

**MODELAÇÃO DA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E AFINIDADES BIOGEOGRÁFICAS DE
Proteles cristata E *Crocota crocuta* EM ANGOLA**

POTENTIAL DISTRIBUTION MODELLING AND BIOGEOGRAPHICAL AFFINITIES OF *Proteles cristata* AND *Crocota crocuta* IN ANGOLA

**MODELIZACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL Y LAS AFINIDADES BIOGEOGRÁFICAS
DE *Proteles cristata* Y *Crocota crocuta* EN ANGOLA**

Akaz Malassa Bumba¹, José Francisco Chawaco², Helenista Nzuzi Dorys³, Martins Kamota Abel⁴, Milder Caieme Fernandes⁵, Isaac Fernando Gomes Bumba⁶

e747508

<https://doi.org/10.47820/recima21.v7i4.7508>

PUBLICADO: 04/2026

RESUMO

A modelagem de nicho ecológico baseada em dados de ocorrência é comumente utilizada para caracterizar os nichos das espécies e prever áreas potenciais de adequabilidade, tendo em vista a semelhança dos fatores ambientais. Neste estudo, analisamos a influência dos factores ambientais na distribuição espacial de *P. cristata* e *C. crocuta* em Angola, por meio da modelagem baseada em registros de presença e factores ambientais, sendo o MaxEnt o método de modelagem utilizado, o modelo foi executado com 7 variáveis bioclimáticas, sendo executado com 21 réplicas, utilizando o método *Bootstrap*, e as configurações incluíram extrapolação, análise MESS. Permitindo observar que, a distribuição dessas espécies é fortemente influenciada pela precipitação no trimestre mais seco ($b_{17} = 37,7\%$ para *P. cristata* e 53% para *C. crocuta*). Observamos que a *P. cristata* apresenta maior especialização em ambientes secos. A relação biogeográfica entre as duas espécies sugere um padrão de distribuição em mosaico, com ocorrência simpátrica no sudoeste e alopatrica no norte e leste do país, onde *C. crocuta* ocorre de forma exclusiva. Este estudo fornece uma avaliação sobre a influência dos fatores ambientais na distribuição dessas espécies, auxiliando na compreensão de suas afinidades biogeográficas. Além

¹ Licenciado em Biologia Marinha pela Faculdade de Ciências Naturais "FCN" da Universidade do Namibe "UNINBE"; acadêmico cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

² Licenciado em Biologia Marinha pela Universidade Mandume Ya Ndemufayo; acadêmico cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

³ Licenciada em Ciência da Educação Biologia-Geografia; docente Universitária na Faculdade de Ciências das Pescas "FCP" da Universidade do Namibe "UNINBE"; acadêmica cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

⁴ Licenciado em Engenharia Ambiental pela Universidade Mandume Ya Ndemufayo; docente e consultor ambiental; acadêmico cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

⁵ Licenciado em Biologia de formação; docente Universitário na Faculdade de Ciências das Pescas "FCP" da Universidade do Namibe "UNINBE"; acadêmico cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

⁶ Licenciado em Zootecnia pelo Instituto Superior Politécnico do Kwanza-sul-Sumbe; docente Universitário na Faculdade de Ciências das Pescas "FCP" da Universidade do Namibe "UNINBE", acadêmico cursando o Mestrado em Biodiversidade, Genética e Conservação pela Faculdade de Ciências da Universidade do Porto Portugal "FCUP", em parceria com a Universidade Mandume Ya Ndemufayo-Angola.

disso, a estrutura metodológica usada e os resultados obtidos oferecem uma base para futuras pesquisas sobre a ecologia e conservação das hienas em Angola.

PALAVRAS-CHAVE: Afinidades ecológicas. Biogeografia. Modelagem de nichos. Hienas. Angola.

ABSTRACT

*Ecological niche modelling based on occurrence data is commonly used to characterise species niches and predict potential suitable areas, given the similarity of environmental factors. In this study, we analysed the influence of environmental factors on the spatial distribution of *P. cristata* and *C. crocuta* in Angola, using modelling based on presence records and environmental factors. The MaxEnt method was employed, with the model run using 7 bioclimatic variables and 21 replicates, utilising the Bootstrap method, and the settings included extrapolation and MESS analysis. This allowed us to observe that the distribution of these species is strongly influenced by precipitation in the driest quarter ($b_{17} = 37.7\%$ for *P. cristata* and 53% for *C. crocuta*). We observed that *P. cristata* shows greater specialisation in dry environments. The biogeographical relationship between the two species suggests a mosaic distribution pattern, with sympatric occurrence in the south-west and allopatric occurrence in the north and east of the country, where *C. crocuta* occurs exclusively. This study provides an assessment of the influence of environmental factors on the distribution of these species, aiding in the understanding of their biogeographical affinities. Furthermore, the methodological framework used and the results obtained provide a basis for future research on the ecology and conservation of hyenas in Angola.*

KEYWORDS: Ecological affinities. Biogeography. Niche modelling. Hyenas. Angola.

