



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS  
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Trabalho de Conclusão de Curso

**Evidências bioclimáticas históricas para a distribuição disjunta do gênero  
*Trachemys* Agassiz, 1857 (Testudines: Emydidae) ao sul do equador**

Bibiana Terra Dasoler de Oliveira

Orientador: Prof. Dr. Márcio Borges Martins

Porto Alegre, novembro de 2016.

Evidências bioclimáticas históricas para a distribuição disjunta do gênero  
*Trachemys* Agassiz, 1857 (Testudines: Emydidae) ao sul do equador

Orientador: Prof. Dr. Márcio Borges Martins

Coorientador: MSc. Diego Janisch Alvares

Banca Examinadora:

MSc. Raíssa Fries Bressan

Dr. Fernando Gertum Becker

Porto Alegre, novembro de 2016.

## AGRADECIMENTOS

A minha mãe Luly, por ser essa mulher forte, corajosa e dedicada que me inspira todos os dias. Por nunca ter medido esforços por mim e por me incentivar a realizar todos os meus sonhos. Se eu cheguei até aqui, é por te ter por perto em cada passo.

Ao meu orientador, Prof. Márcio, por ter me feito pensar sobre diversos assuntos e não apenas decorar algumas coisas ao longo das aulas. Pelas conversas, ideias e sugestões não só ao longo deste trabalho, e por tentar me tranquilizar nos momentos de surtos.

Ao meu coorientador, o melhor que eu poderia ter escolhido, Diego (Di), por ter aceitado essa bronca sem reclamar e torná-la mais fácil. Pelos cafés e risadas todos os dias, pelas descobertas incríveis no Google Earth, pela paciência imensurável em cada explicação. E, claro, por escutar todas as piadas ruins e reclamações sem me expulsar da 101.

À Beduschinha, por ser essa amiga tão mimosa. Por ter compartilhado tantas coisas ao longo desses cinco anos. Pelas conversas, pelos sushis, pela visita no hemisfério norte e pela melhor operação TCC. Não tenho palavras para descrever o carinho que tenho por ti, mimo.

À Debs, por parecer tanto comigo, cada vez mais. Por ter me acolhido e ter compartilhado tantas coisas ao longo desse ano. Por todos os momentos engraçados, por ser exatamente assim, essa pessoa tão maravilhosa. Tu és cada vez mais indispensável na minha vida, Dibs.

À Mimi, por ter me incentivado a entrar na vida herpetológica, me acolher e ajudar nos momentos de desespero. Por ser essa pessoa tão cheia de vida, de ideias e vontade de ajudar.

À Prof. Laura, por pensar tanto nos estudantes, e aos demais colegas do laboratório de herpetologia, especialmente: Ju, Luz, Mari, Matheus, Mila, Thay e Valen.

Aos demais amigos que a biologia me deu, por me mostrarem que a faculdade é mais que ganhar um simples diploma, por me fazerem feliz ao longo dessa etapa e me ajudarem quando necessário. Em especial: Andressa, Cris, Dedeia, Fer, Náthali, Nati e Vic. E ao Vitor, por ter sido o cozinheiro da operação TCC.

Por fim, a toda minha família e aos amigos de fora da faculdade, por entenderem quando a tal biologia me fez ausente e por todo carinho.

*“Essentially, all models are wrong,  
but some are useful”.*

George Box

Manuscrito formatado segundo as regras editoriais do periódico

*Diversity and Distributions.*

ISSN 1472-4642, JCR 2015 IF= 4.566

As tabelas e figuras seguem ao longo do texto,  
visando facilitar a leitura.

**Evidências bioclimáticas históricas para a distribuição disjunta do gênero *Trachemys*  
Agassiz, 1857 (Testudines: Emydidae) ao sul do equador**

Bibiana Terra Dasoler<sup>1</sup>, Diego Janisch Alvares<sup>1</sup> & Márcio Borges-Martins<sup>1</sup>

<sup>1</sup>) Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Bento Gonçalves, 9500 CEP 91570-000, Porto Alegre, RS, Brasil

Autor correspondente: Bibiana Terra Dasoler, e-mail: bibianadasoler@gmail.com

**Resumo**

O gênero *Trachemys* é amplamente distribuído nas Américas, ocorrendo desde o sudeste dos Estados Unidos até o nordeste da Argentina. Entretanto, a distribuição não é contínua ao longo do continente americano. Apenas duas espécies, proximamente relacionadas, ocorrem ao sul do equador, na América do Sul. *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni*, por vezes consideradas conspecíficas, estão separadas por cerca de 4000 km. Considerando esse distinto padrão biogeográfico e a carência de estudos sobre suas causas, o presente estudo teve como objetivo explorar, por meio de Modelagem de Nicho Ecológico (ENM), o complexo envolvendo *T. adiutrix* e *T. dorbigni*, visando propor mecanismos que possam ter gerado sua distribuição geográfica amplamente disjunta. Para isso foram compilados 350 registros de ocorrência das duas espécies disponíveis em literatura e nas principais coleções biológicas da região sul do Brasil. Juntamente com esses registros, foram feitas projeções para o Plioceno (~3 ma) baseadas em variáveis climáticas e altitude, gerando ENMs, por meio do software Maxent, que demonstraram as áreas favoráveis para a ocorrência das espécies. Os resultados sugerem a existência de áreas de adequabilidade ambiental para o ancestral de *T. adiutrix* e *T. dorbigni* ao longo das formações costeiras marinhas. Este resultado permite explicar tanto a ocupação das áreas de distribuição atuais da espécie, quanto identificar um mecanismo (flutuações do nível do mar e expansão/retração das florestas de planície) para compreender a extinção ao longo da costa que resultou no padrão de disjunção.

