelagem de nicho ecológico, macrófitas aquáticas e família Podostemaceae, além da apresentação dos objetivos geral e específicos. No capítulo, o manuscrito em formato de artigo está dividido em introdução, metodologia, resultados e discussão, além do referencial utilizado. A última parte relata as contribuições do estudo e as perspectivas futuras. O manuscrito se encontra formatado de acordo com as normas da revista *Hydrobiologia*.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	xi
LISTA DE TABELAS	xii
INTRODUÇÃO GERAL	13
Mudanças climáticas e efeitos sobre a biodiversidade aquática continental	13
Modelagem de nicho ecológico	15
Técnicas de modelagem	18
A Família Podostemaceae	19
Objetivo geral e objetivos específicos	21
REFERÊNCIAS	22
CAPÍTULO 1	32
Introdução	34
Material e métodos	36
Área de estudo	36
Dados de ocorrência das espécies	37
Variáveis climáticas	38
Seleção das variáveis climáticas	38
Modelagem de nicho ecológico	39
Análise de partição de incertezas	40
Resultados	40
Performance dos modelos	40
Distribuição das espécies de Podostemaceae	41
Análise de partição de incertezas	48
Discussão	50
Referências	53
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS	62
ANEXO 1	63

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Comparação entre o número total de artigos envolvendo o uso de modelagem de nicho ecológico (MNE) para prever a distribuição de espécies de ambientes aquáticos continentais frente às mudanças climáticas e o número de artigos voltados para macrófitas aquáticas. A busca foi realizada usando a base de dados *Web of Science Core Collection* – Clarivate Analytics (22 de janeiro de 2022) e baseou-se em artigos que continham, no título, resumo e palavras-chave, a combinação de termos: (“Global chang*” OR “Global climat* chang*” OR “Global biolog* chang*” OR “Global Warming” OR “Global Weather Chang” OR “climat* chang*”) AND (“ecological niche model*” OR “species distribution model*”) AND (freshwater* OR aquatic OR lake* OR river* OR pond* OR stream* OR wetland* OR reservoir* OR floodplain* OR stream* OR lotic* OR lentic*) NOT (marine OR sea OR ocean OR estuary OR estuaries), tendo sido considerados os artigos publicados até o ano de 2021..... 17

CAPÍTULO 1

Figura 1. Bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste na América do Sul. Os principais rios são apresentados..... 37

Figura 2. Distribuição potencial de *Podostemum comatum* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100) 43

Figura 3. Distribuição potencial de *Podostemum distichum* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100) 44

Figura 4. Distribuição potencial de *Podostemum irgangii* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100) 45

Figura 5. Distribuição potencial de *Podostemum muelleri* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100) 46

Figura 6. Distribuição potencial de *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100) 47

ANEXO 1

Figura S1. Correlações de Pearson entre as variáveis bioclimáticas considerando (A) somente as bacias hidrográficas do rio da Prata e Atlântico do Sul (B) as bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste..... 63

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Valores médios de AUC por técnica de modelagem para cada uma das cinco espécies de *Podostemaceae*..... 41

Tabela 2. Área de distribuição (número total de células climaticamente adequadas) das cinco espécies de *Podostemum* nas bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste no presente, meio do século (2041-2060) e final do século (2081-2100) para os cenários SSP245 e SSP585. O número de células foi obtido a partir do modelo consenso. Porcentagens de área adequada e perdida para o futuro foram calculadas a partir do número de células adequadas no presente. 48

Tabela 3. Porcentagem da variância (soma de quadrados, SQ) relacionada às técnicas de modelagem de nicho ecológico (MNE), aos modelos climáticos globais (MCG), aos cenários socioeconômicos (CSE) e às interações de segundo e terceiro grau..... 49

INTRODUÇÃO GERAL

Mudanças climáticas e efeitos sobre a biodiversidade aquática continental

A biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas naturais vêm sendo fortemente alterados por atividades humanas (Sala et al., 2000; Bellard et al., 2015). Dentre as principais ameaças aos ecossistemas e à biodiversidade, pode-se citar poluição e contaminação dos ambientes, alterações no uso do solo, sobre-exploração, espécies exóticas invasoras e mudanças climáticas (Sala et al., 2000; Tilman et al., 2017).

Nas últimas décadas, tornou-se claro um cenário de elevação da temperatura em grande parte do globo terrestre devido à elevação na concentração de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera (IPCC, 2018; NASA, 2021). Assim, as mudanças climáticas têm sido pauta constante nos últimos anos devido à crescente preocupação em relação aos seus efeitos sobre a biodiversidade, uma vez que a temperatura global atual no planeta aumentou 1,02° C em relação à temperatura média do período de 1951-1980 e 19 dos anos mais quentes ocorreram a partir de 2000 (NASA, 2021). Segundo o relatório *The Physical Science Basis* do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (*Intergovernmental Panel on Climate Change* – IPCC, 2021), a elevação da temperatura da superfície global pode chegar a 3,3 – 5,7° C até o final do século em um cenário de altas emissões de gases de efeito estufa. Estimativas anteriores sugerem que a temperatura média do planeta seja elevada em pelo menos 1,5° C entre o período 2030-2052 caso as taxas atuais de emissão de CO₂ se mantenham (IPCC, 2018). Além da elevação da temperatura global, devem ocorrer alterações nos padrões de precipitação, o que ocasionará, a depender da região, excesso de chuvas ou secas prolongadas (IPCC, 2018; IPCC, 2021). Por sua vez, as mudanças climáticas poderão acarretar alterações profundas nos ecossistemas naturais (Malhi et al., 2020), o que resultará em efeitos diretos sobre as comunidades biológicas e, por fim, sobre as espécies (Bellard et al., 2012). Diante deste cenário, compreender as respostas dos ecossistemas, comunidades e espécies às mudanças climáticas tornou-se um tema contemporâneo e uma prioridade para atingir uma conservação efetiva da biodiversidade (Strayer & Dudgeon, 2010; Strange et al., 2011).

Os ecossistemas aquáticos continentais, apesar de ocuparem uma parte ínfima da superfície terrestre, abrigam uma porcentagem significativa da biodiversidade global (Dudgeon et al., 2006; Reid et al., 2019) e são considerados um *hotspot* para a biodiversidade (Strayer & Dudgeon, 2010), além de fornecerem bens e serviços para o bem-estar humano (Green et al., 2015). Apesar de sua importância, os ecossistemas aquáticos continentais têm

sido cada vez mais ameaçados e sua biodiversidade vem diminuindo mais rapidamente do que em ecossistemas marinhos e terrestres (Sala et al., 2000; Reid et al., 2019) devido a múltiplos estressores ambientais, como poluição, superexploração e espécies exóticas invasoras (Reid et al., 2019; Williams-Subiza & Epele, 2021). A distribuição dos organismos de ecossistemas aquáticos continentais, assim como o crescimento, a ecologia e o desempenho destes organismos, possui uma estreita relação com as condições climáticas (Poff et al., 2010) e, portanto, as mudanças climáticas podem maximizar a perda de biodiversidade (Heino et al., 2009; Arneth et al., 2020). As mudanças climáticas podem ocasionar uma série de alterações nesses ecossistemas, como alterações na temperatura da água, na concentração de oxigênio e no fluxo de nutrientes, o que pode resultar em efeitos diretos sobre a biodiversidade (Knouft & Ficklin, 2017). Por outro lado, as mudanças climáticas podem interagir com outros estressores ambientais, resultando em efeitos mais complexos (aditivos, sinergéticos ou antagônicos) sobre a biodiversidade (Mantyka-Pringle et al., 2014; Radinger et al., 2016), aumentando ainda mais a vulnerabilidade das espécies. Além disso, a habilidade de dispersão limitada das espécies aquáticas, juntamente com barreiras, naturais ou antropogênicas, podem impedir que as espécies respondam com sucesso às mudanças climáticas (Strayer & Dudgeon, 2010; Troia et al., 2019).

As mudanças climáticas em curso já estão afetando o comportamento, a distribuição e a reprodução de espécies aquáticas (Woodward et al., 2010). Por exemplo, com base em séries temporais de temperatura da água, estudos têm documentado efeitos negativos sobre populações de trutas em rios e riachos em resposta ao aumento na temperatura da água à medida que a temperatura da terra aumenta (Hari et al., 2006; Isaak et al., 2010). Como outro exemplo, estudos usando uma série temporal de dados bióticos e climáticos têm demonstrado que espécies termofílicas substituíram espécies de águas frias em resposta ao aquecimento no rio Rhône na França (Daufresne et al., 2004) e em riachos na Europa Central (Haase et al., 2019). Além disso, impactos mais profundos podem ser esperados dadas as projeções climáticas, uma vez que estimativas indicam que 50% das espécies de água doce serão ameaçadas diante de cenários climáticos futuros (Reid et al., 2019). Assim, para assegurar a persistência da biodiversidade aquática diante das mudanças climáticas, estudos utilizando diferentes estratégias devem ser desenvolvidos, desde análises experimentais ou de longa duração, até a criação de modelos ecológicos (ver Dawson et al., 2011 para revisão e aplicação de métodos).

Modelagem de nicho ecológico

Para antecipar o padrão e a magnitude dos efeitos das mudanças climáticas na distribuição geográfica das espécies, uma ferramenta muito utilizada é a modelagem de nicho ecológico (MNE; Pacifici et al., 2015), que se baseia no conceito de nicho ecológico das espécies (Pearson & Dawson, 2003; Peterson et al., 2011). A modelagem de nicho ecológico, também conhecida como modelagem de distribuição potencial ou modelagem preditiva de distribuição de espécies (Peterson et al., 2011), consiste na utilização de técnicas de modelagem que relacionam registros de ocorrência da espécie com preditores ambientais a fim de encontrar locais cujas condições ambientais são adequadas para sua sobrevivência (Peterson, 2001; Peterson et al., 2011). Posteriormente, os resultados dos modelos são apresentados por mapas que predizem a adequabilidade ambiental na área de interesse e cujos resultados são conhecidos como mapas preditivos ou mapas de distribuição potencial (Peterson, 2001; Soberón & Peterson, 2005). No contexto das mudanças climáticas, os modelos de nicho ecológico são criados com registros de ocorrência da espécie e preditores climáticos atuais. Em seguida, tais modelos são projetados na área geográfica de interesse sob cenários climáticos futuros para predizer a distribuição potencial futura da espécie de acordo com seu nicho climático no presente (Pearson & Dawson, 2003).

Nos últimos anos, houve um aumento significativo de estudos utilizando MNEs nas mais diversas áreas de interesse (Robinson et al., 2011; Barbosa et al., 2012; Collins & McIntyre, 2015; Vaz et al., 2015; Urbina-Cardona et al., 2019). O acesso a bases de dados tem impulsionado o uso de MNEs para avaliar a distribuição potencial de espécies frente às mudanças climáticas – em diferentes escalas espaciais e temporais (Pacifici et al., 2015; WWF, 2018). Atualmente, existem diversas bases de dados na internet com registros de ocorrência de espécies e variáveis climáticas atuais e futuras, com diferentes resoluções. Como exemplos de bases de dados disponíveis para a investigação de distribuição de diferentes grupos taxonômicos, podemos citar o *Global Biodiversity Information Facility* - GBIF, base para espécies em geral (<https://www.gbif.org/>), e o SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), base para espécies brasileiras. Como exemplos de bases exclusivamente para dados climáticos atuais e futuros, temos o *Worldclim* (Fick & Hijmans, 2017; <https://www.worldclim.org/>), uma das bases de dados climáticos mais conhecidas, e *Chelsa* (Karger et al., 2017; <http://chelsa-climate.org/>).

Além da acessibilidade a bases de dados, outro fator que tem impulsionado o uso de MNEs são as diversas técnicas de modelagem existentes (Peterson et al., 2011). As técnicas de modelagem atualmente disponíveis diferem na sua formulação matemática e

fundamentação ecológica (Peterson et al., 2011), o que resulta no ajuste de modelos distintos e, consequentemente, em previsões distintas de distribuição potencial (Segurado & Araújo, 2004; Tsoar et al., 2007). Portanto, torna-se difícil definir a melhor técnica de modelagem. Assim, para reduzir as incertezas das previsões geradas pelo emprego de diferentes técnicas de modelagem, bem como de diferentes cenários climáticos e modelos climáticos globais (Diniz-Filho et al., 2009), é recomendado o uso da abordagem dos modelos consensuais (Araújo & New, 2007), onde todos os modelos indicam presenças e ausências das espécies, proporcionando maior precisão na predição de áreas climaticamente adequadas para a distribuição de uma espécie. Além disso, a literatura recente tem fornecido conjuntos de diretrizes para modelagem de nicho ecológico (e.g., Araújo et al., 2019; Feng et al., 2019; Sillero et al., 2021).

Apesar dos avanços, ainda são poucos os estudos envolvendo o uso de MNEs para prever a distribuição de espécies de ambientes aquáticos continentais frente às mudanças climáticas (e.g., Pacifici et al., 2015; Vaz et al., 2015; WWF, 2018; Urbina-Cardona et al., 2019), embora tenham surgido mais estudos com esta finalidade nos últimos anos (Figura 1). Entre os principais efeitos observados com o uso de MNEs está a redução da distribuição geográfica de espécies raras, ameaçadas de extinção ou de distribuição restrita (e.g., Zhang et al., 2019; McMahan et al., 2020). Nesse sentido, para a bacia do rio da Prata, que abrange Brasil, Uruguai, Argentina, Bolívia e Paraguai, Ruaro et al. (2019) demonstraram que a distribuição potencial do dourado *Salminus brasiliensis* tende a ser reduzida, sobretudo no cenário mais pessimista. Ainda, a porção centro-sul da bacia seria um importante refúgio climático para a espécie em 2050. No entanto, esta região tende a ser fragmentada em duas até 2080 (Ruaro et al., 2019). Por outro lado, espécies invasoras, geralmente, tendem a ampliar sua distribuição geográfica em função das mudanças climáticas (e.g., Hoveka et al., 2016; Liu et al., 2019; Mantovano et al., 2020; Ruberson & Olden, 2020). Por exemplo, áreas climaticamente adequadas para o mexilhão-dourado (*Limnoperna fortunei*) apresentam tendência de ampliação em áreas tropicais e subtropicais até 2050, enquanto que para o mexilhão-zebra (*Dreissena polymorpha*) isto deve ocorrer em áreas temperadas (Petsch et al., 2021).

Porém, um grupo ainda pouco explorado em estudos envolvendo o uso de MNEs para prever a distribuição de espécies de ambientes aquáticos continentais frente às mudanças climáticas são as macrófitas aquáticas (Figura 1), um grupo de formas vegetais macroscópicas adaptadas à vida aquática (Chambers et al., 2008). Embora nos últimos anos tenham sido publicados estudos de MNEs com macrófitas, os mesmos são voltados para espécies

invasoras. Por exemplo, diante das mudanças climáticas, espécies como *Salvinia auriculata* e *Hydrocotyle umbelatta* apresentam tendência de aumentar sua distribuição potencial para áreas não nativas até 2050 (Heneidy et al., 2019). No entanto, em suas áreas nativas, situadas nas Américas, as distribuições tendem a ser reduzidas no futuro (Heneidy et al., 2019). Já em um estudo com duas espécies invasoras no Sri Lanka, que considerou dois cenários climáticos distintos para o futuro, a distribuição de *Eichhornia crassipes* tende a reduzir até 2050 no país, mas deve ampliar novamente até 2070, principalmente em um cenário intermediário (Kariyawasan et al., 2021). Já *Salvinia molesta* tende a ter sua distribuição reduzida continuamente, tanto em cenário intermediário, quanto pessimista (Kariyawasan et al., 2021). Espécies nativas de macrófitas carecem de estudos investigando sua distribuição potencial diante de fatores como as mudanças climáticas.