RESUMEN

*El modelado de nichos ecológicos basado en datos de presencia se utiliza habitualmente para caracterizar los nichos de las especies y predecir áreas potencialmente adecuadas, teniendo en cuenta la similitud de los factores ambientales. En este estudio, analizamos la influencia de los factores ambientales en la distribución espacial de *P. cristata* y *C. crocuta* en Angola, mediante un modelo basado en registros de presencia y factores ambientales, siendo MaxEnt el método de modelización utilizado; se ejecutó el modelo con 7 variables bioclimáticas, con 21 réplicas, utilizando el método Bootstrap, y las configuraciones incluyeron extrapolación y análisis MESS. Esto permitió observar que la distribución de estas especies está fuertemente influenciada por la precipitación en el trimestre más seco ($b_{17} = 37,7\%$ para *P. cristata* y 53 % para *C. crocuta*). Observamos que *P. cristata* presenta una mayor especialización en ambientes secos. La relación biogeográfica entre las dos especies sugiere un patrón de distribución en mosaico, con presencia simpátrica en el suroeste y alopatrica en el norte y el este del país, donde *C. crocuta* se encuentra de forma exclusiva. Este estudio ofrece una evaluación de la influencia de los factores ambientales en la distribución de estas especies, lo que ayuda a comprender sus afinidades biogeográficas. Además, la estructura metodológica utilizada y los resultados obtenidos ofrecen una base para futuras investigaciones sobre la ecología y la conservación de las hienas en Angola.*

PALABRAS CLAVE: Afinidades ecológicas. Biogeografía. Modelización de nichos. Hienas. Angola.

INTRODUÇÃO

Angola é um país com uma diversidade fisiográfica, climática e biológica extraordinariamente rica (Huntley et al., 2019). Destacando-se por possuir representantes de sete dos nove biomas africanos e 15 das ecorregiões do continente, justificando assim, a sua rica biodiversidade, porém ainda pouco estudada.

Sobre o estudo de mamíferos Beja *et al.*, (2019), reitera o que foi dito por Huntley *et al.*, (2019), afirmando que, a investigação científica sobre os mamíferos de Angola começou há mais de 150 anos, mas a informação continua a ser escassa e dispersa, existindo apenas uma lista de espécies publicada recentemente e a ausência da catalogação e sistematização destas informações acabam por ampliar as lacunas já existentes, principalmente da real distribuição espacial das espécies no território nacional, o que dificulta em última estância a criação de um plano efetivo capaz de responder as necessidades actuais de gestão da biodiversidade em Angola, e a presente investigação deve ser encerrada como parte da solução deste *deficit*.

Dentre as espécies de mamíferos que podem ser encontrados em Angola, estão as hienas, que segundo Crawford-Cabral e Simões (1988, como citado em Huntley *et al.*, 2019) existem três espécies da família Hyaenidae registadas, nomeadamente hiena-castanha (*Parahyaena brunnea*), protelo (*Proteles cristata*) e a hiena-malhada (*Crocota crocuta*). Segundo (Bohm; Honor 2015; Green, 2015), as espécies estudadas encontram-se em um estado de pouco preocupante (LC) (Red List – IUCN), provavelmente por estar relacionado a sua posição na cadeia alimentar nos ecossistemas em que estão inseridos, bem como, por serem pouco consumidos pelo homem, principalmente pelo conhecimento popular das hienas serem espécies necrófagas.

Os modelos baseados em nicho ecológico (ENMs) têm sido amplamente utilizados em pesquisas sobre mudanças climáticas para prever distribuições futuras de espécies sob diferentes cenários climáticos e avaliar seu nível de exposição às tendências actuais de temperatura e precipitação (Araújo *et al.*, 2011; Woodin *et al.*, 2013). Estes ENMs constituem uma ferramenta fundamental para investigar a distribuição das espécies e os factores que a influenciam (Sillero *et al.*, 2021).