Palavras chave: *Trachemys*, modelagem de nicho ecológico, distribuição disjunta, Maxent, quelônios, flutuações marinhas

## Introdução

A fauna de quelônios da América do Sul é composta por cerca de 46 espécies pertencentes a sete famílias (de la Fuente et al., 2014; van Dijk et al., 2014). Apesar de ocorrerem em praticamente todas as bacias mais importantes do continente, as diversas famílias possuem histórias biogeográficas distintas que resultam nos padrões de diversidade e distribuição contemporâneos (de la Fuente et al., 2014). A família Emydidae está atualmente presente na América do Sul com três espécies, porém sua origem deve ter sido na América do Norte, onde 90% dos gêneros ocorrem atualmente (Savage, 1966; Fritz et al., 2012; van Dijk et al., 2014). A distribuição amplamente disjunta desta família na América do Sul, onde está representada pelo gênero *Trachemys* Agassiz, 1857, é bem conhecida, ainda que a história biogeográfica subjacente ao padrão observado não seja conhecida (Vanzolini & Heyer, 1985; Vanzolini, 1995; Fritz et al., 2012).

O gênero *Trachemys* possui 16 espécies amplamente distribuídas nas Américas, ocorrendo desde o sudeste dos Estados Unidos até o nordeste da Argentina (Seidel, 2002). Entretanto, a família não se distribui de forma contínua ao longo do continente americano (Figura 1). *Trachemys callirostris* (Gray, 1856) ocorre no extremo noroeste da América do Sul e apresenta duas subespécies: *T. c. callirostris* (Gray, 1856), na Colômbia, e *T. c. chichiriviche* (Pritchard & Trebbau, 1984), na Venezuela (Fritz et al., 2012; van Dijk et al., 2014). Apenas duas espécies, proximamente relacionadas, ocorrem ao sul do equador, na América do Sul: *Trachemys adiutrix* Vanzolini, 1995 ocorre nos estados do nordeste brasileiro, Maranhão e Piauí (Batistella, 2008); e *Trachemys dorbigni* (Duméril & Bibron, 1835) ocorre no extremo sul do Brasil, Uruguai e nordeste da Argentina (Lema & Ferreira, 1990; van Dijk et al., 2014). Estes dois táxons, por vezes considerados conspecíficos, estão separados por cerca de 4000 km (Fritz et al., 2012).

*Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* são quelônios de hábitos semiaquáticos e ocupam principalmente córregos e lagoas, incluindo ambientes altamente antropizados, sempre em regiões de baixa altitude (Hardy & McDiarmid, 1969; Bujes & Verrastro, 2007; Bock et al., 2010). Estas espécies são onívoras, apresentam habitat generalista e ocupam áreas de vegetação aberta. A utilização do ambiente terrestre está associada principalmente a atividades de termorregulação, reprodução e desova (Moll & Legler, 1971; Cabrera, 1998). Alguns parâmetros climáticos parecem ser muito importantes, e possivelmente até limitantes para a ocorrência destas espécies, visto que

o hábito aquático pode ser alterado pela variação na precipitação e o período de desova e eclosão dos ovos está altamente relacionado à temperatura (Ely, 2008; Rodrigues et al., 2016).



Figura 1. Distribuição geográfica de *Trachemys* nas Américas. Modificado de Fritz et al. (2012).

O gênero *Trachemys* parece ter sua origem ao longo do Mioceno na América do Norte, tendo alcançado a América do Sul, via Istmo do Panamá, durante o Plioceno Inferior (Savage, 1966; Pritchard & Trebbau, 1984; Jackson, 1988). Devido aos padrões atuais de distribuição geográfica do gênero, acreditava-se que *T. adiutrix* e *T. dorbigni* eram mais relacionadas às demais espécies presentes no noroeste da América do Sul (e.g. *T. callirostris*) (Williams, 1956). Entretanto, análises moleculares mostraram que as espécies da América do Sul pertencem a duas linhagens distintas, sendo as espécies do noroeste mais relacionadas às espécies da América Central do que à *T. adiutrix* e *T. dorbigni*, indicando a existência de dois eventos independentes de colonização (Fritz et al., 2012).



O tempo de divergência entre *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* é estimado em aproximadamente dois milhões de anos (0,71 ma – 3,50 ma) e essas espécies pertencem à primeira linhagem que colonizou a América do Sul e estão relacionadas, provavelmente, à *T. venusta*, que se distribuiu no centro da América Central (Fritz et al., 2012). A partir desta datação, podemos inferir a existência de um ancestral comum mais amplamente distribuído no final do Plioceno, tendo sofrido um processo de disjunção posterior (Fritz et al., 2012; Rodrigues et al., 2016). Os padrões de disjunção podem ser originados a partir de dois processos, a fragmentação da distribuição e a dispersão de longa distância. Em amplas distribuições, as populações intermediárias podem sofrer extinção, tornando a distribuição fragmentada (Hochheimer & Hoffmann, 2016). Apesar de ainda incerto, é provável que as profundas flutuações climáticas dos últimos 3,5 milhões de anos (Figura 2) estejam envolvidas nos processos de dispersão e extinção que moldaram a distribuição do gênero *Trachemys*. As flutuações do nível do mar, diretamente acopladas às mudanças climáticas deste período, fornecem um panorama da amplitude das alterações ambientais vivenciadas por este grupo ao longo de sua história biogeográfica recente. Todavia, não existe uma análise biogeográfica explícita para explicar os padrões, especialmente na disjunção entre *T. adiutrix* e *T. dorbigni*.