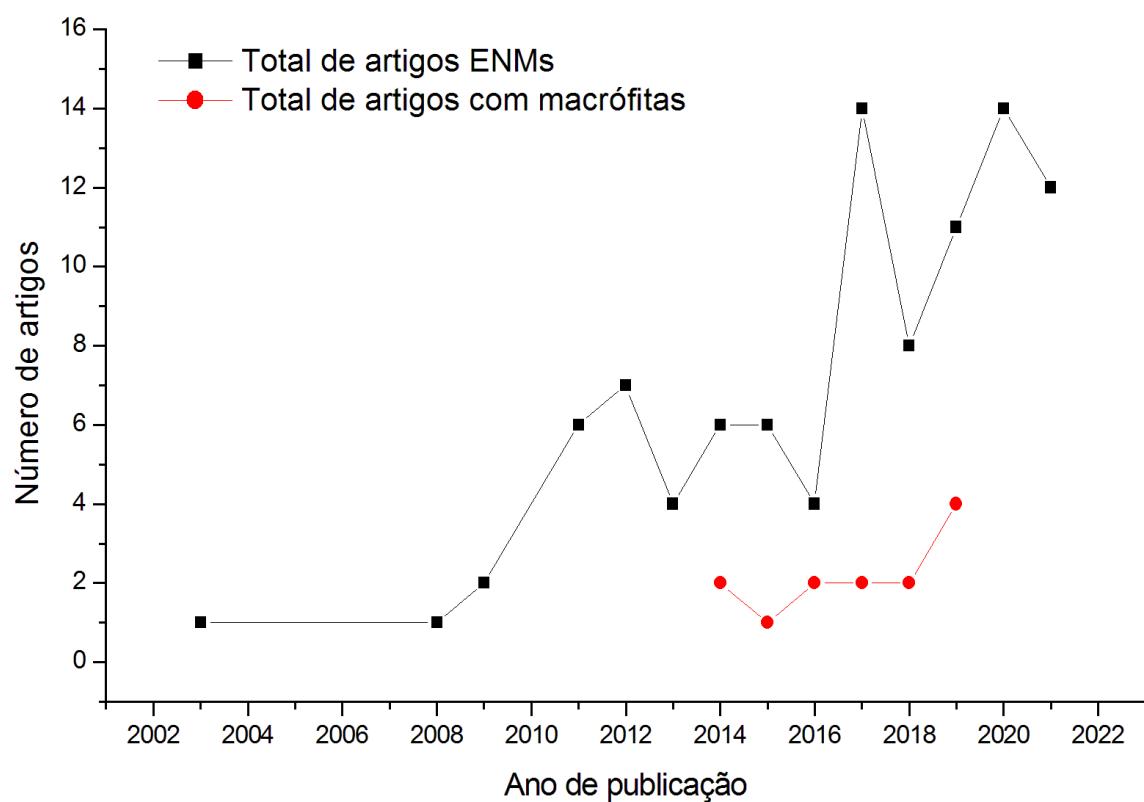


Figura 1. Comparação entre o número total de artigos envolvendo o uso de modelagem de nicho ecológico (MNE) para prever a distribuição de espécies de ambientes aquáticos continentais frente às mudanças climáticas e o número de artigos voltados para macrófitas aquáticas. A busca foi realizada usando a base de dados *Web of Science Core Collection* –

Clarivate Analytics (22 de janeiro de 2022) e baseou-se em artigos que continham, no título, resumo e palavras-chave, a combinação de termos: (“Global chang*” OR “Global climat* chang*” OR “Global biolog* chang*” OR “Global Warming” OR “Global Weather Chang” OR “climat* chang*”) AND (“ecological niche model*” OR “species distribution model*”) AND (freshwater* OR aquatic OR lake* OR river* OR pond* OR stream* OR wetland* OR reservoir* OR floodplain* OR stream* OR lotic* OR lentic*) NOT (marine OR sea OR ocean OR estuary OR estuaries), tendo sido considerados os artigos publicados até o ano de 2021.

Técnicas de modelagem

Como dito anteriormente, existem diferentes tipos de técnicas de modelagem, inclusive em relação aos dados exigidos para a elaboração dos MNEs. Além das variáveis ambientais, algumas técnicas utilizam apenas os registros de presença das espécies. No entanto, outras técnicas exigem outros tipos de registros, como os de ausência, que indicam locais onde a espécie não ocorre (Peterson et al., 2011). Algumas técnicas substituem os registros de ausências verdadeiras por pseudoausências, que são geradas através da seleção de *pixels* onde não há presenças da espécie (Peterson et al., 2011). Outro dado utilizado, muito confundido com as pseudoausências, é o *background*, que reúne uma amostragem das condições ambientais da área de estudo, incluindo locais onde a espécie está presente (Peterson et al., 2011). Nesta dissertação, utilizei quatro técnicas, duas delas utilizam apenas registros de presença (*Bioclim* e *Domain*) e duas requerem registros de presença e *background* (amostra de fundo) ou pseudoausências (*Support Vector Machine* e *Random Forest*).

O *Bioclim* pertencente ao grupo dos envelopes bioclimáticos (Booth et al., 2014). Sua principal característica é a elaboração de um envelope retilíneo a partir da amplitude de cada variável climática relacionada aos registros de presença da espécie (Carpenter et al., 1993), sendo considerados adequados para a sobrevivência da espécie os locais cujos valores se encontram dentro da amplitude das variáveis climáticas analisadas. O *Bioclim* assume independência entre a influência das variáveis ambientais sobre as espécies (Carpenter et al., 1993; Lima-Ribeiro & Diniz Filho, 2013). Já o *Domain* (Carpenter et al., 1993) é uma técnica de distância ambiental, que tem por princípio a aplicação da distância de Gower entre os pontos, determinando a adequabilidade ambiental de cada ponto (Carpenter et al., 1993).

O *Support Vector Machine* (SVM – Tax & Duin, 2004) é uma técnica do tipo *machine learning*. O SVM, em situações nas quais existem dois tipos de objetos (e.g., presenças e pseudoausências), elabora um hiperplano que separa tais objetos em duas classes de acordo com seu tipo (Guo et al., 2005). Finalmente, o *Random Forest* (Breiman, 2001) é uma técnica

de classificação que tem por base a elaboração de árvores de decisão formadas por diferentes porções aleatórias dos dados de treinamento (Breiman, 2001; Cutler et al., 2007). O algoritmo formula cada “nó” a partir de uma variável escolhida, sendo que esta variável não é escolhida com base em todas as variáveis disponíveis, mas de acordo com uma seleção aleatória de duas ou mais variáveis, elaborando cálculos com base na amostra de dados para escolha da variável que formará o nó (Breiman, 2001; Cutler et al., 2007). Para a formação do nó seguinte, será feito o mesmo procedimento, mas excluindo as variáveis utilizadas na etapa anterior. Assim, vai se constituindo cada árvore de decisão, dando origem a uma “floresta” e, ao final, dependendo da análise, o resultado pode ser uma média dos valores de cada árvore, se o objetivo for uma regressão, ou o resultado mais frequente, se o objetivo for classificação (Breiman, 2001; Cutler et al., 2007).

A Família Podostemaceae

Por ser um grupo sem fundamentos taxonômicos, as macrófitas reúnem espécies de diversas famílias botânicas, sendo que apenas de plantas vasculares são pelo menos 88 famílias (Chambers et al., 2008). Algumas famílias botânicas são formadas inteiramente por plantas aquáticas, entre elas está a família Podostemaceae.

Podostemaceae é a maior família de angiospermas estritamente aquáticas, havendo pelo menos 50 gêneros (Philbrick & Novelo, 2004; Bove, 2018) e 280 espécies (Cook & Rutishauser, 2007; Silva-Batista et al., 2019). Esta diversidade pode ser ainda maior, pois alguns trabalhos apontam que Podostemaceae possui cerca de 54 gêneros e 300 espécies (e.g., Koi et al., 2012). São plantas que geralmente ocorrem em ambientes lóticos, especialmente nas corredeiras, fixadas a substrato rochoso ou sobre troncos e galhos (Philbrick & Novelo, 2004; Tavares et al., 2006). A família está distribuída principalmente em rios de regiões tropicais e subtropicais (Koi et al., 2012), sendo seu maior centro a região pantropical (Bove, 2018). A família apresenta uma taxa de endemismo em torno de 15 a 37% (Philbrick et al., 2010), considerada significativa (Bove, 2018).

Segundo Philbrick & Novelo (2004), as espécies da família Podostemaceae ocorrem em ambientes que possuem substratos sólidos, águas correntes e limpas, incidência solar elevada, biofilme de cianobactérias e mudança sazonal do nível das águas. Esta última característica é de grande importância para a reprodução sexual e para a dispersão (Philbrick et al., 2010), pois a floração e frutificação das espécies ocorrem de acordo com a flutuação do nível das águas (Tavares et al., 2006).

Nesta dissertação, estudei cinco espécies de Podostemaceae quanto às suas distribuições potenciais frente às mudanças climáticas futuras, todas pertencentes ao gênero *Podostemum*, um gênero distribuído nas Américas, com cerca de 11 espécies (Philbrick & Novelo, 2004; Philbrick et al., 2010). Selecionei estas espécies porque possuem distribuição restrita, três delas estando distribuídas nas bacias hidrográficas sul-americanas do rio da Prata, Atlântico Sul e Sudeste, e duas estando distribuídas apenas nas bacias do rio da Prata e Atlântico Sul. Além disso, três espécies estão enquadradas em algum grau de ameaça de extinção de listas estaduais ou nacionais do Brasil (ver detalhes abaixo).

Podostemum comatum Hicken. está distribuída entre os estados da região Sul do Brasil e São Paulo, além de Argentina, Uruguai e Paraguai (Mello et al., 2011), com registros de presença nas bacias do rio da Prata e Atlântico Sul. É considerada uma espécie em perigo (EN) na lista da flora ameaçada de extinção do estado do Rio Grande do Sul (Rio Grande do Sul, 2014). Outra espécie que ocorre somente nas bacias do rio da Prata e Atlântico Sul é *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium*. Segundo Philbrick & Novelo (2004), *P. rutifolium* possui duas subespécies: *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, que está presente no sul brasileiro, sendo indicada a ocorrência também para a região sudeste (Bove & Philbrick, 2020a), além de Argentina, Uruguai e Paraguai (Philbrick & Novelo, 2004; Mello et al., 2011), e *P. rutifolium* subsp. *ricciforme*, com ocorrências em países como Colômbia, México, Belize e Costa Rica (Philbrick & Novelo, 2004; Crow & Philbrick, 2014). A espécie é classificada como vulnerável no Livro Vermelho da Flora do Brasil (Martinelli & Moraes, 2013).

Podostemum irgangii C. T. Philbrick & A. Novelo foi descrita pela primeira vez por Philbrick & Novelo (2001). É a espécie com distribuição mais restrita neste estudo, sendo endêmica dos estados da região sul do Brasil (Mello et al., 2011), com registros presentes nas áreas das bacias do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste. Esta espécie é classificada como Criticamente em Perigo (CR) pela lista da flora ameaçada de extinção do Rio Grande do Sul (Rio Grande do Sul, 2014). Outras duas espécies podem ser encontradas nas áreas das três bacias: *Podostemum distichum* (Cham.) Wedd. e *Podostemum muelleri* Warm.; a primeira está presente nos estados da região Sul e no Sudeste brasileiro (São Paulo e Minas Gerais) sendo indicada a ocorrência também para o estado de Goiás (Bove & Philbrick, 2020b), além de Argentina e Paraguai, sendo indicada sua presença também no Uruguai (Mello et al., 2011). A espécie é classificada como Pouco Preocupante (LC) quanto ao grau de ameaça (CNC Flora, 2021a). Já *P. muelleri* ocorre nos estados do Sul e em São Paulo, além da Argentina, sendo indicada a ocorrência também no Paraguai e Uruguai (Mello et al., 2011). Seu grau de ameaça também é considerado Pouco Preocupante (CNC Flora, 2021b).

Objetivo geral e objetivos específicos

Esta dissertação tem como objetivo geral avaliar como diferentes cenários futuros de mudanças climáticas afetarão a distribuição potencial de espécies de Podostemaceae.

Os objetivos específicos são:

- i) Estimar a distribuição atual de *Podostemum comatum*, *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, *P. irgangii*, *P. distichum* e *P. muelleri* nas bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Sudeste;
- ii) Estimar se haverá mudanças na área de distribuição das espécies para o meio do século (2041-2060) e final do século (2081-2100), considerando dois cenários socioeconômicos (SSP245 e SSP585).

REFERÊNCIAS

Araújo, M. B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 42-47.

Araújo, M. B., Anderson, R. P., Barbosa, A. M., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R., García, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B., Zimmermann, N. E., Rahbek, C., 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances* 5, 1-10.

Arneth, A., Shin, Y-J., Leadley, P., Rondinini C., Bukvarena, E., Kolb, M., Midgley, G. F., Palomo, I., Saito, O., 2020. Post-2020 biodiversity targets need to embrace climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117, 30882-30891.

Barbosa, F. G., Schneck, F., Melo, A. S., 2012. Use of ecological niche models to predict the distribution of invasive species: a scientometric analysis. *Brazilian Journal of Biology* 72, 821-829.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15, 365-377.

Bellard, C., Leclerc, C., Courchamp, F., 2015. Combined impacts of global changes on biodiversity across the USA. *Scientific Reports* 5, 1-11.

Booth, T.H., Nix, H. A., Busby, J. R., Hutchinson, M. F., 2014. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions* 20, 1-9.

Bove, C. P., 2018. Check-list da família Podostemaceae do estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia Série Botânica* 73, 329-334.

Bove, C.P., Philbrick, C.T. 2020a. *Podostemum* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB13685> (acesso 19 mar 2022).

Bove, C. P., Philbrick, C. T., 2020b. *Podostemum* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB13681> (acesso 19 mar 2022).

Breiman, L., 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45, 5-32.

Carpenter, G., Gillison, A. N., Winter, J., 1993. Domain: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2, 667-680.

Chambers, P. A., Lacoul, P., Murphy, K. J., Thomaz, S. M., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 9-26.

CNC Flora, 2021a. *Podostemum distichum* in Lista Vermelha da Flora Brasileira versão 2012.2. Centro Nacional de Conservação da Flora. <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Podostemum distichum> (acesso 31 ago 2021).

CNC Flora, 2021b. *Podostemum muelleri* in Lista Vermelha da Flora Brasileira versão 2012.2. Centro Nacional de Conservação da Flora. <http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Podostemum muelleri> (acesso 31 ago 2021).

Collins, S. D., McIntyre, N. E., 2015. Modeling the distribution of odonates: a review. *Freshwater Science* 34, 1144-1158.