### Flutuações do nível do mar

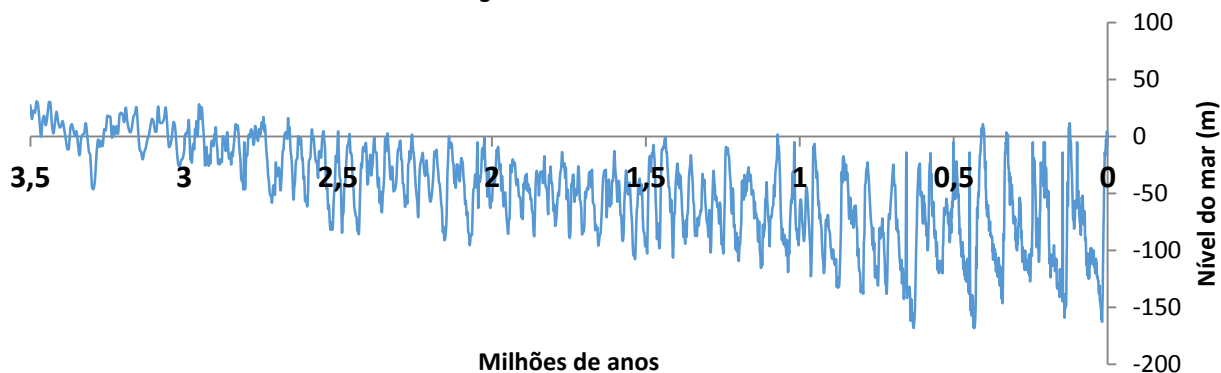


Figura 2. Nível relativo do mar para os últimos 3,5 milhões de anos (Lisiecki & Raymo, 2005). Vanzolini & Heyer (1985) propõem como explicação para os padrões de disjunção em *Trachemys* uma extensiva imigração dessas tartarugas para a região Neotropical, seguida de extinção. Tal padrão é similar ao utilizado para explicar a distribuição de alguns grupos de mamíferos na mesma época (Woodburne, 2010). Os autores sugerem que uma das possíveis causas da posterior extinção dessas espécies seria a competição com outras tartarugas na Amazônia e em outras áreas (e.g. Chelidae). Entretanto, *T. adiutrix* e *T. dorbigni* geralmente co-ocorrem com

outras tartarugas em seus ambientes naturais. Ademais, não são conhecidos registros fósseis desse gênero na América do Sul e na América Central durante o Plioceno, enfraquecendo a hipótese de extinções locais durante o período (Vanzolini, 1995; de la Fuente et al., 2002).

Modelos de nicho ecológico (*ecological niche modeling* – ENM) são uma ferramenta importante para a análise de padrões de distribuição das espécies (Graham et al., 2004). O espaço geográfico ocupado por uma espécie é definido por três componentes: (i) condições abióticas, (ii) fatores bióticos e (iii) capacidade de dispersão (Soberon & Peterson, 2005). Os modelos, geralmente, se limitam à busca de condições ambientais favoráveis, desconsiderando fatores como interações bióticas e capacidade de dispersão. Assim, a partir do uso de ENM, é possível obter informações sobre áreas com maior adequabilidade ambiental para as espécies estudadas, baseadas nas condições abióticas essenciais para a sobrevivência dessas espécies (Phillips & Dudík, 2008). Os modelos de nicho ecológico vem sendo utilizados para estimar distribuições de organismos no passado, por meio de simulações das condições climáticas em outras épocas (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho, 2013; Leite et al., 2016). ENM ainda não foram empregados para auxiliar na compreensão do padrão de distribuição de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni*. Datações moleculares estimam que o ancestral comum dessas duas espécies já estava presente na América do Sul no Plioceno (Fritz et al., 2012). Através da utilização de ENM e modelos climáticos é possível identificar áreas de adequabilidade ambiental atuais e pretéritas, bem como prever a dinâmica temporal da adequabilidade, prevendo níveis de estabilidade ambiental, que podem auxiliar a explicar os padrões de extinções e diversidade.

Considerando o distinto padrão biogeográfico do gênero *Trachemys* na América do Sul e a carência de estudos sobre suas causas, o presente estudo teve como objetivo explorar, por meio de Modelagem de Nicho Ecológico, o complexo envolvendo *T. adiutrix* e *T. dorbigni*, visando propor mecanismos que possam ter gerado sua distribuição geográfica amplamente disjunta. Tendo por base as hipóteses de próxima relação filogenética dos dois táxons, bem como a datação de sua divergência, buscamos evidências de conectividade na adequabilidade ambiental no Plioceno. Confrontamos evidências vindas de registros fósseis e de padrões de distribuição de outros táxons com nossos resultados. Nossa hipótese de trabalho preconiza que o ancestral destas espécies se estabeleceu em seus ambientes atuais migrando para o sul, durante o Plioceno, através das áreas baixas do leste da América do Sul, especialmente pelas áreas costeiras oceânicas, e que

as flutuações do nível do mar podem ter limitado periodicamente sua distribuição, gerando o padrão de divergência, distribuição e disjunção observado atualmente.

## **Métodos**

Dados de ocorrência.

Foi obtido um total de 26 registros referentes a 26 localidades de *Trachemys adiutrix* e 324 registros referentes a 110 localidades de *T. dorbigni*, a partir da compilação de dados em literatura sobre a distribuição dessas espécies (Lema & Ferreira, 1990; Vanzolini, 1995; Cabrera, 1998; Martins et al., 2003; Carreira et al., 2005; Batistella, 2008) e revisão das principais coleções biológicas presentes na região sul: Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN) e Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP). Todos os registros passaram por um processo de georreferenciamento, em que foram atribuídas coordenadas aos pontos de ocorrência das espécies conforme os dados originais da coleta, quando disponíveis, ou estimadas com a maior precisão possível.

Modelagem de distribuição geográfica e variáveis ambientais.

Os modelos foram gerados considerando todos os registros obtidos para *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* como sendo uma única espécie, visto que datações moleculares sugerem que durante o Plioceno as espécies atuais ainda não haviam se diferenciado, compartilhando o mesmo ancestral. Para a modelagem de distribuição geográfica, foi utilizado o software de inteligência artificial baseado no conceito de máxima entropia Maxent 3.3.3k, que utiliza apenas dados de presença e realiza projeções a partir de informações incompletas (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). Dos registros de ocorrência, 20% foram utilizados como teste e 80% como treino. Para avaliação dos modelos, foi realizada a análise da curva ROC (*Receiver Operating Characteristic*) – que é obtida pela relação entre a proporção de positivos verdadeiros e a proporção de falsos negativos – baseando-se no valor abaixo da curva (AUC – *area under curve*) de cada modelo. Essa medida avalia a capacidade de discriminação dos modelos, ou seja, se o modelo classificou corretamente os pontos de presença e ausência verdadeiros (Phillips et al., 2006). Os valores de AUC variam de 0 a 1, sendo considerados bons quando apresentam valores entre 0,8 e 0,9, e ótimos quando os valores são acima de 0,9 (Thuiller et al., 2003). Foram utilizados diferentes valores de