Cook, C. D. K., Rutishauser, R., 2007. Podostemaceae. In *The Families and Genera of Vascular Plants* (K. Kubitzki, ed.). Springer, Berlin, v. 9, p. 304-344.

Crow, G. E., Philbrick, C. T., 2014. Podostemaceae. In: *Manual de Plantas de Costa Rica*. Vol. VII. Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C., Zamora, N. (eds.). Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 129, 332-336.

Cutler, D. R., Eduards Jr., T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J., Lawler, J. J., 2007. Random Forests for classification in ecology. *Ecology* 88, 2783-2792.

Daufresne, M., Roger, M. C., Capra, H., Lamouroux, N., 2004. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology* 10, 124-140.

Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., Mace, G. M., 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332, 53-58.

Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Rangel, T. F., Loyola, R. D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography* 32, 897-906.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J., Sullivan, C. A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81, 163-182.

Feng, X., Park, D. S., Walker, C., Peterson, A. T., Merow, C., Papes, M., 2019. A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models. *Nature Ecology and Evolution* 3, 1382-1395.

Fick, S. E., Hijmans, R. J., 2017. Worldclim2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302-4315.

Green, P. A., Vörösmarty, C. J., Harrison, I., Farrell, T., Sáenz, L., Fekete, B. M., 2015. Freshwater ecosystem services supporting humans: Pivoting from water crisis to water solutions. *Global Environmental Change* 34, 108-118.

Guo, Q., Kelly, M., Graham, C. H., 2005. Support vector machines for predicting distribution of Sudden Oak Death in California. *Ecological Modelling* 182, 75-90.

Haase, P., Pilotto, F., Li, F., Sundermann, A., Lorenz, A. W., Tonkin, J. D., Stoll, S., 2019. Moderate warming over the past 25 years has already reorganized stream invertebrate communities. *Science of the Total Environment* 658, 1531-1538.

Hari, R. E., Livingstone, D. M., Siber, R., Burkhardt-Holm, P., Güttinger, H., 2006. Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology* 12, 10-26.

Heino, J., Virkkala, R., Toinoven, H., 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84, 39-54.

Heneidy, S. Z., Halmay, M. W. A., Fakhry, A. M., El-Makawy, A. M., 2019. The status and potential distribution of *Hydrocotyle umbellata* L. and *Salvinia auriculata* Aubl. under climate change scenarios. *Aquatic Ecology* 53, 509-528.

Hoveka, L. N., Bezeng, B. S., Yessoufou, K., Boatwright, J. S., Van der Bank, M., 2016. Effects of climate change on the future distributions of the top five freshwater invasive plants in South Africa. *South African Journal of Botany* 102, 33-38.

IPCC, 2018. Summary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H. O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P. R., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Péan, C., Pidcock, R., Connors, S., Matthews, J. B. R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M. I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield, T. World Meteor. Org., Geneva, 32 pp.

IPCC, 2021. Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K.

Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.). Cambridge University Press. *In Press*.

Isaak, D. J., Luce, C. H., Rieman, B. E., Nagel, D. E., Peterson, E. E., Horan, D. L., Parkes, S., Chandler, G. L., 2010. Ecological Applications 20, 1350-1371.

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., Kessler, M., 2017. Data descriptor: climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. Scientific Data 4, 1-20.

Kariyawasan, C. S., Kumar, L., Ratnayake, S. S., 2021. Potential distribution of aquatic invasive alien plants, *Eichhornia crassipes* and *Salvinia molesta* under climate change in Sri Lanka. Wetlands Ecology and Management 29, 531-545.

Knouft, J. H., Ficklin, D. L., 2017. The potential impacts of climate change on biodiversity in flowing freshwater systems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 48, 111-133.

Koi, S., Kita, Y., Hirayama, Y., Rutishauser, R., Huber, K. A., Kato, M., 2012. Molecular phylogenetic analysis of Podostemaceae: implications for taxonomy of major groups. Botanical Journal of the Linnean Society 169, 461-492.

Liu, C., Comte, L., Xian, W., Chen, Y., Olden, J. D., 2019. Current and projected future risks of freshwater fish invasions in China. Ecography 42, 1-10.

Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solna, M., Turner, M. G., Field, C. B., Knowlton, N., 2020. Climate change and ecosystems: threats, opportunities and solutions. Philosophical Transactions of the Royal Society B 375, 20190104.

Mantovano, T., Bailly, D., Ferreira, J. H. D., Conceição, E. O., Cassemiro, F. A. S., Campos, R., Mormul, R. P., Rangel, T. F., Lansac-Tôha, F. A., 2020. A global analysis of the susceptibility of river basins to invasion of a freshwater zooplankton (*Daphnia lumholtzi*). Freshwater Biology 66, 683-698.

Mantyka-Pringle, C. S., Martin, T. G., Moffatt, D. B., Linke, S., Rhodes, J. R., 2014. Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology* 51, 572-581.

Martinelli, G., Moraes, M. A., 2013. Livro vermelho da flora do Brasil. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 1^a ed., 1100 pp.

McMahan, C. D., Fuentes-Montejo, C. E., Ginger, L., Carrasco, J. C., Chakrabarty, P., Matamoros, W. A., 2020. Climate change models predict decreases in the range of a microendemic freshwater fish in Honduras. *Scientific Reports* 10, 1-10.

Mello, A. S., Tavares, A. S., Trevisan, R., 2011. Podostemaceae in Southern Brazil. *Rodriguésia* 62, 867-885.

NASA, 2021. Global Climate Change: Vital Signs of the Planet. <http://climate.nasa.gov/vital-signs/> (accessed 26 ago 2021).

Pacifci, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Kovacs, K. M., Scheffers, B. R., Hole, D. G., Martin, T. G., Akçakaya, H. R., Corlett, R. T., Huntley, B., Bickford, D., Carr, J. A., Hoffmann, A. A., Midgley, G. F., Pearce-Kelly, P., Pearson, R. G., Williams, S. E., Willis, S. G., Young, B., Rondinini, C., 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5, 215-225.

Pearson, R. G., Dawson, T. P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361-371.

Peterson, A. T., 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103, 599-605.

Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M. B., 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, Princeton, 316p.

Petsch, D. K., Ribas, L. G. S., Mantovano, T., Pulzatto, M. M., Alves, A. T., Pinha, G. D., Thomaz, S. M., 2021. Invasive potential of golden and zebra mussels in present and future climatic scenarios in the world. *Hydrobiologia* 848, 2319-2330.

Philbrick, C. T., Bove, C. P., Stevens, H. I., 2010. Endemism in neotropical Podostemaceae 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97, 425-456.

Philbrick, C. T., Novelo, A. R., 2001. A new species of *Podostemum* (Podostemaceae) from the states of Paraná and Santa Catarina, Brazil. *Novon* 11, 92-96.

Philbrick, C. T., Novelo, A. R., 2004. Monograph of *Podostemum* (Podostemaceae). *Systematic Botany Monographs* 70, 1-106.

Poff, N. L., Pyne, M. I., Bledsoe, B. P., Cuhaciyan, C. C., Carlisle, D. M., 2010. Developing linkages between species traits and multiscaled environmental variation to explore vulnerability of stream benthic communities to climate change. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 1441-1458.

Radinger, J., Holker, F., Horky, P., Slavik, O., Dendoncker, N., Wolter, C., 2016. Synergistic and antagonistic interactions of future land use and climate change on river fish assemblages. *Global Change Biology* 22, 1505-1522.

Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., Kidd, K. A., MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., Smol, J. P., Taylor, W. W., Tockner, K., Vermaire, J. C., Dudgeon, D., Cooke, S. J., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94, 849-873.

Rio Grande do Sul, Secretaria do Meio Ambiente, 2014. Decreto nº 52.109, de 2 de dezembro de 2014. Diário Oficial do Estado (n. 233). Porto Alegre: Estado do Rio Grande do Sul, 2014 pp. 5-11, 2014.

Robinson, L. M., Elith, J., Hobday, A. J., Pearson, R. G., Kendall, B. E., Possingham, H. P., Richardson, A. J., 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons

from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography* 20, 789-802.

Ruaro, R., Conceição, E. O., Silva, J. C., Cafófo, E. G., Angulo-Valencia, M. A., Mantovano, T., Pineda, A., de Paula, A. C. M., Zanco, B. F., Capparros, E. M., Moresco, G. A., Oliveira, I. J., Antiqueira, J. L., Ernandes-Silva, J., da Silva, J. V. F., Adelino, J. R. P., dos Santos J. A., Ganassin, M. J. M., Iquematsu, M. S., Landgraf, G. O., Lemes, P., Cassemiro, F. A. S., Batista-Silva, V. F., Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T. F., Agostinho, A. A., Baily, D., 2019. Climate change will decrease the range of a keystone fish species in La Plata River Basin, South America. *Hydrobiologia* 836, 1-19.

Ruberson, E. S., Olden, J. D., 2020. An invader in salmonid rearing habitat: current and future distributions of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) in the Columbia River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77, 314-325.

Sala, O. E., Chaplin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloompeld, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall, D. H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1771-1774.

Segurado, P., Araújo, M. B., 2004. An evaluation of methods for modeling species distributions. *Journal of Biogeography* 31, 1555-1568.

Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C. G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., Barbosa, A. M., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 456, 1-33.

Silva-Batista, I. C., Koschnitze, C., Bove, C. P., 2019. Reproductive assurance in three Neotropical species of Podostemaceae: strategies of self-pollination and the first report of apomixis. *Hoehnea* 47, 1-9.

Soberón, J., Peterson, A. T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1-10.

Strange, N., Thorsen, B. J., Bladt, J., Wilson, K. A., Rahbek, C., 2011. Conservation policies and planning under climate change. *Biological Conservation* 144, 2968-2977.

Strayer, D. L., Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29, 344-358.

Tavares, A. S., Odnetz, O., Enricone, A., 2006. A família Podostemaceae em rios amazônicos e comunidades de insetos associados. *Insula* 35, 19-50.

Tax, D. M. J., Duin, R. P. W., 2004. Support Vector Data description. *Machine Learning* 54, 45-66.

Tilman, D., Clark, M., Williams, D. R., Kimmel, K., Polasky, S., Packer, C., 2017. Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546, 73-81.

Troia, M. J., Kaz, A. L., Niemeyer, J. C., Giam, X., 2019. Species traits and reduced habitat suitability limit efficacy of climate change refugia in streams. *Nature Ecology & Evolution* 3, 1321-1330.

Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., Kadmon, R., 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* 13, 397-405.

Urbina-Cardona, N., Blair, M. E., Londoño, M. C., Loyola, R., Velásque-Tibatá, J., Morales-Devia, H., 2019. Species distribution modeling in Latin America: A 25-year retrospective view. *Tropical Conservation Science* 12, 1-19.

Vaz, U. L., Cunha, H. F., Nabout, J. C., 2015. Trends and biases in global scientific literature about ecological niche models. *Brazilian Journal of Biology* 75, 17-24.

Williams-Subiza, E. A., Epele, L. B., 2021. Drivers of biodiversity loss in freshwater environments: A bibliometric analysis of the recent literature. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 1-12.

Woodward, G., Perkins, D. M., Brown, L. E., 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365, 2093-2106.

WWF Brasil - SILVA, P. L. A, 2018. Biodiversidade e mudanças climáticas no Brasil: levantamento e sistematização de referências. WWF Brasil, Brasília, 58 pp.

Zhang, Z., Mammola, S., Liang, Z., Capinha, C., Wei, Q., Wu, Y., Zhou, J., Wang, C., 2019. Future climate change will severely reduce habitat suitability of the Critically Endangered Chinese giant salamander. *Freshwater Biology* 65, 971-980.

CAPÍTULO 1

Distribuição potencial de espécies de Podostemaceae frente às mudanças climáticas

Formatado de acordo com as normas da revista Hydrobiologia.

Distribuição potencial de espécies de Podostemaceae frente às mudanças climáticas

Celomar Severo de Sena, Fabiana Schneck, Fabiana Gonçalves Barbosa

Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais
Universidade Federal do Rio Grande, ICB, Campus Carreiros, Rio Grande, Brasil
Email do autor correspondente: celomarssena1994@gmail.com

Resumo

As mudanças climáticas em curso representam uma ameaça aos ecossistemas aquáticos continentais, com potencial de reduzir a biodiversidade aquática e alterar processos ecológicos. Podostemaceae é uma família de plantas estritamente aquáticas, cujo ciclo de vida é diretamente relacionado com os ciclos hidrológicos. Nossa objetivo foi avaliar como diferentes cenários futuros de mudanças climáticas afetarão a distribuição potencial de cinco espécies do gênero *Podostemum* que ocorrem nas bacias sul-americanas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste. A distribuição potencial das espécies foi avaliada para o presente e para dois períodos futuros (meio e final do século), utilizando modelos de nicho ecológico. Os modelos consenso indicaram reduções entre 18 e 67% e entre 33 e 94,5%, para o meio e final do século, respectivamente, a depender do cenário e da espécie. *Podostemum irgangii* foi a espécie com distribuição mais restrita no presente e com maior redução no futuro, perdendo aproximadamente 50% da área climaticamente adequada já no meio do século. No entanto, identificamos uma área de planalto na região sul do Brasil que se manteve climaticamente adequada para todas as espécies, apresentando potencial como refúgio climático. Estes resultados podem auxiliar na elaboração de estratégias para assegurar a permanência das espécies de *Podostemum* em suas áreas de ocorrência.

Palavras-chave: ambientes lóticos; bacias hidrográficas; modelagem de nicho ecológico; *Podostemum*; refúgios climáticos.

Introdução

As mudanças climáticas representam uma das principais ameaças à biodiversidade de ambientes aquáticos continentais (Reid et al., 2019; Barbarossa et al., 2021). Isso porque as mudanças climáticas podem ocasionar uma série de alterações nesses ecossistemas, como aumento na temperatura da água e redução na concentração de oxigênio, o que pode resultar em efeitos diretos sobre a biodiversidade (Knouft & Ficklin, 2017). Além disso, as mudanças climáticas podem interagir com outros estressores ambientais, aumentando ainda mais a vulnerabilidade das espécies (Piggott et al., 2015; Dudgeon, 2019). Diante das mudanças climáticas em curso, aspectos fundamentais do ciclo de vida das espécies têm sido afetados, como comportamento (Doorslaer et al., 2009), tamanho corporal (Sheridan & Bickford, 2011) e reprodução (Krabbenhoft et al., 2014), alterando também suas distribuições geográficas (Comte & Grenouillet, 2013; Assandri, 2021). Além disso, estima-se que aproximadamente 50% das espécies aquáticas podem ser afetadas diante das condições climáticas futuras (Reid et al., 2019), o que pode elevar o risco de extinção (Arneth et al., 2020).

Enquanto para espécies terrestres é esperada uma mudança na distribuição em direção aos polos (e.g., Boisvert-Marsh, 2021) ou em direção a maiores altitudes (e.g., Kelly & Goulden, 2008), em ambientes aquáticos de água doce a dispersão da maioria dos organismos, especialmente aqueles de dispersão passiva, é restrita pela estrutura dendrítica e fragmentada das redes hidrográficas (Fagan, 2002). Como consequência, barreiras naturais, além de barreiras antropogênicas, podem reduzir a habilidade destas espécies em encontrar habitats adequados (Strayer & Dudgeon, 2010; Troia et al., 2019). Por exemplo, Troia et al. (2019) sugeriram que espécies de peixes com baixa capacidade de dispersão não deverão ser capazes de acompanhar as mudanças para montante dos seus ambientes termicamente adequados. Além disso, as cabeceiras dos rios são como pontos terminais, a partir dos quais não é mais possível avançar. Porém, as evidências de redução na área de distribuição de espécies de ambientes aquáticos continentais são fortemente enviesadas para espécies animais (e.g., Rahel et al., 1996; Comte & Grenouillet, 2013; Ruaro et al., 2019; Assandri, 2021), enquanto pouco se conhece sobre os efeitos das mudanças climáticas em espécies de plantas aquáticas. De fato, os estudos com plantas aquáticas têm focado em espécies invasoras (e.g., Heneidy et al., 2019; Kariyawasan et al., 2021).

Dentre as plantas angiospérmicas, a família Podostemaceae se destaca por ser a maior formada estritamente por espécies aquáticas (e.g., Philbrick & Novelo, 2004; Philbrick et al., 2010). São aproximadamente 54 gêneros e 300 espécies que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais (Koi et al., 2012). Estas plantas possuem adaptações morfológicas e ecológicas

para viverem aderidas a substratos rochosos ou sobre troncos e galhos em ambientes lóticos (Philbrick & Novelo, 2004; Tavares et al., 2006) ocorrendo, principalmente, em corredeiras e cachoeiras (Tavares et al., 2006). Estas plantas atuam como componentes-chave nos ambientes lóticos ao aumentarem a heterogeneidade de habitats e criarem refúgios para insetos e outros organismos, além de atuarem como importantes fontes de energia (Odinetz-Collart et al., 2001). Diversas espécies desta família apresentam distribuição restrita, incluindo as espécies congenéricas *Podostemum comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, encontradas exclusivamente em uma pequena porção da América do Sul, nas bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste (Figura 1). A espécie de distribuição mais restrita é *P. irgangii*, endêmica do sul do Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná), ocorrendo exclusivamente nas áreas de planalto das bacias do rio Iguaçu e Uruguai (Mello et al., 2011). Dentre as espécies estudadas aqui, *P. comatum* e *P. irgangii* são classificadas como Em Perigo (EN) e Criticamente em Perigo (CR), respectivamente, na lista da Flora Ameaçada do Rio Grande do Sul (2014). *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium* é classificada como Vulnerável (VU) no Livro Vermelho da Flora do Brasil (Martinelli & Moraes, 2013). Até hoje, não há estudos que buscaram avaliar a área potencial de distribuição contemporânea destas espécies ou que buscaram prever mudanças nas suas áreas de distribuição frente às mudanças climáticas deste século. Porém, é fundamental conhecer a área de distribuição potencial de uma espécie e os possíveis efeitos das mudanças climáticas sobre esta distribuição para que se possa obter uma base teórica sólida para o desenvolvimento de estratégias de conservação (e.g., Kujala et al., 2013; Jones et al., 2016).

Uma importante ferramenta para a previsão da distribuição geográfica das espécies diante das condições climáticas futuras é a Modelagem de Nicho Ecológico (MNE), alicerçada na teoria de nicho (Pearson & Dawson, 2003; Peterson et al., 2011). Para tal, os modelos de nicho ecológico são elaborados através de técnicas de modelagem que utilizam registros de presença de espécies e variáveis climáticas atuais, sendo na sequência projetados em uma área geográfica de interesse, considerando cenários climáticos futuros. Isto permite que, a partir do nicho climático contemporâneo, sejam gerados mapas de adequabilidade climática que indicam a distribuição futura da espécie (Pearson & Dawson, 2003). No que diz respeito a mudanças climáticas, a MNE tem sido amplamente usada para analisar a distribuição geográfica de espécies aquáticas nos mais diversos contextos. Por exemplo, ela tem sido usada para identificar áreas que podem ser potencialmente colonizadas por espécies exóticas invasoras (Kariyawasan et al., 2021) ou por vetores de parasitos causadores de doenças

(Palasio et al., 2021), assim como para a previsão da adequabilidade futura de áreas protegidas (Frederico et al., 2021) e para a previsão de mudanças na riqueza e composição de espécies (Markovic et al., 2014).

Neste estudo avaliamos como diferentes cenários climáticos futuros afetarão a distribuição geográfica potencial de cinco espécies do gênero *Podostemum* que ocorrem exclusivamente na porção da América do Sul que abrange as bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Sudeste. Para isso, nós estimamos a área de distribuição contemporânea de cada espécie e, em seguida, avaliamos mudanças na distribuição das áreas climaticamente adequadas, considerando dois períodos (meio e final do século) e dois cenários climáticos e de aumento da temperatura global.

Material e métodos

Área de estudo

Este trabalho se concentrou na área de três bacias hidrográficas da América do Sul: rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste (Fig.1). A bacia do rio da Prata constitui a segunda maior área de drenagem sul-americana, sendo também a quinta maior no mundo (Coronel et al., 2006). Os principais rios desta região são o Paraguai, Uruguai e Paraná, cada um possuindo sua própria bacia hidrográfica. Apresenta uma extensão de aproximadamente 3,1 milhões km², com sua área distribuída entre Brasil, Argentina, Bolívia, Paraguai e Uruguai, sendo que a maior parte de sua superfície se distribui em território brasileiro (Garcia & Vargas, 1996).

A bacia hidrográfica do Atlântico Sul inclui o sul do Brasil e o leste do Uruguai, correspondendo à sub-região hidrográfica 39a do *Global International Waters Assessment* (GIWA; Marques et al., 2004). As bacias hidrográficas do Guaíba e do Litoral do Rio Grande do Sul, além dos rios uruguaios, escoam suas águas para o sistema lagunar Patos-Mirim. Entre os principais rios destas duas bacias estão o Jacuí, Gravataí, Camaquã, Jaguão e Piratini (ANA, 2015). A terceira unidade hidrográfica da bacia do Atlântico Sul é formada predominantemente por rios de menor porte que escoam diretamente no Oceano Atlântico nos litorais de Santa Catarina e Paraná (ANA, 2015). A bacia possui uma área de aproximadamente 187 mil km² no Brasil (ANA, 2015) e 33 mil km² no Uruguai (Marques et al., 2004).

A bacia hidrográfica do Atlântico Sudeste ocorre unicamente em território brasileiro, ocupando 2,5% do território e se estendendo entre os estados de Minas Gerais, São Paulo, Espírito Santo, Rio de Janeiro e Paraná (ANA, 2015). Esta bacia é formada pelas bacias

hidrográficas do rio Doce, rio Paraíba do Sul e rio Ribeira de Iguape, além de bacias que drenam rios litorâneos (ANA, 2015).

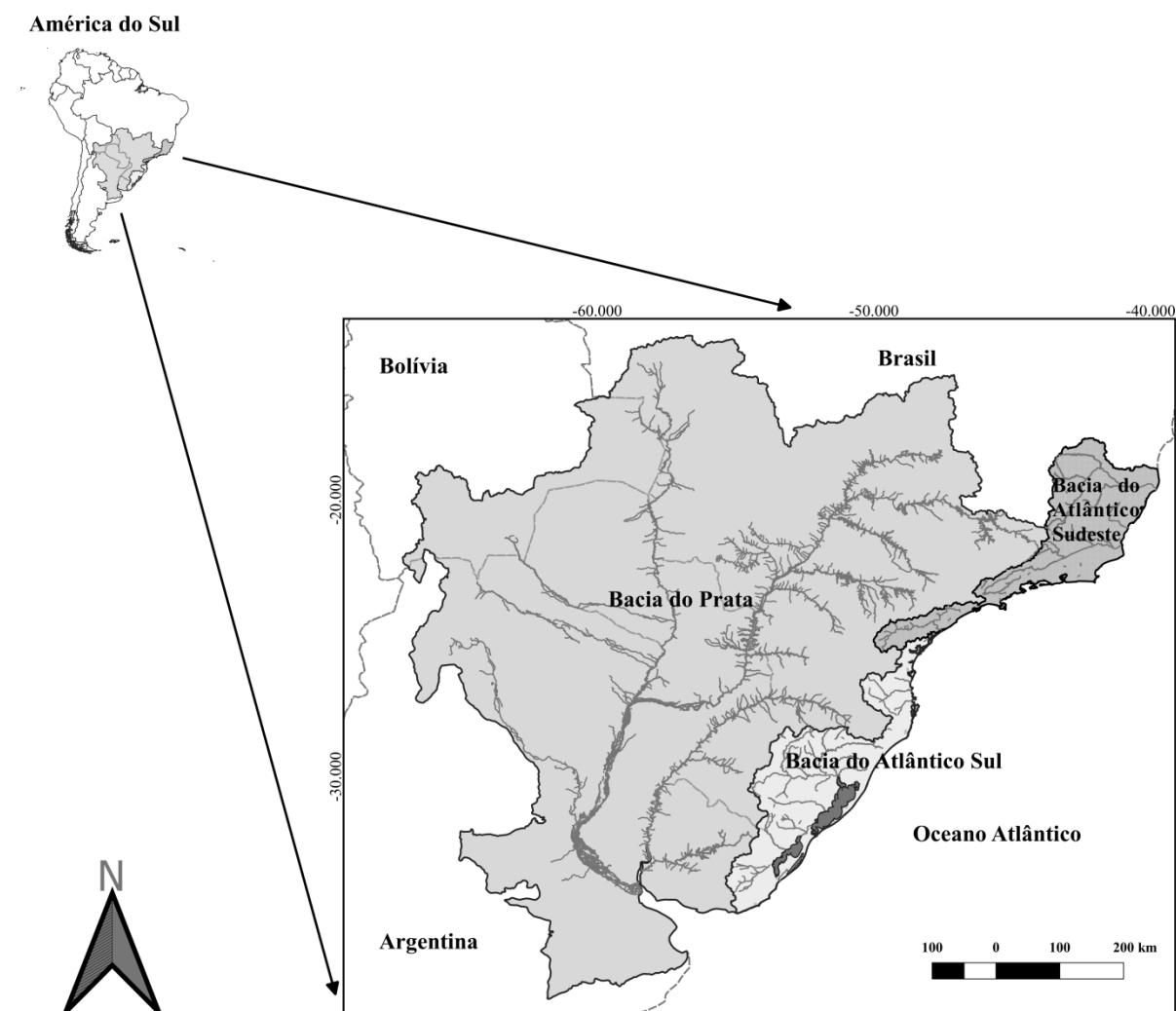


Fig. 1 Bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste na América do Sul. Os principais rios são apresentados.

Dados de ocorrência das espécies

Os registros de presença das cinco espécies de Podostemaceae (*Podostemum comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*) foram obtidos a partir dos repositórios *Global Biodiversity Information Facility* - GBIF (<https://www.gbif.org/>), SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira - SibBR (<https://www.sibbr.gov.br/>) e REFLORA (<https://reflora.jbrj.gov.br/>), além de literatura científica (Philbrick & Novelo, 2004; Mello et al., 2011). Cabe ressaltar que

Philbrick & Novelo (2004) consideram que *P. rutifolium* apresenta duas subespécies, subsp. *ricciiforme* e subsp. *rutifolium*, sendo que apenas a última ocorre na área de estudo.

Os registros de presença das espécies foram selecionados em duas etapas. Na primeira etapa, foram selecionados apenas os registros obtidos a partir de 1970, visto que este é o primeiro ano para o qual as variáveis climáticas atuais têm informações, e os registros com indicação de coordenadas geográficas. Na segunda etapa, foram excluídos registros duplicados e somente um registro de ocorrência foi selecionado aleatoriamente para cada célula de grade de resolução de 2,5 minutos (~5 km; mesma resolução das variáveis climáticas), a fim de reduzir o efeito de viés de amostragem (Boria et al., 2014). Essa etapa foi realizada no ambiente R (R Core Team, 2019). Ao final, foram obtidos 33 registros para *P. comatum*, 64 para *P. distichum*, 12 para *P. irgangii*, 32 para *P. muelleri* e 48 para *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*.

Variáveis climáticas

As condições climáticas atuais (1970-2000) e futuras foram obtidas através da base Worldclim versão 2.1 (<https://www.worldclim.org/>), sendo um total de 19 variáveis bioclimáticas originadas de temperatura e precipitação com resolução de 2,5 minutos (Fick & Hijmans, 2017). Para as projeções das condições climáticas futuras foram selecionados dois períodos temporais (2041-2060 e 2081-2100) com base em três modelos climáticos globais (*Global Climate Models* - GCMs: Canesm5, CNRM-M6-1 e MIROC6) e dois cenários socioeconômicos (*Shared Socioeconomic Pathways* - SSPs: SSP245 e SSP585 – Eyring et al., 2016) de acordo com o *Coupled Model Intercomparison Project Phase 6* - CMIP6 (Eyring et al., 2016). O SSP245 é um cenário intermediário, no qual as emissões de dióxido de carbono (CO₂) seguem aumentando até o final do século e o aumento da temperatura pode chegar a 4,2 °C. O SSP585, no entanto, é o cenário mais pessimista, apresentando a maior emissão de gases de todos os SSPs, sendo esperado um aquecimento de 5,1 °C ao final do século. Os três modelos climáticos globais foram selecionados porque, de acordo com Brunner et al. (2020), esses modelos são dissimilares, o que permite preservar a incerteza das condições climáticas futuras (Diniz-Filho et al., 2009).

Seleção das variáveis climáticas

Para cada espécie, o recorte das camadas climáticas foi delimitado pela sua área acessível (M dentro do diagrama BAM; Barve et al., 2011), ou seja, a área geográfica das bacias hidrográficas onde ocorre a distribuição da espécie. *Podostemum distichum*, *P. irgangii* e *P.*

muelleri ocorrem nas bacias do rio da Prata, Atlântico Sul e Sudeste. Já *P. comatum* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium* ocorrem apenas nas bacias do rio da Prata e Atlântico Sul e, portanto, o recorte das camadas climáticas para estas duas espécies não envolve a área do Atlântico Sudeste.

Posteriormente, as 19 variáveis bioclimáticas atuais foram submetidas a uma análise de correlação de Pearson para selecionar as variáveis climáticas menos correlacionadas ($r < 0,7$; Anexo 1) (Dormann et al., 2013), usando a função *findCorrelation* do pacote caret (Kuhn et al., 2021) no ambiente R (R Core Team, 2019). Para espécies com ocorrência nas três bacias (*P. distichum*, *P. irgangii* e *P. muelleri*), as variáveis climáticas selecionadas foram: bio 2 (amplitude diurna média de temperatura), bio 7 (amplitude anual de temperatura), bio 9 (temperatura média do trimestre mais seco), bio 10 (temperatura média do trimestre mais quente), bio 13 (precipitação do trimestre mais úmido) e bio 15 (sazonalidade de precipitação). Para espécies com ocorrência em duas bacias (*P. comatum* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*) foram selecionadas as mesmas variáveis descritas acima, com exceção de bio 15, além da seleção da variável bio 19 (precipitação do trimestre mais frio).