regularização ( $R_n$ ), de forma que “n” variou entre um e seis. O parâmetro multiplicador de regularização ajusta a relação entre os dados de treino e os resultados do modelo. Valores baixos de regularização permitem um bom ajuste do modelo aos dados de ocorrência, porém podem resultar em *overfitting*, quando os resultados se adaptam demais aos dados de treino e não ampliam a predição (Phillips, 2008). Os modelos foram projetados para condições climáticas estimadas do Plioceno, a partir de três conjuntos de variáveis e seis valores diferentes de regularização. Seis variáveis climáticas foram escolhidas e separadas em dois conjuntos, um com três variáveis relacionadas à temperatura e o outro com três camadas de precipitação. Para cada um desses dois conjuntos foram gerados modelos e a variável mais importante de cada um foi utilizada na elaboração de um conjunto final de variáveis. Dessa forma, foram gerados os seguintes modelos: i) “temp”, relacionados a temperatura, ii) “prec”, relacionados a precipitação, e iii) “final”, com as variáveis mais relevantes dos outros dois conjuntos. A altitude foi utilizada em todos os modelos, devido à ocorrência das espécies em áreas baixas. As variáveis foram escolhidas de acordo com conhecimento prévio da história natural do grupo: sazonalidade da temperatura (BIO04), temperatura média do trimestre mais quente (BIO10), temperatura média do trimestre mais frio (BIO11), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO16) e precipitação do trimestre mais seco (BIO17). As camadas bioclimáticas foram obtidas por meio do projeto EcoClimate ([www.ecoclimate.org](http://www.ecoclimate.org)) com uma resolução de  $0.5^\circ$ . Esse banco de dados apresenta camadas climáticas para diferentes cenários (e.g. passado, presente, futuro), simuladas em diferentes modelos de circulação e projetadas para três linhas de base (e.g. pré-industrial, histórica, moderna). As variáveis utilizadas são da linha de base moderna e o modelo de circulação geral escolhido foi o estimado pela CCSM4 (*Community Climate System Model*), por apresentar os dados para os cenários desejados: Plioceno (3.3 to 3.0 Ma) e Presente (1950-1999). Visto que o nível do mar variou diversas vezes ao longo do período analisado, a maior regressão marinha (~120 m abaixo do nível atual) foi considerada para dimensionar a linha de costa. As camadas climáticas foram dimensionadas para o tamanho da América do Sul, deixando a costa do litoral com uma faixa exposta, referente ao menor nível que o mar atingiu. Para o dimensionamento das camadas e a construção dos mapas resultantes, foi utilizado o software ArcGIS 10.3.1.

## Resultados

Foram gerados seis modelos para cada um dos conjuntos de variáveis (temp, prec e final), sendo um modelo diferente para cada valor de regularização. Dessa forma, um total de 18 modelos foram gerados. A sazonalidade da temperatura (BIO04) foi a variável mais importante para “temp” (Figura 3), e a sazonalidade da precipitação (BIO15) foi a variável mais importante para “prec” (Figura 4). O terceiro modelo (Figura 5) foi gerado a partir da combinação das variáveis BIO04 e BIO15 e teve a altitude como variável mais importante (Tabela 1). Os valores de AUC dos modelos variaram de 0,909 a 0,981 para os dados de treino e de 0,912 a 0,988 para os dados de teste.

Os modelos referentes ao conjunto final de variáveis indicaram ambientes climaticamente favoráveis à sobrevivência do ancestral comum de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* durante o Plioceno no Centro, Leste e Sul da América do Sul. As regiões de maior adequabilidade ambiental preditas pelos modelos incluem predominantemente áreas baixas e indicam uma possível conexão entre os locais de distribuição atual de *Trachemys* no Brasil pela zona costeira no leste do Brasil, especialmente nos valores mais altos de regularização.