Modelagem de nicho ecológico

Para prever a distribuição geográfica potencial das cinco espécies de Podostemaceae sob condições climáticas futuras foram utilizados modelos de nicho ecológico. Para cada espécie foram gerados modelos de nicho ecológico nas condições climáticas atuais usando quatro técnicas de modelagem distintas: (i) Bioclim (Booth et al., 2014), (ii) Domain (Carpenter et al., 1993), (iii) Support Vector Machine (SVM; Tax & Duin, 2004) e (iv) Random Forest (RF; Breiman, 2001). Ainda, foi necessária a geração de registros de pseudoausências para cada espécie, de quantidade igual à dos registros de presença. Para cada técnica de modelagem utilizada, os registros de presença e de pseudoausências das espécies foram divididos, de modo aleatório, em dois conjuntos de dados: (i) dados de treino, composto por 75% dos registros, utilizado para geração (calibração) dos modelos e (ii) dados de teste, composto por 25% dos registros, utilizado na avaliação dos modelos. Esse procedimento foi repetido 50 vezes.

Os modelos de nicho ecológico para cada espécie foram gerados para toda sua área acessível e, em seguida, projetados para a área geográfica das três bacias hidrográficas (Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste) em cada período de tempo (atual, meio do século e final do século). Em seguida, as previsões contínuas de adequabilidade climática dos modelos de nicho ecológico foram convertidas em mapas binários de presença e ausência em cada célula

(ou seja, adequados/inadequados) usando limite que maximiza a sensibilidade e especificidade (*Max Sens Spec*) de cada modelo (Liu et al., 2016). Por fim, seguindo a abordagem *ensemble forecasting* (Araújo & New, 2007) para reduzir as incertezas de técnicas de modelagem, modelos climáticos globais e cenários socioeconômicos (Thuiller et al., 2019), os mapas binários foram combinados para calcular a frequência de presenças previstas para cada célula da grade, resultando para cada espécie: (i) um único mapa consenso de previsão de adequabilidade climática atual e (ii) dois mapas consensuais por período de tempo futuro, um para cada cenário socioeconômico.

Os modelos foram validados com o valor de AUC (*Area Under Curve*), que é a área situada sobre a curva ROC (*Receiver Operator Characteristic*) (Fielding & Bell, 1997). AUC serve como um indicativo de precisão do modelo, com seus valores variando entre 0 e 1, sendo que quanto mais próximo de 1 é o valor de AUC, melhor o desempenho do modelo (Jimenez-Valverde, 2012). Assim, valores de AUC superiores a 0,7 denotam um bom desempenho do modelo (Swets, 1988). Os modelos de nicho ecológico foram processados utilizando os pacotes dismo (Hijmans et al., 2017), randomForest (Breiman & Cutler, 2018) e kernlab (Karatzoglou et al., 2019) no ambiente R (R Core Team, 2019).

Análise de participação de incertezas

Para avaliar o quanto os diferentes modelos de nicho ecológico, modelos climáticos globais e cenários socioeconômicos contribuem para as diferenças de predição entre os mapas, utilizamos Análises de Variância (ANOVA) de três fatores sem replicação (Sokal & Rohlf, 1995). A análise foi realizada para cada célula do conjunto de dados completo de cada espécie, utilizando a adequabilidade da espécie como variável resposta e os modelos de nicho ecológico (MNE), os modelos climáticos globais (MCG) e os cenários socioeconômicos (CSE) como as variáveis explanatórias (Diniz-Filho et al., 2009). A partir da análise, obtivemos a variância (soma de quadrados) relacionada exclusivamente aos MNE, MCG e CSE, além da variância atribuída às interações de segundo (MNE x MCG; MNE x CSE; MCG x CSE) e terceiro grau (MNE x MCG x CSE).

Resultados

Performance dos modelos

As médias de AUC de todos os modelos por técnica de modelagem ficaram acima de 0,7, o que pode ser considerado um bom desempenho preditivo (Tabela 1). A espécie com maiores

valores médios de AUC foi *Podostemum distichum*, com AUC = 0,9 para os modelos utilizando a técnica Domain, seguido dos modelos SVM e RF, com AUC = 0,89. *Podostemum muelleri* também apresentou AUC médio de 0,89 para os modelos SVM. A espécie com menor valor médio de AUC foi *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, que apresentou valor de 0,8 para todos os modelos (Tabela 1).

Tabela 1 Valores médios de AUC (*Area Under Curve*) por técnica de modelagem para cada uma das cinco espécies de *Podostemum*. SVM, Support Vector Machine; RF, Random Forest.

Técnica de modelagem	AUC (média ± DP)				
	<i>P. comatum</i>	<i>P. distichum</i>	<i>P. irgangii</i>	<i>P. muelleri</i>	<i>P. rutifolium</i> subsp. <i>rutifolium</i>
Bioclim	0,84 ± 0,12	0,87 ± 0,08	0,84 ± 0,17	0,84 ± 0,13	0,80 ± 0,11
Domain	0,85 ± 0,11	0,90 ± 0,06	0,83 ± 0,20	0,86 ± 0,10	0,80 ± 0,10
SVM	0,81 ± 0,11	0,89 ± 0,07	0,84 ± 0,19	0,89 ± 0,09	0,80 ± 0,10
RF	0,85 ± 0,11	0,89 ± 0,07	0,85 ± 0,17	0,86 ± 0,13	0,80 ± 0,11

Distribuição das espécies de Podostemaceae

As espécies *P. comatum* e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, que ocorrem somente nas bacias do rio da Prata e do Atlântico Sul, possuem a maior amplitude de áreas climaticamente adequadas no presente (Figs. 2A, 6A), assim como *P. distichum* e *P. muelleri*, presentes nas três bacias (Figs. 3A, 5A). Em contrapartida, *P. irgangii* possui a área de distribuição potencial mais restrita para o presente, abrangendo aproximadamente 40% da região do Atlântico Sul e parte da porção leste da bacia da Prata, além de uma pequena mancha na porção sul da região do Atlântico Sudeste (Fig. 4A).

Para o futuro, os modelos apresentaram resultados similares para as cinco espécies de *Podostemum*, independentemente da área de ocorrência atual, havendo uma tendência crescente de redução da área de distribuição de todas as espécies (Tabela 2, Figs. 2-6). Para o meio do século (2041-2060), todas as espécies tiveram sua distribuição reduzida no cenário SSP245 (Figs. 2B, 3B, 4B, 5B, 6B), sendo que *P. distichum* apresentou ainda deslocamento de sua distribuição potencial para a porção sul da região do Atlântico Sul (Fig. 3B). Para o cenário SSP585, a tendência de redução se mantém para *P. distichum* (Fig. 3C), *P. irgangii* (Fig. 4C), *P. muelleri* (Fig. 5C) e *P. rutifolium* subsp. *rutifolium* (Fig. 6C), sendo que apenas *P. comatum* apresentou um quadro semelhante ao previsto para o cenário SSP245 (Fig. 2C). A redução na área de distribuição das espécies no meio do século pode superar 45% para

P. distichum e *P. irgangii* no cenário SSP245, enquanto no cenário mais pessimista quatro espécies teriam perdas acima de 45%, chegando a 66,9% para *P. irgangii* (Tabela 2).

Para o final do século (2081-2100), a tendência de redução da distribuição potencial das espécies se intensifica no cenário SSP245, especialmente para *P. irgangii* (Fig. 4D) e *P. muelleri* (Fig. 5D). Já no cenário SSP585, os modelos sugerem que todas as espécies devem ter sua distribuição fortemente reduzida ao final do século XXI (Figs. 2E, 3E, 4E, 5E, 6E). *Podostemum irgangii* é a espécie mais afetada pela perda de área climaticamente adequada. Esta espécie apresenta discreta expansão de sua distribuição quando comparados os cenários SSP585 do meio do século e SSP245 do final do século. No entanto, no cenário mais pessimista, *P. irgangii* reduz sua distribuição drasticamente, restando uma pequena mancha na divisa entre as bacias do rio da Prata e Atlântico Sul (Fig. 4E). A perda de áreas climaticamente estáveis ao final do século é superior a 50% para todas as espécies mesmo no cenário SSP245, com exceção de *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*. Para o cenário mais pessimista SSP585, as perdas de área variam entre 74,1% para *P. comatum* e 94,5% para *P. irgangii* (Tabela 2).

Considerando áreas climaticamente adequadas no futuro, as previsões indicam que uma região limítrofe entre as bacias do rio da Prata e Atlântico Sul, situada sobre o estado de Santa Catarina, seria uma região importante para a manutenção de todas estas cinco espécies, já a partir do meio do século (Figs. 2-6). Além disso, esta área é a única que se manteria viável para todas as espécies no cenário mais pessimista do final do século (Figs. 2E, 3E, 4E, 5E, 6E). Para o final do século, pode-se observar ainda um processo de fragmentação na área de distribuição de todas espécies no cenário SSP585, com *P. distichum*, *P. irgangii* e *P. muelleri* tendo suas áreas fragmentadas também no cenário SSP245 (Figs. 3D, 4D, 5D).

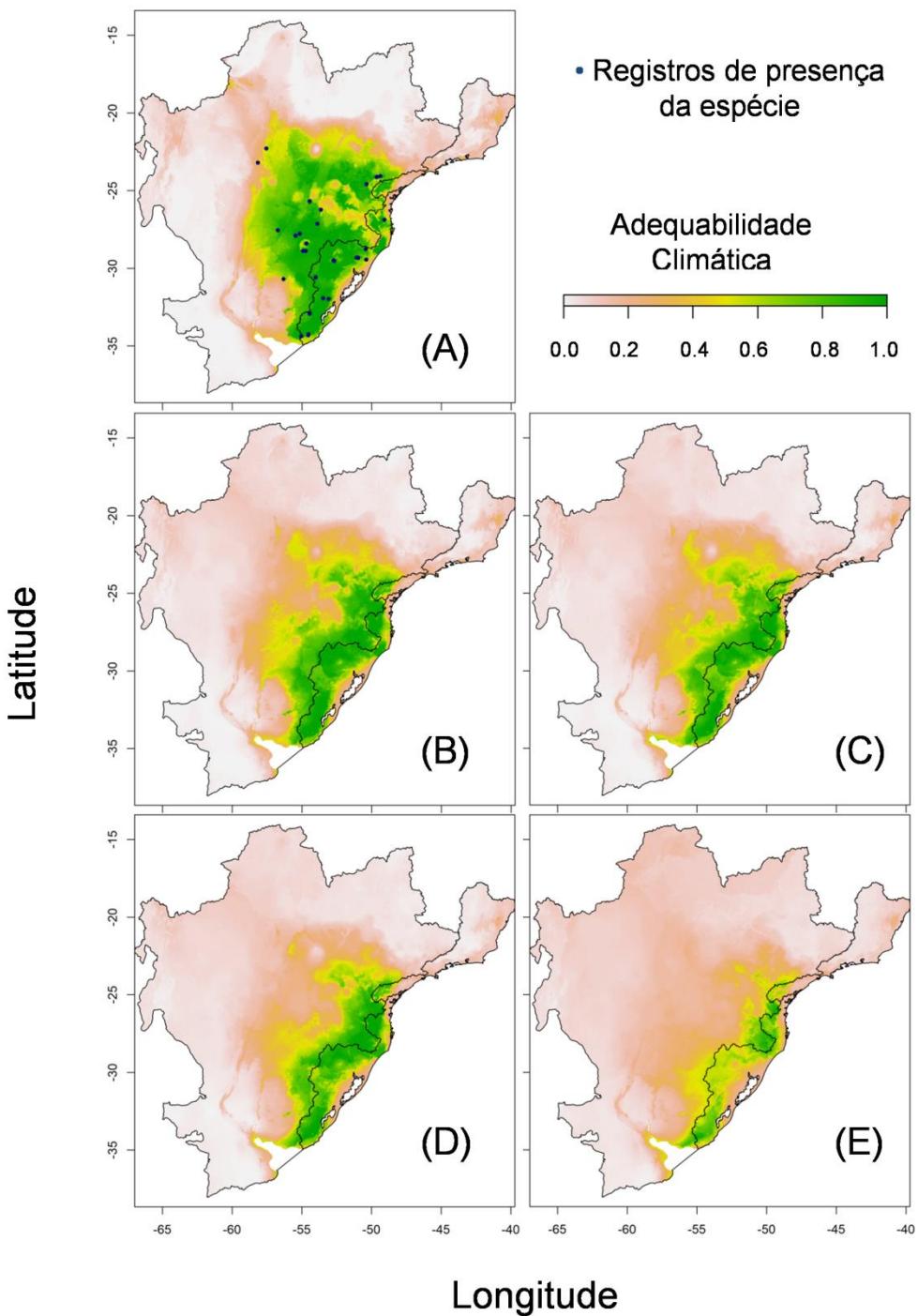


Fig. 2 Distribuição potencial de *Podostemum comatum* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100)

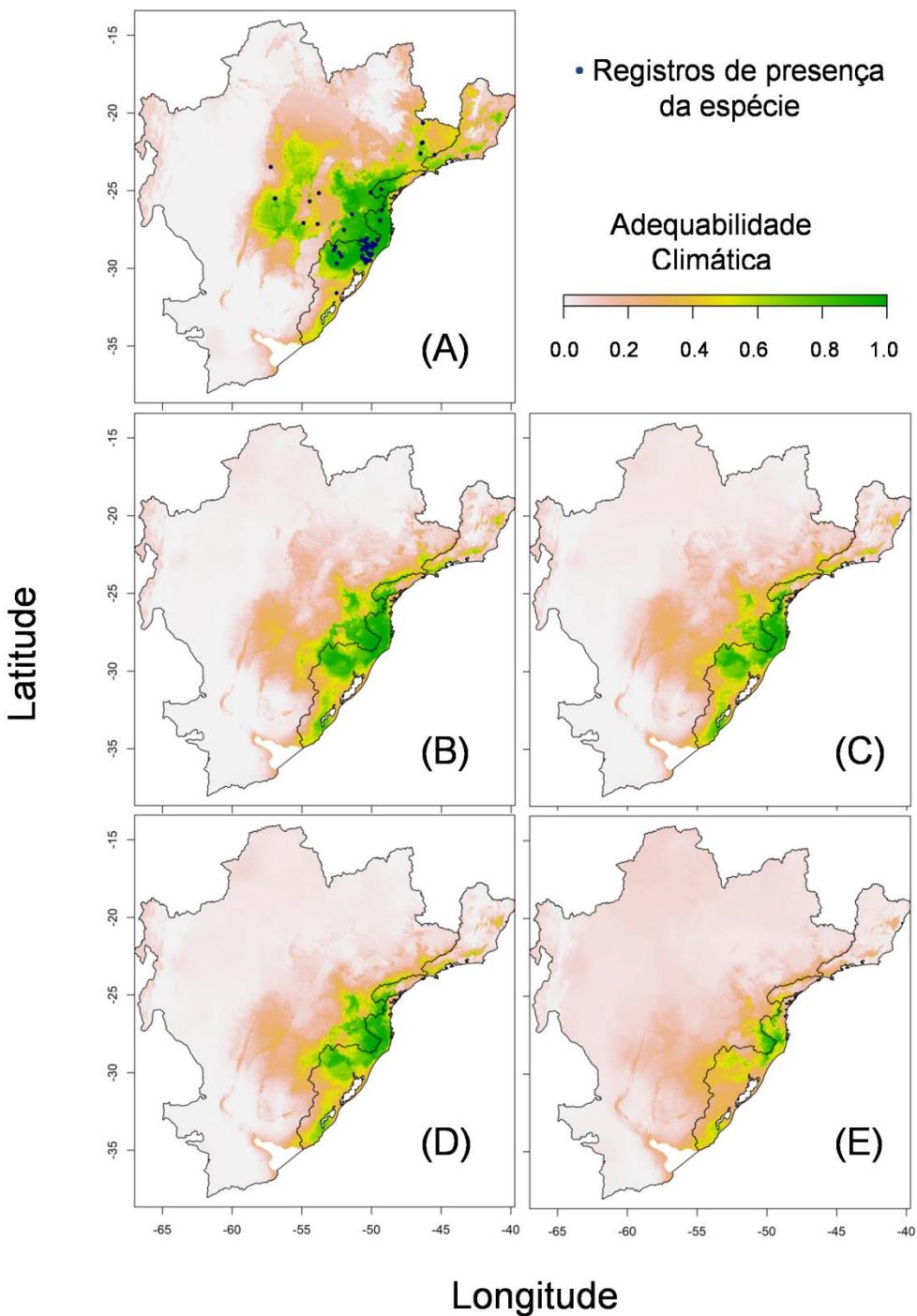


Fig. 3 Distribuição potencial de *Podostemum distichum* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100)

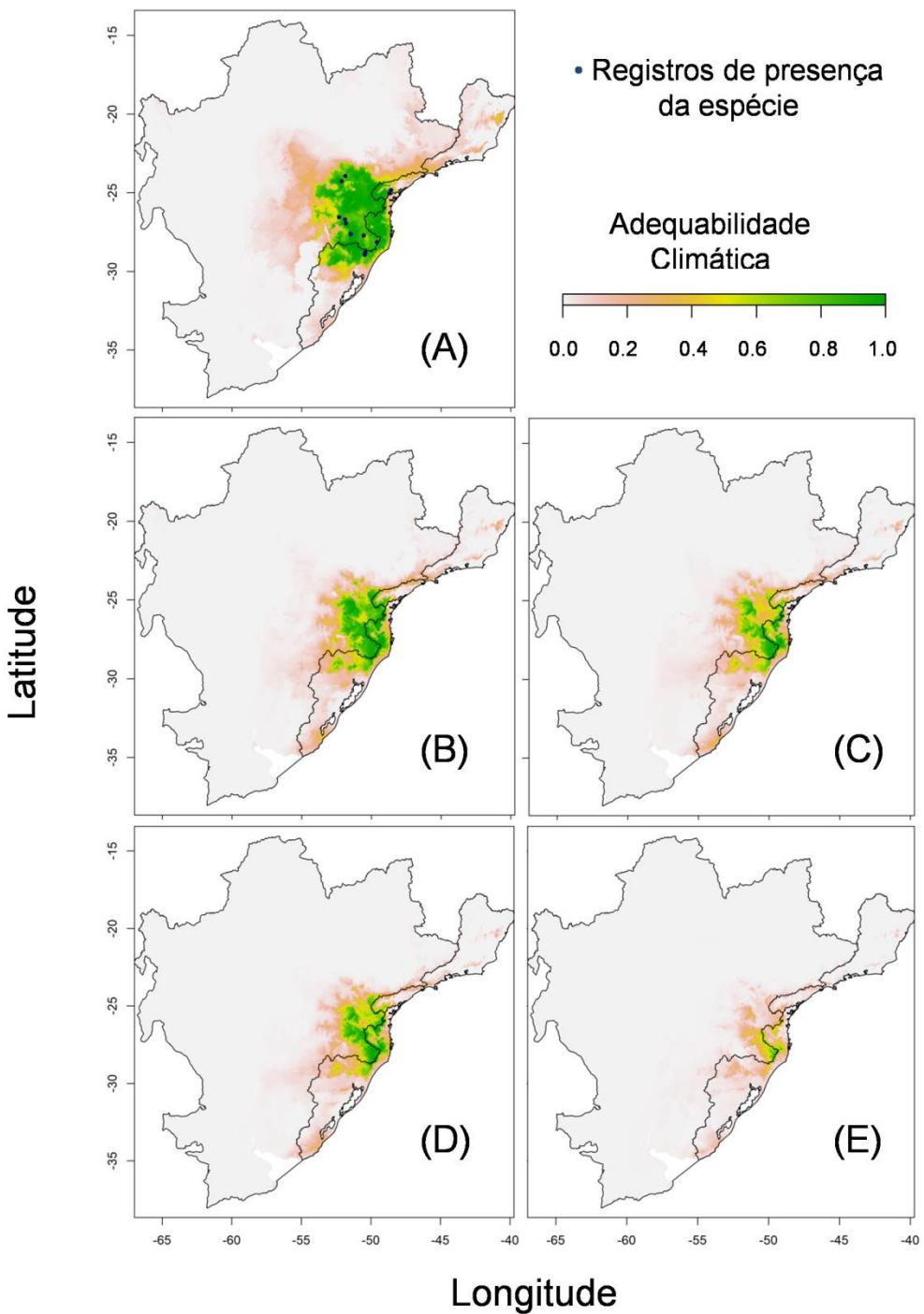


Fig. 4 Distribuição potencial de *Podostemum irgangii* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100)

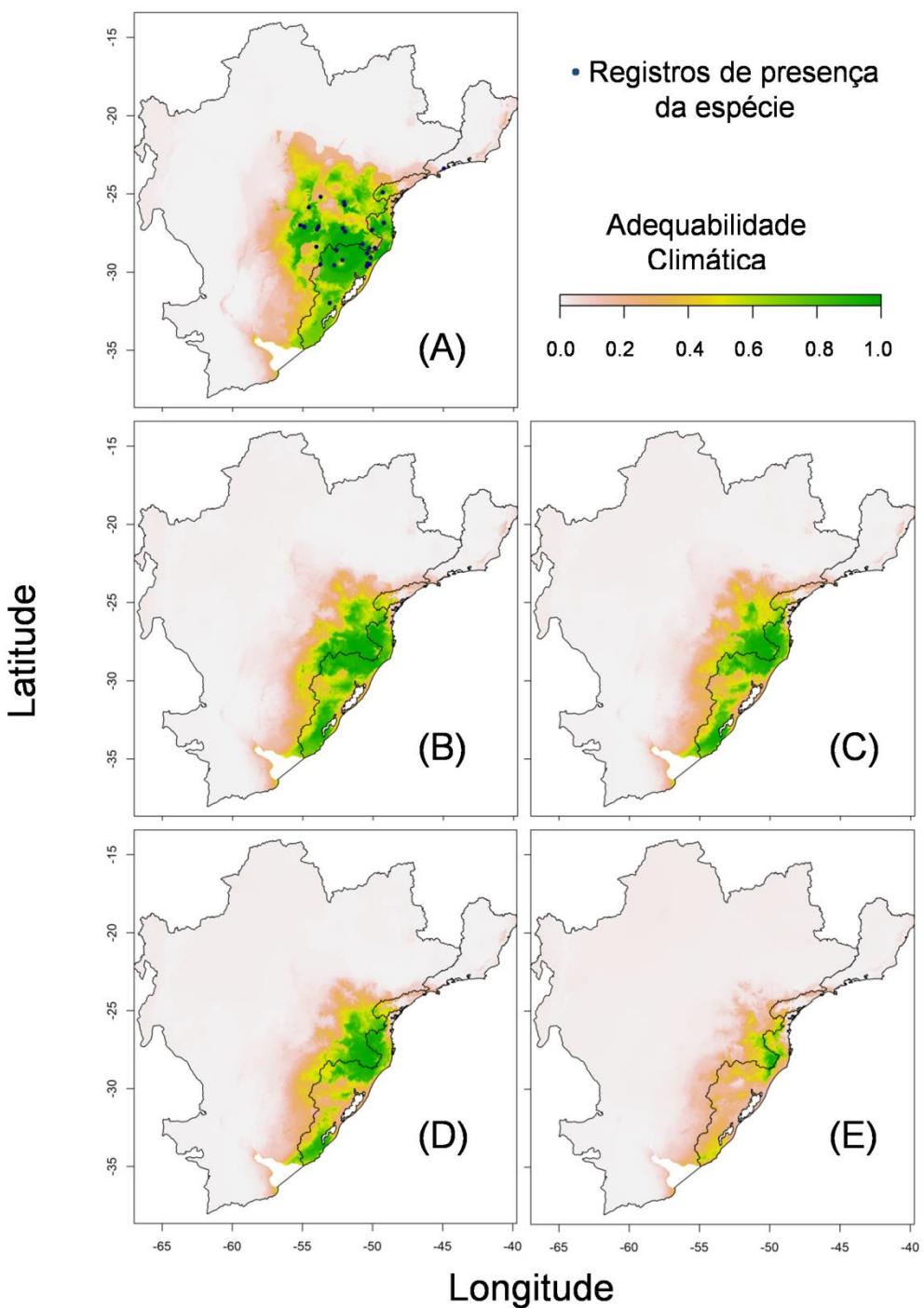


Fig. 5 Distribuição potencial de *Podostemum muelleri* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100)

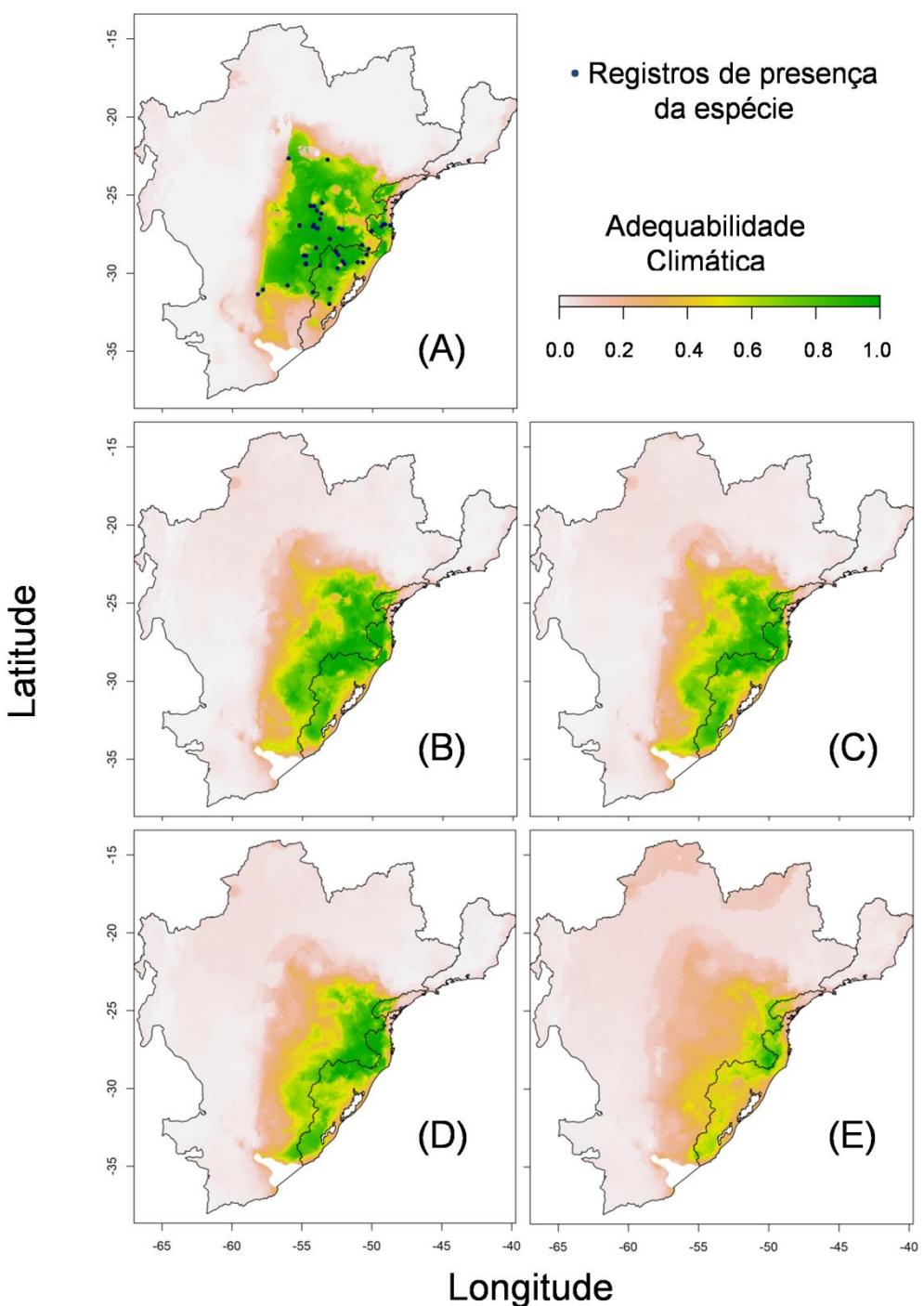


Fig. 6 Distribuição potencial de *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium* nas bacias hidrográficas do Atlântico Sudeste, Atlântico Sul e do rio da Prata a partir do modelo consenso para o presente (A), e futuro, sendo B) SSP245 e C) SSP585, para o meio do século (2041-2060); e D) SSP245 e E) SSP585 para o final do século (2081-2100)

Tabela 2 Área de distribuição (número total de células climaticamente adequadas) das cinco espécies de *Podostemum* nas bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste no presente, meio do século (2041-2060) e final do século (2081-2100) para os cenários SSP245 e SSP585. O número de células foi obtido a partir do modelo consenso. Porcentagens de área adequada e perdida para o futuro foram calculadas a partir do número de células climaticamente adequadas no presente.

	Área no presente (células)	SSP245			SSP585		
		Área (células)	% adequada	% perdida	Área (células)	% adequada	% perdida
<i>Podostemum comatum</i>							
Presente	49682						
2041-2060		31407	63,2	36,8	27256	54,9	45,1
2081-2100		24466	49,2	50,8	12862	25,9	74,1
<i>Podostemum distichum</i>							
Presente	29836						
2041-2060		15985	53,6	46,4	12160	40,8	59,2
2081-2100		13139	44,0	56,0	4076	13,7	86,3
<i>Podostemum irgangii</i>							
Presente	15404						
2041-2060		8075	52,4	47,6	5106	33,1	66,9
2081-2100		5546	36,0	64,0	844	5,5	94,5
<i>Podostemum muelleri</i>							
Presente	26966						
2041-2060		17927	66,5	33,5	13755	51,0	49,0
2081-2100		12770	47,4	52,6	2676	9,9	90,1
<i>Podostemum rutifolium</i> subsp. <i>rutifolium</i>							
Presente	35949						
2041-2060		29329	81,6	18,4	27291	75,9	24,1
2081-2100		24204	67,3	32,7	9179	25,5	74,5

Análise de partição de incertezas

A análise de partição de incertezas indica que a maior variância nos modelos está associada às diferentes técnicas de modelagem para todas as espécies nos dois períodos futuros (Tabela 3). No período 2041-2060, as técnicas de modelagem (MNE) apresentaram porcentagens de

variância (mediana da soma de quadrados relativa) entre 65,39 (*P. comatum*) e 76,67 (*P. irgangii*), enquanto no período 2081-2100 os valores variaram entre 44,52 (*P. muelleri*) e 56,68 (*P. irgangii*). A segunda maior fonte de variação nos modelos foi a interação entre as técnicas de modelagem e os modelos climáticos globais (MNE x MCG) para todas as espécies em ambos os períodos futuros.