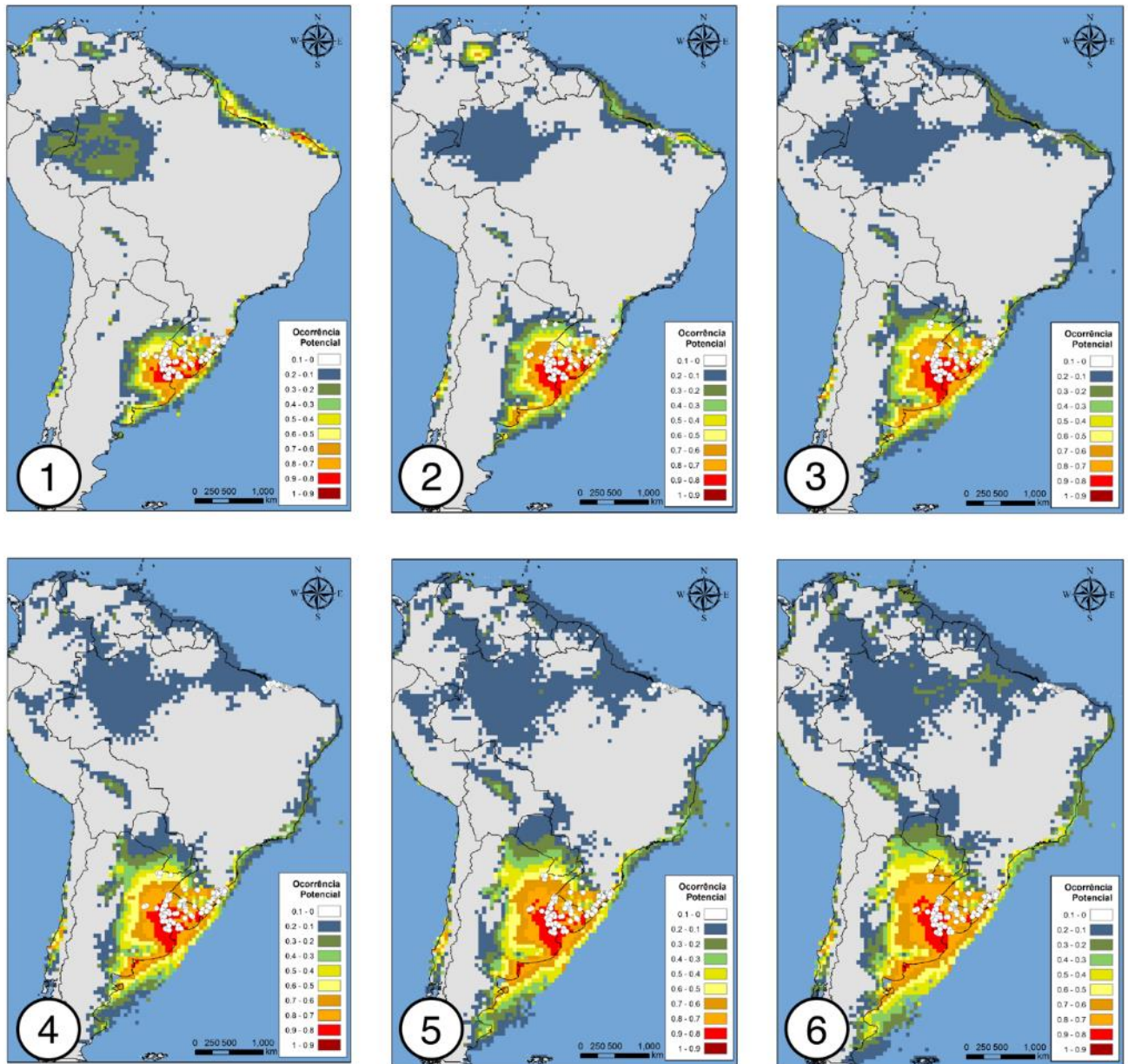


Figura 3. Adequabilidade ambiental potencial projetada para o ancestral comum de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* a partir das variáveis relacionadas à temperatura para o Plioceno (~3ma). Modelos “temp” gerados com as variáveis climáticas estimadas pela CCSM4: sazonalidade da temperatura (BIO04), temperatura média do trimestre mais quente (BIO10), temperatura média do trimestre mais frio (BIO11) e altitude. Os números referem-se aos diferentes valores de regularização.

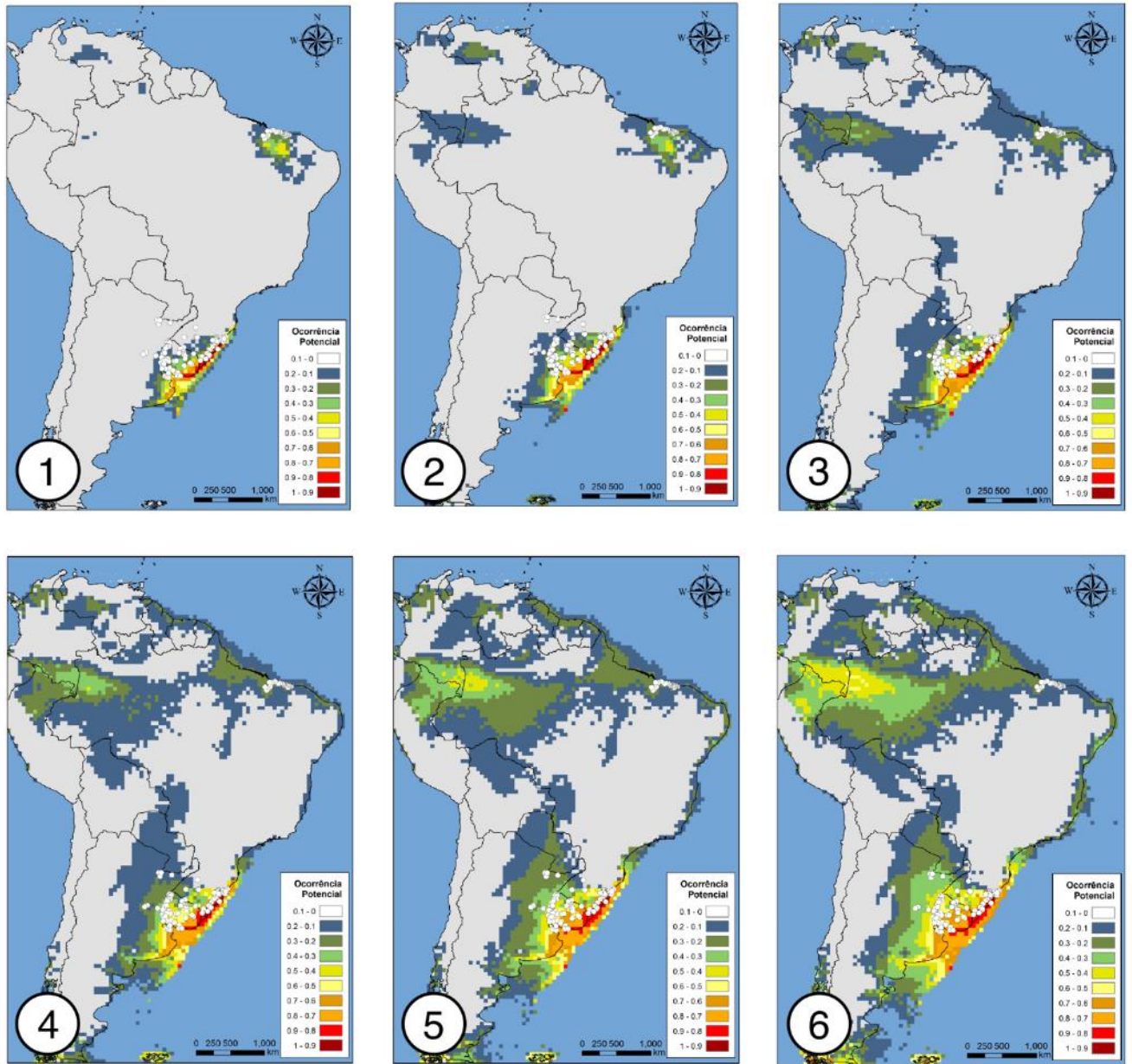


Figura 4. Adequabilidade ambiental potencial projetada para o ancestral comum de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* a partir das variáveis relacionadas à precipitação para o Plioceno (~3ma). Modelos “prec” gerados com as variáveis climáticas estimadas pela CCSM4: sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO16), precipitação do trimestre mais seco (BIO17) e altitude. Os números referem-se aos diferentes valores de regularização.