Tabela 3 Porcentagem da variância (soma de quadrados, SQ) relacionada às técnicas de modelagem de nicho ecológico (MNE), aos modelos climáticos globais (MCG), aos cenários socioeconômicos (CSE) e às interações de segundo e terceiro grau.

Fonte de incerteza	2041-2060		2081-2100	
	Mediana SQ (%)	Min-máx SQ (%)	Mediana SQ (%)	Min-máx SQ (%)
<i>Podostemum comatum</i>				
MNE	65,39	0 - 98,85	48,99	0,02 - 97,29
MCG	7,74	0 - 62,56	8,72	0 - 67,51
CSE	0,23	0 - 32,34	2,04	0 - 40,10
MNE x MCG	14,62	0,16 - 95,86	15,34	013 - 74,23
MNE x CSE	0,78	0 - 60,36	5,41	0 - 62,15
MCG x CSE	0,60	0 - 41,11	2,01	0 - 41,68
MNE x MCG x CSE	1,83	0,01 - 59,68	7,70	0,03 - 56,93
<i>Podostemum distichum</i>				
MNE	69,32	0,06 - 99,08	54,37	0,02 - 96,18
MCG	7,89	0 - 90,40	10,12	0 - 77,81
CSE	0,26	0 - 56,02	2,35	0 - 52,12
MNE x MCG	12,59	0,01 - 91,27	11,97	0,24 - 75,00
MNE x CSE	0,72	0 - 44,21	4,74	0 - 36,14
MCG x CSE	0,59	0 - 71,18	1,79	0 - 6469
MNE x MCG x CSE	1,22	0,01 - 59,84	5,43	0,09 - 62,21
<i>Podostemum irgangii</i>				
MNE	76,67	0,42 - 99,54	56,68	0,02 - 97,08
MCG	5,20	0 - 82,31	5,43	0 - 60,59
CSE	0,37	0 - 53,08	3,60	0 - 53,12
MNE x MCG	11,67	0,04 - 81,78	12,08	0,14 - 74,46
MNE x CSE	0,00	0 - 41,00	5,75	0,01 - 53,21
MCG x CSE	0,36	0 - 45,54	1,47	0 - 57,59
MNE x MCG x CSE	1,16	0 - 39,56	4,67	0,01 - 58,82
<i>Podostemum muelleri</i>				
MNE	72,66	0,02 - 99,59	44,52	0,03 - 95,51
MCG	9,25	0 - 90,85	12,17	0 - 64,67

CSE	0,32	0 - 52,27	5,15	0 - 51,30
MNE x MCG	11,34	0,04 - 67,09	16,06	0,31 - 61,76
MNE x CSE	0,44	0 - 54,58	4,22	0 - 63,27
MCG x CSE	0,58	0 - 35,59	2,49	0 - 48,91
MNE x MCG x CSE	0,89	0 - 67,29	5,47	0,02 - 66,72

Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium

MNE	72,81	0,01 - 99,22	50,66	0,02 - 97,47
MCG	7,47	0 - 75,69	8,76	0 - 65,75
CSE	0,24	0 - 27,22	3,26	0 - 48,52
MNE x MCG	12,54	0,04 - 87,63	13,18	0,14 - 70,40
MNE x CSE	0,65	0 - 57,34	4,75	0 - 61,76
MCG x CSE	0,39	0 - 31,61	1,65	0 - 34,88
MNE x MCG x CSE	1,14	0,01 - 47,65	5,93	0,06 - 50,75

Discussão

Nossos resultados indicam que, no presente, as cinco espécies de *Podostemum* encontram condições climáticas ideais em uma área reduzida, restrita ao leste da região de estudo, incluindo a porção leste da bacia hidrográfica do rio da Prata, a porção sul da região hidrográfica do Atlântico Sudeste e grande parte da região hidrográfica do Atlântico Sul, principalmente as porções noroeste e nordeste. A distribuição restrita das espécies de *Podostemum* estudadas aqui é mencionada em estudos taxonômicos (Mello et al., 2011). Porém, considerando o pequeno número de registros de ocorrência existentes para as espécies estudadas, estes resultados podem auxiliar a direcionar futuros levantamentos florísticos e a reduzir o déficit Wallaceano (Hortal et al., 2015).

Os modelos para o futuro indicam que todas as cinco espécies de *Podostemum* deverão sofrer reduções drásticas de suas distribuições potenciais. Como esperado, as reduções foram mais intensas ao final do século (2081-2100) para todas as espécies, sendo que no cenário mais pessimista (SSP585) as perdas ultrapassam 70% das áreas climaticamente adequadas no presente. Tais resultados são esperados, considerando que, mesmo que algumas destas espécies possuam distribuição mais abrangente entre as bacias, todas são restritas a condições ambientais específicas e possuem requisitos diretamente ligados às características destes ambientes (Philbrick & Novelo, 2004; Philbrick et al., 2010). Por exemplo, além de serem restritas a ambientes lóticos com elevada correnteza, espécies de *Podostemum* possuem ciclo de vida diretamente relacionado com o nível das águas, ocorrendo a colonização de substratos quando o nível está elevado e morte quando o nível da água baixa, sendo que algumas raízes que se mantêm úmidas neste período restabelecem populações quando o nível das águas volta

a subir (Philbrick & Novelo, 2004). Além disso, a reprodução destas espécies depende de uma sincronização da floração e da frutificação com as variações no nível das águas dos rios (Tavares et al., 2006; Philbrick et al., 2010). Tais dinâmicas podem ser modificadas com a elevação da temperatura e mudanças no regime de precipitação no futuro. De fato, para a porção leste da região de estudo, abrangendo o sul e o sudeste do Brasil é esperado um aumento de até 40% na precipitação para o final do século, enquanto para a porção noroeste da área de estudo, especificamente da bacia do rio da Prata, as previsões indicam redução de até 35% na precipitação (PBMC, 2013). Dentre as cinco espécies, *P. irgangii* foi a mais afetada, apresentando a distribuição mais restrita no presente e sofrendo as maiores reduções no futuro. Curiosamente, as populações de *P. irgangii* das bacias dos rios Ivaí e Ribeira, na bacia hidrográfica do rio da Prata, apresentam elevadas diversidade e diferenciação genética mesmo entre populações próximas, o que sugere que a reprodução clonal não é recorrente para a espécie (Baggio et al., 2013). Desta forma, a distribuição potencial restrita de *P. irgangii* pode estar relacionada aos seus aspectos reprodutivos e de dispersão.

As espécies de *Podostemum* estudadas aqui ocorrem predominantemente em regiões subtropicais, com invernos e verões bem definidos, convivendo com períodos frios e quentes ao longo do ano (nossos resultados e Mello et al., 2011). Ainda assim, há contração na distribuição, algo que comumente é previsto para espécies aquáticas em regiões temperadas, mas não em regiões tropicais (Heino et al., 2009; Ruaro et al., 2019). Porém, Ruaro et al. (2019) encontraram resultado semelhante ao nosso ao modelar a distribuição potencial do dourado *Salminus brasiliensis* para a bacia do rio da Prata, havendo tendência de redução da distribuição principalmente no cenário mais pessimista. A perda das espécies de *Podostemum* pode ter impactos significativos sobre a biota e o funcionamento dos ambientes onde elas ocorrem. Por exemplo, Ferreira et al. (2011) verificaram que *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium* é um importante estruturador da comunidade de algas perifíticas na bacia do rio Paraná, fornecendo micro-hábitats para mais de 100 espécies de algas. A diversidade de perifítion, importante produtor primário, pode ser reduzida, portanto, na ausência desta espécie (Ferreira et al., 2011). Em outro estudo, uma diversidade intermediária de macroinvertebrados foi encontrada em *P. distichum* e *P. muelleri* em dois arroios na Argentina (Zambiasio et al., 2019). Já foi demonstrado também que *Podostemum ceratophyllum*, uma espécie presente na América do Norte, pode ser considerada uma espécie fundadora (Wood & Freeman, 2017), atuando como um habitat que influencia na abundância e biomassa de macroinvertebrados (Hutchens et al., 2004), além de atuar como sequestradora de nutrientes da água, como fósforo e nitrogênio (Wood & Freeman, 2017). Portanto, apesar das espécies estudadas aqui

apresentarem distribuição restrita, as mesmas tendem a ocorrer em densas comunidades (Mello et al., 2011), de forma que extinções locais podem vir a desencadear várias alterações nas comunidades associadas (Wood & Freeman, 2017).

Os refúgios climáticos são áreas nas quais os efeitos das mudanças climáticas sobre as espécies são atenuados, oferecendo condições climáticas adequadas à sua ocorrência, o que torna estas áreas de grande importância para a conservação de espécies nativas (Selwood & Zimmer, 2020). Apesar da perda acentuada de áreas climaticamente adequadas ao final do século no cenário mais pessimista, todas as cinco espécies apresentam permanência em uma região de planalto situada sobre o estado de Santa Catarina, compreendendo bacias das bacias do rio da Prata e Atlântico Sul. Especificamente, esta área de refúgio se situa na região imediata de Lages, apresentando áreas de municípios como Urubici e Bom Retiro como de alta adequabilidade climática. Esta região é ainda caracterizada por uma elevada quantidade de riachos de correnteza, cujas águas são frias, altamente oxigenadas e oligotróficas (e.g., Buckup et al., 2007), características fundamentais para a ocorrência de Podostemaceae. Por estes motivos, esta região pode se tornar um potencial refúgio climático para espécies de *Podostemum*, assegurando condições climáticas e ambientais adequadas. No entanto, existem usinas hidrelétricas e barragens em regiões próximas, consideradas como algumas das principais ameaças à permanência de espécies de Podostemaceae (Tur, 1997; Philbrick & Novelo, 2004).

Os modelos gerados, apesar do bom desempenho preditivo, apresentaram algumas fontes de incertezas, com destaque para as diferentes técnicas de modelagem. Conforme mencionado por Ruaro et al. (2019), que também encontraram as diferentes técnicas como sendo a principal fonte de incertezas, este resultado reforça a necessidade do uso de modelos consenso. Apesar das incertezas, provenientes do próprio processo de modelagem, que envolve componentes com distintos conceitos e formulações, a modelagem de nicho é uma importante ferramenta que proporciona, não apenas estimar a magnitude dos efeitos das mudanças climáticas sobre a distribuição geográfica das espécies, mas também permite, através de seus resultados, a elaboração de estratégias de preservação com o objetivo de assegurar a conservação e permanência das espécies (e.g., Kujala et al., 2013).

A principal limitação deste estudo, assim como de muitos outros que utilizam modelos de nicho ecológico para espécies aquáticas, é a ausência de informações sobre as particularidades do habitat destas espécies. Ou seja, um próximo passo seria a inclusão de variáveis ambientais e/ou limnológicas nos modelos, considerando seus efeitos juntamente com variáveis climáticas. Alguns estudos levantam questionamentos em torno das variáveis

ambientais utilizadas para desenvolver MNEs para espécies aquáticas (e.g., McGraway et al., 2018), e embora seja frequente o emprego apenas de variáveis climáticas, sua eficiência para a geração de modelos precisos para espécies aquáticas é motivo de debate (Sleith et al., 2018). Isso porque a adição de variáveis ambientais poderia proporcionar uma resposta mais precisa aos resultados dos modelos por considerar características presentes no habitat destas espécies (Sleith et al., 2018).

Neste estudo verificamos que, principalmente ao final do século atual, as cinco espécies de *Podostemum* devem ter suas distribuições potenciais restrinvidas, e em alguns casos fragmentadas, nas bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste, o que pode impactar não apenas a presença destas espécies, mas também pode alterar as comunidades e os processos ecológicos. Para assegurar a permanência destas espécies, sugerimos a adoção de iniciativas que visem à conservação e minimização de impactos nos ecossistemas lóticos das três bacias hidrográficas, embora a região já se encontre afetada pela construção de barragens e usinas hidrelétricas, assim como outros impactos que dificultam a proteção efetiva de Podostemaceae. A região do planalto de Santa Catarina tem grande potencial como refúgio climático para as cinco espécies de *Podostemum* e necessita de maior atenção neste sentido, devendo ser prioritária em planos futuros de conservação de ambientes aquáticos de água doce. A minimização e controle da poluição das águas e a proteção de rios pouco afetados são exemplos de ações que auxiliariam na preservação do habitat das espécies de *Podostemum*.

Referências

- ANA - Agência Nacional de Águas, 2015. Conjuntura dos recursos hídricos no Brasil: regiões hidrográficas brasileiras –Edição Especial. Brasília: ANA. 164 p.
- Araújo, M. B. & M. New, 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology and Evolution 22: 42-47.
- Arneth, A., Y. Shin, P. Lealey, C. Rondinini, E. Bukvareva, M. Kolb, G. F. Midgley, T. Oberdorff, I. Palomo & O. Saito, 2020. Post-2020 biodiversity targets need to embrace climate change. PNAS 117: 30882-30891.

Assandri, G., 2021. Anthropogenic-driven transformations of dragonfly (Insecta: Odonata) communities of low elevation mountain wetlands during the last century. *Insect Conservation and Diversity* 14: 26-39.

Baggio, R. A., C. R. Firkowski, M. R. T. Boeger & W. A. Boeger, 2013. Differentiation within and between river basins of *Podostemum irgangii* (Podostemaceae), a rapid-water macrophyte of southern Brazil. *Aquatic Botany* 107: 33-38.

Barbarossa, V., J. Bosmans, N. Wanders, H. King, M. F. P. Bierkens, M. A. J. Huijbrets, & A. M. Schipper, 2021. Threats of global warming to the world's freshwater fishes. *Nature Communications* 12: 1-10.

Barve, N., V. Barve, A. Jimenez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón & F. Villalobos, 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810-1819.

Boisvert-Marsh, L. & S. Blois, 2021. Unravelling potential northward migration pathways for tree species under climate change. *Journal of Biogeography* 48: 1088-1100.

Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman & R. P. Anderson, 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73-77.

Breiman, L., 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45: 5-32.

Breiman, L. & A. Cutler, R port by D. Liaw, M. Wiener, 2018. randomForest: Breiman and Cutler's Random Forests for Classification and Regression. R package version 4.6-14. <https://CRAN.R-project.org/package=randomForest>

Brunner, L., A. G. Pendergrass, F. Lehner, A. L. Merrifield, R. Lorenz & R. Knutti, 2020. Reduced global warming from CMIP6 projections when weighting models by performance and independence. *Earth System Dynamics* 11:995-1012.

Buckup, L., A. A. P. Bueno, G. Bond-Buckup, M. Casagrande & F. Majolo, 2007. The benthic macroinvertebrate fauna of highland streams in southern Brazil: composition, diversity and structure. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 294-301.

Carpenter, G., A. N. Gillison & J. Winter, 1993. Domain: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.

Comte, L. & G. Grenouillet, 2013. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography* 36: 1236-1246.

Coronel, G., A. Menéndez & L. Chomorro, 2006. Phisiography and Hidrology. In Climate change in the Plata basin. In Barros, V., R. Clarke & P. S. Dias (eds.), Climate change in La Plata Basin. Inter-American Institute on Global Change. Buenos Aires, 44-60.