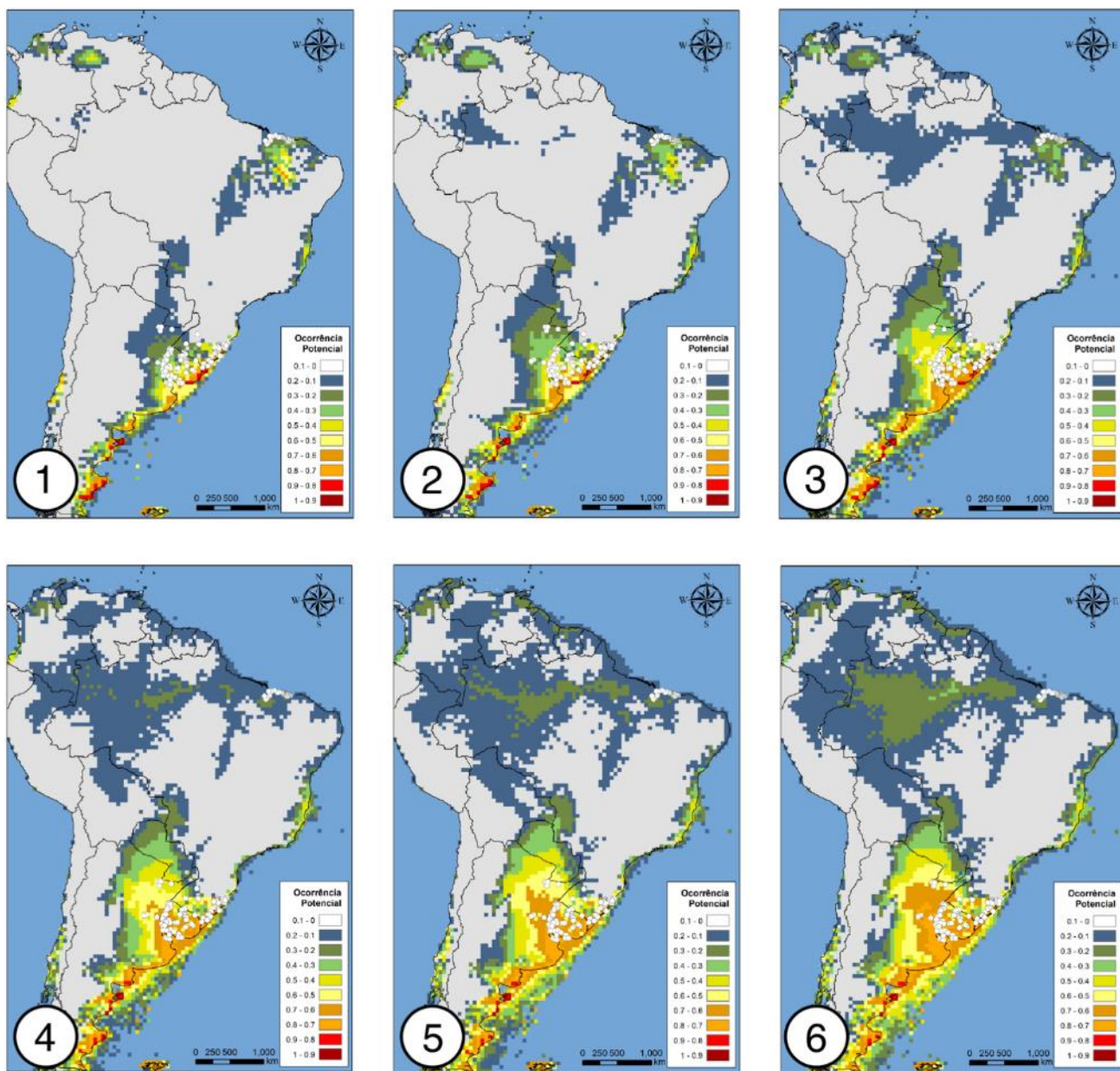


Figura 5. Adequabilidade ambiental potencial projetada para o ancestral comum de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* a partir da seleção de variáveis para o Plioceno (~3ma). Modelos “final” gerados com as variáveis climáticas estimadas pela CCSM4: sazonalidade da temperatura (BIO04), sazonalidade da precipitação (BIO15) e altitude. Os números referem-se aos diferentes valores de regularização.



Tabela 1. Contribuição percentual de cada variável por modelo analisado e valores de AUC.

Modelos	Alt	BIO04	BIO10	BIO11	BIO15	BIO16	BIO17	AUC Treino	AUC Teste
<b>Temp R1</b>	24.9	37.1	15.9	22.1	-	-	-	0,976	0,988
<b>Temp R2</b>	28.7	38.8	10.0	22.5	-	-	-	0,968	0,983
<b>Temp R3</b>	33.1	40.9	6.8	19.2	-	-	-	0,963	0,979
<b>Temp R4</b>	36.3	39.8	4.6	19.3	-	-	-	0,941	0,949
<b>Temp R5</b>	39.0	39.0	3.5	18.5	-	-	-	0,934	0,939
<b>Temp R6</b>	43.5	37.8	1.7	17.1	-	-	-	0,929	0,933
<b>Prec R1</b>	17.6	-	-	-	44.4	14.6	23.4	0,981	0,986
<b>Prec R2</b>	18.3	-	-	-	43.2	15.9	22.7	0,977	0,984
<b>Prec R3</b>	22.2	-	-	-	38.2	15.2	24.5	0,971	0,979
<b>Prec R4</b>	24.5	-	-	-	38.0	13.2	24.4	0,960	0,967
<b>Prec R5</b>	23.9	-	-	-	36.6	10.7	28.8	0,949	0,953
<b>Prec R6</b>	28.7	-	-	-	31.6	9.5	30.2	0,927	0,927
<b>Final R1</b>	36.1	27.6	-	-	36.3	-	-	0,965	0,976
<b>Final R2</b>	37.6	25.7	-	-	36.6	-	-	0,960	0,973
<b>Final R3</b>	38.3	28.0	-	-	33.7	-	-	0,954	0,965
<b>Final R4</b>	42.1	26.5	-	-	31.4	-	-	0,933	0,932
<b>Final R5</b>	40.1	28.1	-	-	31.8	-	-	0,927	0,928
<b>Final R6</b>	43.3	27.2	-	-	29.5	-	-	0,909	0,912

## Discussão

Os modelos obtidos apresentaram valores elevados de AUC e uma capacidade moderada de projeção das áreas de alta adequabilidade ambiental. Apesar disso, especialmente aplicando os maiores valores de regularização, foi possível identificar uma ampla zona de adequabilidade ambiental ao longo das zonas costeiras marinhas do leste brasileiro, durante o Plioceno. Este resultado corrobora nossa hipótese de trabalho inicial, sugerindo que o ancestral de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* possa ter colonizado as áreas de ocorrência atuais através de um corredor de dispersão costeiro. Efetivamente, apesar das diferenças, estas espécies compartilham uma característica em sua distribuição que é a ocorrência ao longo das maiores extensões de formações de dunas costeiras da região. Alternativamente, é importante destacar que alguns modelos ampliaram a distribuição das áreas de adequabilidade ao longo do centro da América do Sul, sem, contudo, identificar a existência de conexões com áreas de alta adequabilidade do nordeste brasileiro.

Segundo Rodrigues et al. (2016) o nicho ocupado por indivíduos introduzidos de *Trachemys dorbigni* é melhor previsto quando o modelo do nicho é construído combinando as informações de *T. adiutrix* e *T. dorbigni*. A partir da modelagem do potencial invasor de *T. dorbigni*, notou-se que o modelo, com valor de regularização igual a um, se ajusta demasiadamente aos pontos de ocorrência onde a espécie é nativa, não prevendo locais onde há efetivamente indivíduos introduzidos estabelecidos (dados não publicados). Tal resultado indica que a distribuição das espécies em questão não se encontra em equilíbrio com seu potencial ambiental, apresentando um nicho bioclimático mais amplo do que pode ser mensurado a partir da distribuição atual. Dessa forma, a utilização de um fator de regularização maior na predição da distribuição dessas espécies é importante para a obtenção de modelos com maior capacidade de projeção. Os modelos com os maiores valores de regularização em geral foram os que projetaram mais as áreas de alta adequabilidade. Porém, em algumas áreas, a adequabilidade ambiental diminuiu com o aumento do fator de regularização.

Os resultados mostram que os valores de AUC decaíram com o aumento dos valores de regularização dentro de cada conjunto de variáveis. Ainda assim, a avaliação dos modelos pelos valores de AUC classificou os mesmos como ótimos, pois todos apresentam valores maiores que 0,9. As variáveis: sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação foram as mais importantes, respectivamente, para os modelos do conjunto “temp” e “prec”. Os modelos resultantes da combinação dessas variáveis tiveram a altitude como a variável mais importante. A altitude parece ser um fator determinante da distribuição para essas espécies, visto que a ocorrência atual de ambas é concentrada em áreas baixas, e que tal variável pode restringir a dispersão das mesmas para outras áreas. Contudo, são conhecidos registros de populações introduzidas estabelecidas em áreas mais altas, indicando que a altitude deve atuar principalmente como um limitador à dispersão.

Não foram encontrados registros publicados de fósseis de *Trachemys adiutrix*. *T. dorbigni* possui registros apenas para o Pleistoceno Superior no nordeste da Argentina e no extremo sul do Brasil indicando que nesta época a espécie já ocupava seus limites austrais da distribuição atual (de la Fuente et al., 2002; Noriega et al., 2004; Kerber & Oliveira, 2008; Cabrera & Luna, 2011). A carência de registros fósseis para ambas espécies poderia ser explicada com a hipótese aqui apresentada de distribuição ao longo da planície costeira em períodos de regressão marinha, pois sugere que os registros fósseis estejam, atualmente, submersos. Ao mesmo tempo, a ausência de

fósseis nas áreas baixas do centro-oeste brasileiro indica que estas espécies podem nunca ter ocupado estas áreas.

A partir de nossos resultados, é possível sugerir que o ancestral de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* possa ter usado as áreas baixas costeiras brasileiras para dispersão, especialmente em períodos de regressão marinha. Desta forma, as periódicas e cíclicas flutuações do nível do mar devem ter atuado como um elemento desestabilizador da adequabilidade costeira, permitindo sugerir um processo de extinções induzido pelos períodos de elevação do nível do mar. Tal padrão é sugerido para explicar a distribuição disjunta entre espécies de lagartos do grupo *Liolaemus wiegmanni*. A espécie *Liolaemus lutzae* apresenta uma “ilha” de distribuição no Rio de Janeiro, porém, o restante do grupo ocorre ao sul de Santa Catarina. É provável que essa espécie tenha tido uma distribuição mais ampla no passado, mas que, devido a sua distribuição costeira e associada a vegetação aberta, as transgressões e regressões marinhas tenham suprimido as áreas habitadas por essa espécie nos estados ao sul do Rio de Janeiro (Winck et al., 2014). Além das flutuações no nível do mar, as florestas também podem ter influenciado a distribuição de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni*. Alguns autores sugeriram recentemente que as florestas atlânticas sofreram uma expansão em direção à planície costeira, quando o nível do mar estava mais baixo (Leite et al., 2016). Com isso, a presença de *Trachemys* nessas áreas pode ter sido afetada, pois essas espécies estão relacionadas a regiões de vegetação aberta, principalmente no período reprodutivo.

O uso de Modelos de Nicho Ecológico empregado neste estudo permitiu corroborar nossa hipótese de trabalho, sugerindo a existência de áreas de adequabilidade ambiental para o ancestral de *Trachemys adiutrix* e *T. dorbigni* ao longo das formações costeiras marinhas. Este resultado permite explicar tanto a ocupação das áreas de distribuição atuais da espécie, quanto identificar um mecanismo (flutuações do nível do mar e expansão/retração das florestas de planície) para compreender a extinção ao longo da costa que resultou no padrão de disjunção. Este padrão é compartilhado por lagartos do gênero *Liolaemus*, o que sugere que os processos foram compartilhados e podem ter afetado outros organismos, abrindo uma oportunidade para futuras análises biogeográficas comparativas.