Diniz-Filho, J. A. F., L. M. Bini, T. F. Rangel, R. D. Loyola, C. Hof, D. Nogués-Bravo & M. B. Araújo, 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography* 32: 897-906.

Doorslaer, W. V., J. Vanoverbeke, C. Duvivier, S. Rousseaux, M. Jansen, B. Jansen, H. Feuchtmayr, D. Atkinson, B. Moss, R. Stoks & L. de Meester, 2009. Local adaptation to higher temperatures reduces immigration success of genotypes from a warmer region in the water flea *Daphnia*. *Global Change Biology* 15: 3046-3055.

Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Márquez, B. Gruber, B., Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B., Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, & S. Lautenbach, 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.

Dudgeon, D., 2019. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. *Current Biology* 29: 960-967.

Eyring, V., S. Bony, G. A. Meehl, C. A. Senior, B. Stevens, R. J. Stouffer, & K. E. Taylor, 2016. Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geoscientific Model Development* 9: 1937-1958.

Fagan, W. F., 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.

Ferreira, F. A., R. P. Mormul, S. Biolo & L. Rodrigues, 2011. *Podostemum rutifolium* subsp. *rutifolium* como estruturador da comunidade de algas perifíticas em um rio neotropical. *Rodriguésia* 62: 813-825.

Fick, S. E. & R. J. Hijmans, 2017. Worldclim2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302-4315.

Frederico, R. G., M. S. Dias, C. Jézéquel, P. A. Tedesco, B. Hugueny, J. Zuanon, G. Torrente-Vilara, H. Ortega, M. Hidalgo, K. Martens, J. Maldonado-Ocampo, & T. Oberdorff, 2021. The representativeness of protected areas for Amazonian fish diversity under climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31: 1158-1166.

Garcia, N. O. & W. M. Vargas, W. M., 1996. The spatial variability of runoff and precipitation in the Rio de la Plata basin. *Hydrological Sciences Journal* 41: 279-299.

Heino, J., R. Virkkala & H. Toinoven, 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84, 39-54.

Heneidy, S. Z., M. W. A. Halmy, A. M. Fakhry & A. M. El-Makawy, 2019. The status and potential distribution of *Hydrocotyle umbellata* L. and *Salvinia auriculata* Aubl. under climate change scenarios. *Aquatic Ecology* 53: 509-528.

Hijmans, R. J., S. Philips, J. Leathwick & J. Elith, 2017. *dismo*: Species Distribution Modeling. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>

Hortal, J., F. Bello, J. A. F. Diniz-Filho, T. M. Lewinsohn, J. M. Lobo & R. J. Ladle, 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 523-549.

Hutchens, J. J., J. B. Wallace & E. D. Romaniszyn, 2004. Role of *Podostemum ceratophyllum* Michx. in structuring benthic macroinvertebrate assemblages in a southern Appalachian river. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 713-727.

Jones, K. R., E. M. Watson, H. P. Possingham & C. J. Klein, 2016. Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: A review. *Biological Conservation* 194: 121-130.

Karatzoglou, A., A. Smola, K. Hornik, National ICT Australia, M. A. Maniscalco & C. H. Teo, 2019. kernlab: Kernel-Based Machine Learning Lab. R package version 0.9-29. <https://CRAN.R-project.org/package=kernlab>

Kariyawasan, C. S., L. Kumar & S. S. Ratnayake, 2021. Potential distribution of aquatic invasive alien plants, *Eichhornia crassipes* and *Salvinia molesta* under climate change in Sri Lanka. *Wetlands Ecology and Management* 29: 531-545.

Kelly, A. E. & M. L. Goulden, 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 11823-11826.

Knouft, J. H. & D. L. Ficklin, 2017. The potential impacts of climate change on biodiversity in flowing freshwater systems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48: 111-133.

Koi, S., Y. Kita, Y. Hirayama, R. Rutishauser, K. A. Huber & M. Kato, 2012. Molecular phylogenetic analysis of Podostemaceae: implications for taxonomy of major groups. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169: 461-492.

Krabbenhoft, T. J., S. P. Platania & T. F. Turner, 2014. Interannual variation in reproductive phenology in a riverine fish assemblage: implications for predicting the effects of climate change and altered flow regimes. *Freshwater Biology* 59: 1744-1754.

Kuhn, M., J. Wing, S. Weston, A. Williams, C. Keefer, A. Engelhardt, T. Cooper, Z. Mayer, B. Kenkel, R Core Team, M. Benesty, R. Lescarbeau, A. Ziem, L. Scrucca, Y. Tang, C. Candan & T. Hunt, 2021. caret: Classification and Regression Training. R package version 6.0-88. <https://CRAN.R-project.org/package=caret>

Liu, C., G. Newell, & M. White, 2016. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence only-data. *Ecology and Evolution* 6: 337-348.

Markovic, D., S. Carrizo, J. Freyhof, N. Cid, S. Lengyel, M. Scholz, H. Kasperdius & W. Darwall, 2014. Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distributions* 20: 1097-1107.

Marques, M., M. F. Costa, M. I. Mayorga & P. R. C. Pinheiro, 2004. Water environments: anthropogenic pressures and ecosystem changes in the Atlantic drainage basins of Brazil. *Ambio* 33: 68-77.

Martinelli, G. & M. A. Moraes, 2013. Livro vermelho da flora do Brasil. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 1^a ed., 1100 pp.

McGravey, D. J., M. Menon, T. Woods, S. Tassone, J. Reese, M. Vergamini & E. Kellogg, 2018. On the use of climate covariates in aquatic species distribution models: are we at risk of throwing out the baby with the bath water? *Ecography* 41: 695-712.

Mello, A. S., A. S. Tavares & R. Trevisan, 2011. Podostemaceae in Southern Brazil. *Rodriguésia* 62: 867-885.

Odinetz-Collart, O., A. S. Tavares & A. Enriconi, 2001. Response of Podostemaceae aquatic biocenosis to environmental perturbations in central Amazonian waterfalls. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 27: 4063-4068.

Palasio, R. G. S., T. S. Azevedo, R. Tuan & F. Chiaravalloti-Neto, 2021. Modelling the present and future distribution of *Biomphalaria* species along the watershed of the Middle Paranapanema region, São Paulo, Brazil. *Acta Tropica* 214: 105764.

PBMC - Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas, 2013. Contribuição do Grupo de Trabalho 1 ao Primeiro Relatório de Avaliação Nacional do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. Sumário Executivo GT1. PBMC, Rio de Janeiro, Brasil. 24 p.

Pearson, R. G. & T. P. Dawson, 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M. B. Araújo, 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, Princeton, 316p.

Philbrick, C. T. & A. R. Novelo, 2004. Monograph of *Podostemum* (Podostemaceae). *Systematic Botany Monographs* 70: 1-106.

Piggott, J. J., C. R. Townsend & C. D. Matthaei, 2015. Climate warming and agricultural stressors interact to determine stream macroinvertebrate community dynamics. *Global Change Biology* 21: 1887-1906.

R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rahel, F. J., C. J. Keleher & J. L. Anderson, 1996. Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte River drainage of the Rocky Mountains: Response to climate warming. *Limnology and Oceanography* 41: 1116-1123.

Reid, A. J., A. K. Carlson, I. F. Creed, E. J. Eliason, P. A. Gell, P. T. J. Johnson, K. A. Kidd, T. J. MacCormack, J. D. Olden, S. J. Ormerod, J. P. Smol, W. W. Taylor, K. Tockner, J.

C. Vermaire, D. Dudgeon & S. J. Cooke, 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94: 849-873.

Ruaro, R., E. O. Conceição, J. C. Silva, E. G. Cafófo, M. A. Angulo-Valencia, T. Mantovano, A. Pineda, A. C. M. de Paula, B. F. Zanco, E. M. Capparros, G. A. Moresco, I. J. Oliveira, J. L. Antiqueira, J. Ernandes-Silva, J. V. F. da Silva, J. R. P. Adelino, J. A. dos Santos M. J. M. Ganassin, M. S. Iquematsu, G. O. Landgraf, P. Lemes, F. A. S. Cassemiro, V. F. Batista-Silva, J. A. F. Diniz-Filho, T. F. Rangel, A. A. Agostinho & D. Bailly 2019. Climate change will decrease the range of a keystone fish species in La Plata River Basin, South America. *Hydrobiologia* 836: 1-19.

Selwood, K. E., H. C. Zimmer, 2020. Refuges for biodiversity conservation: A review of the evidence. *Biological Conservation* 245: 108502.

Sheridan, J. & D. Bickford, 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change* 1: 401–406.

Sleith, R. S., J. D. Wehr & K. G. Karol, 2018. Untangling climate and water chemistry to predict changes in freshwater macrophyte distributions. *Ecology and Evolution* 8: 2802-2811.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf, 1995. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co. New York.

Strayer, D. L. & D. Dudgeon, 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 344-358.

Tavares, A. S., O. Odnetz, & A. Enricone, 2006. A família Podostemaceae em rios amazônicos e comunidades de insetos associados. *Insula* 35: 19-50.

Tax, D. M. J. & R. P. W. Duin, 2004. Support Vector Data description. *Machine Learning* 54: 45-66.

Thuiller, W., M. Guéguen, J. Renaud, D. N. Karger & N. E. Zimmermann, N. E., 2019. Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nature Communications* 10: 1-9.

Troia, M. J., A. L. Kaz, J. C. Niemeyer & X. Giam, 2019. Species traits and reduced habitat suitability limit efficacy of climate change refugia in streams. *Nature Ecology & Evolution* 3: 1321-1330.

Tur, N. M., 1997. Taxonomy of Podostemaceae in Argentina. *Aquatic Botany* 57: 213-241.

Wood, J. & M. Freeman, 2017. Ecology of the macrophyte *Podostemum ceratophyllum* Michx. (Hornleaf riverweed), a widespread foundation species of eastern North American rivers. *Aquatic Botany* 139: 65-74.

Zambiasio, V. A., L. I. Gallardo, A. S. G. Poi & J. M., Coronel, 2019. Las Podostemaceae como hábitat para los macroinvertebraos en arroyos de Misiones (Argentina). *Iheringia Série Zoologia* 109: 1-6.

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

Neste estudo avaliei a distribuição potencial de cinco espécies de *Podostemum* diante das mudanças climáticas. Trata-se de um estudo de modelagem de nicho ecológico voltado para espécies de *Podostemum* sul-americanas, um passo inicial no entendimento dos efeitos das mudanças climáticas sobre a distribuição potencial futura destas espécies. Ainda há muitas lacunas envolvendo a família Podostemaceae, não apenas no sentido taxonômico, o qual tem sido foco de estudos nos últimos anos, mas também em relação a aspectos ecológicos, sobre os quais se desconhece muito do papel ecológico das espécies sul-americanas. Nesse sentido, modelos de nicho ecológico (MNE) não apenas oferecem uma antecipação dos efeitos das mudanças climáticas na distribuição potencial futura das espécies aqui estudadas, mas também contribuem para a compreensão da ecologia destas espécies, permitindo a elaboração de estratégias de conservação. Destaco aqui a identificação de uma área que pode atuar como refúgio climático para estas espécies, área esta que deve ser prioritária na criação de áreas de conservação específicas para espécies aquáticas. Para respostas mais precisas, no entanto, é aconselhada a inclusão de variáveis ambientais que considerem características de hábitat fundamentais para estas espécies em estudos futuros com MNEs.

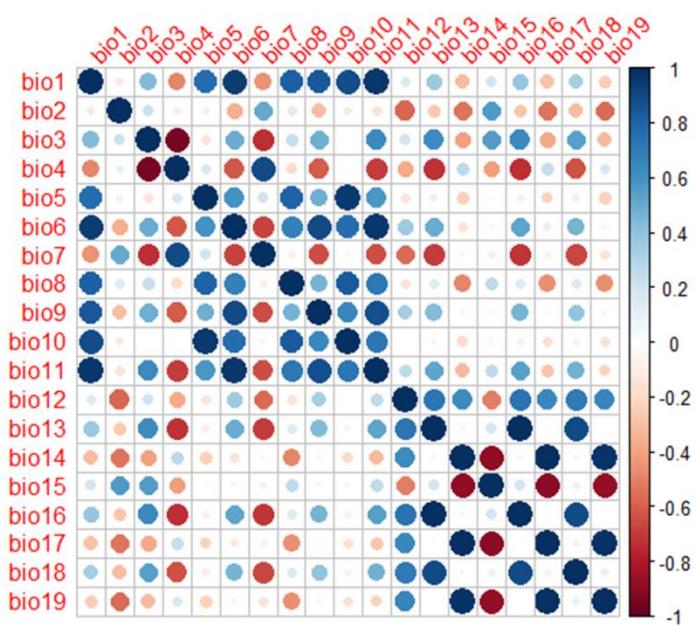
Embora estudos de MNE com espécies aquáticas tenham aumentado nos últimos anos, estes grupos são menos explorados neste sentido, quando comparados com espécies terrestres. Dentre os organismos aquáticos, as macrófitas nativas são um grupo negligenciado quanto ao conhecimento da distribuição potencial das espécies, pois geralmente estudos sobre o tema com macrófitas são voltados para espécies invasoras.

Como perspectivas futuras deste estudo:

- Abrir caminho para a investigação da distribuição potencial de espécies de Podostemaceae, incluindo também outras espécies de macrófitas aquáticas nativas, grupo que carece de estudos voltados a analisar suas distribuições potenciais futuras.
- Considerar a inclusão de variáveis limnológicas em estudos futuros que visem investigar as distribuições potenciais de espécies de Podostemaceae, por se tratar de uma família de plantas aquáticas com características e hábitos muito específicos cuja ocorrência é fortemente influenciada pelas características presentes no ambiente.

ANEXO 1

A)



B)

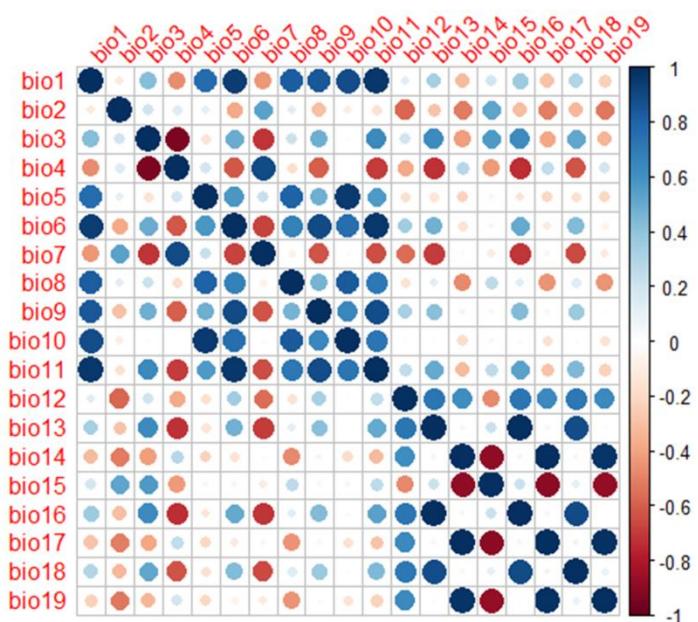


Figura S1. Correlações de Pearson entre as variáveis bioclimáticas considerando (A) somente as bacias hidrográficas do rio da Prata e Atlântico do Sul (B) as bacias hidrográficas do rio da Prata, Atlântico Sul e Atlântico Sudeste.