## Referências Bibliográficas

- Batistella A.M. (2008) *Biologia de Trachemys adiutrix (Vanzolini, 1995) (Testudines, Emydidae) no litoral do Nordeste - Brasil*. Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas.,
- Bock B., Páez V., & Daza J. (2010) *Trachemys callirostris (Gray 1856) – Colombian Slider, Jicotea, Hicotea, Galapago, Morrocoy de Agua. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises* pp. 042.1-042.9. Chelonian Research Foundation,
- Bujes C.S. & Verrastro L. (2007) Supernumerary epidermal shields and carapace variation in Orbigny's slider turtles, *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**, 666–672.
- Cabrera M.R. (1998) *Las tortugas continentales de Sudamérica austral*.
- Cabrera M.R. & Luna C.A. (2011) Presencia de *Trachemys Agassiz, 1857* (Testudines, Emydidae) en el Pleistoceno tardío del centro de la Argentina. *Cuadernos de Herpetologia*, **25**, 37–42.
- Carreira S., Meneghel M., & Achaval F. (2005) *Reptiles de Uruguay*. DIRAC, Facultad de Ciencias Montevideo,
- van Dijk P.P., Iverson J., Rhodin A., Shaffer B., & Bour R. (2014) *Turtles of the World, 7th Edition: Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution with Maps, and Conservation Status. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises* pp. 243–328.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., & Yates C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, **17**, 43–57.
- Ely I. (2008) *Área de vida, movimento e hábitat utilizado por Trachemys adiutrix Vanzolini, 1995 (Testudines - Emydidae) na região dos pequenos Lençóis Maranhenses, Brasil*.
- Fritz U., Stuckas H., Vargas-Ramírez M., Hundsdörfer A.K., Maran J., & Päckert M. (2012) Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: Implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae: Trachemys). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **50**, 125–136.
- Graham C.H., Ferrier S., Huettman F., Moritz C., & Peterson A.T. (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in ecology & evolution*, **19**, 497–503.

- Hardy L.M. & McDiarmid R.W. (1969) The amphibians and reptiles of Sinaloa, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, **18**, 39–252.
- Hochheimer J. & Hoffmann M.H. (2016) Footprints of the Last Glacial: Past competition may have shaped strongly disjunct distribution ranges in *Artemisia rupestris* and *A. laciniata*. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **224**, 203–210.
- Jackson D.R. (1988) A re-examination of fossil turtles of the genus *Trachemys* (Testudines: Emydidae). *Herpetologica*, 317–325.
- Kerber L. & Oliveira É. V. (2008) Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea - Journal of Geoscience*, **4**, 49–64.
- de la Fuente M.S., Noriega J.I., & Piña C.I. (2002) *Trachemys Dorbigni* (Duméril Y Bibron, 1835) (Cryptodira: Emydidae) En El Pleistoceno Tardío De La Provincia De Entre Ríos, Argentina. *Cuadernos de herpetologia*, **16**, 65–72.
- de la Fuente M.S., Sterli J., & Maniel I. (2014) *Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles*. Springer International Publishing, Cham.
- Leite Y.L.R., Costa L.P., Loss A.C., Rocha R.G., Batalha-Filho H., Bastos A.C., Quaresma V.S., Fagundes V., Paresque R., Passamani M., & Pardini R. (2016) Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 1008–1013.
- Lema T. de & Ferreira M.T.S. (1990) Contribuição ao conhecimento dos testudines do Rio Grande do Sul (Brasil): lista sistemática comentada (Reptilia). *Acta Biologica Leopoldensia*, **12**, 125–164.
- Lima-Ribeiro M.S. & Diniz-Filho J.A.F. (2013) Modelos ecológicos ea extinção da megafauna: clima e homem na América do Sul. *CUBO, São Carlos*, .
- Lisiecki L.E. & Raymo M.E. (2005) A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography*, **20**, .
- Martins R.T., Barreto L., & Pereira-Martins S.R. (2003) Observação de anomalias congênitas em tartarugas de água doce *Trachemys adiutrix* Vanzolini, 1995 em ambiente natural. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, **16**, .
- Moll E.O. & Legler J.M. (1971) *The life history of a neotropical slider turtle, Pseudemys scripta (Schoepff)*, in Panama. Los Angeles Natural History Museum,

- Noriega J.I., Carlini A. a, & Tonni E.P. (2004) Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada ( Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos ). *Insugeo*, **12**, 71–76.
- Phillips S.J. (2008) A Brief Tutorial on Maxent. *AT&T Research*, 1–38.
- Phillips S.J., Anderson R.P., & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, **190**, 231–259.
- Phillips S.J. & Dudík M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161–175.
- Pritchard P.C.H. & Trebbau P. (1984) *The turtles of Venezuela*. [Oxford, Ohio]: Soc. for the Study of Amphibians and Reptiles,
- Rodrigues J.F.M., Coelho M.T.P., & Diniz-Filho J.A.F. (2016) Exploring intraspecific climatic niche conservatism to better understand species invasion: the case of *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Hydrobiologia*, **779**, 127–134.
- Savage J.M. (1966) The Origins and History of the Central American Herpetofauna The Origins and History of the Central American Herpetofauna. *Copeia*, 719–766.
- Seidel M.E. (2002) Taxonomic Observations on Extant Species and Subspecies of Slider Turtles, Genus *Trachemys*. *Journal of Herpetology*, **36**, 285–292.
- Soberon J. & Peterson A.T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. .
- Thuiller W., Araújo M.B., & Lavorel S. (2003) Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 669–680.
- Vanzolini P.E. (1995) A new species of turtle, genus *Trachemys*, from the state of Maranhão, Brazil (Testudines, Emydidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **55**, 111–125.
- Vanzolini P.E. & Heyer W. (1985) The American herpetofauna and the interchange. *The great American biotic interchange*, 475–487.
- Williams E. (1956) *Pseudemys scripta callirostris from Venezuela with a general survey of the scripta series*. Museum of Comparative Zoology at Harvard University,
- Winck G., Almeida-Santos P., & Rocha C. (2014) Potential distribution of the endangered endemic lizard *Liolaemus lutzae* Mertens, 1938 (Liolaemidae): are there other suitable areas for a geographically restricted species? *Brazilian Journal of Biology*, **74**, 338–348.

Woodburne M.O. (2010) The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, **17**, 245–264.