O presente estudo visa avaliar a influência de factores ambientais na distribuição espacial de *P. cristata* e *C. crocuta* em Angola, por meio da modelação baseada em registos de presença e factores ambientais, especificamente: 1-identificar os principais factores ambientais que influenciam a distribuição espacial de *P. cristata* e *C. crocuta* em Angola; 2-avaliar a contribuição das variáveis ambientais na distribuição potencial de *P. cristata* e *C. crocuta* em Angola; 3-interpretar as curvas de resposta das variáveis ambientais mais importantes para entender melhor as preferências ecológicas de cada espécie e 4-verificar a qualidade preditiva dos modelos por meio das médias (avg) e desvios padrão (SD).

1. REFERENCIAL TEÓRICO

A modelagem de nicho ecológico é uma técnica quantitativa que utiliza uma equação ou conjunto de equações que descrevem o nicho ecológico de uma espécie, tendo como objectivo central a previsão do habitat adequado para uma espécie no espaço geográfico, identificando as características das localidades onde a espécie foi observada para inferir outras áreas de potencial

ocorrência. Teoricamente, as ENMs baseiam-se no conceito de nicho de que diferencia o nicho fundamental, ou seja, as condições ambientais em que uma espécie pode sobreviver do nicho realizado, que a parte do nicho fundamental que a espécie efetivamente ocupa devido a interações biológicas e limitações de dispersão (Hutchinson, 1957; Vancine, 2020).

A família Hyaenidae, embora pouco diversa com apenas quatro espécies viventes, apresenta uma história evolutiva complexa e ocupação de nichos ecológicos distintos. As espécies atuais são Hiena Malhada (*C. crocuta*), Hiena Listrada (*H. hyeana*), Hiena Castanha (*P. brunnea*) e o Protelo (*P. cristata*). As hienas frequentemente competem pelo mesmo nicho ecológico com outros grandes carnívoros, como leões e canídeos. Essas interações bióticas, como a competição e o cleptoparasitismo, são fatores que moldam a distribuição real das espécies, podendo atuar como um viés nos modelos que consideram apenas variáveis abióticas (Vancine, 2020).

Estudos recentes destacam que não existe um algoritmo ideal universal para todas as espécies. Pesquisas comparativas sugerem o uso de modelos consenso, combinando algoritmos como *Random Forest*, *Support Vector Machine* (SVM) e *Maximum Entropy* (MaxEnt), para reduzir incertezas e melhorar a performance preditiva (Morais *et al.*, 2025). De acordo com estes estudos, para grandes carnívoros africanos, a modelagem deve considerar:

- Variáveis Bioclimáticas: Dados de temperatura e precipitação (ex: WorldClim) são essenciais para delimitar o envelope climático (Vancine, 2020; Morales *et al.*, 2025).
- Viés de Amostragem: Registros de ocorrência muitas vezes estão concentrados perto de rotas de acesso ou áreas protegidas, o que pode comprometer a precisão do modelo (Vancine, 2020).
- Mudanças Climáticas: A modelagem permite simular cenários futuros (como os caminhos representativos de concentração - RCP), prevendo perdas ou ganhos de áreas adequadas para conservação (Morais *et al.*, 2025).

A integração de dados de interações bióticas e capacidade de dispersão em modelos de larga escala é uma das fronteiras atuais da disciplina, visando mover as predições do nicho fundamental para uma representação mais fiel do nicho realizado em ambientes antrópicos e em mudança. Angola possui uma vasta biodiversidade que, embora distribuída por uma rica diversidade de habitats, enfrenta o desafio crítico da escassez de dados científicos resultantes de décadas de conflito civil, o que dificultou a monitorização contínua e a gestão eficaz das suas áreas protegidas (Freixial, 2021).

Por falta de infraestruturas, e pessoal qualificado para a amostragem completa da biodiversidade no território angolano, a Modelagem de Nicho Ecológico (ENM) apresenta-se como uma ferramenta de baixo custo e alta eficiência para suprir este déficit, que combinando dados de

ocorrência com variáveis bioclimáticas, permite prever a distribuição potencial de espécies em áreas ainda não amostradas (Vancine, 2020; Freixial, 2021). A aplicação destes modelos é, portanto, imperativa para gizar planos de conservação robustos no país, uma vez que permite identificar hotspots de biodiversidade, estabelecer refúgios climáticos e avaliar a eficiência das áreas protegidas atuais perante as ameaças das mudanças globais.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A área de estudo foi selecionada com base na distribuição de ocorrência das espécies de hienas em estudo (Figura 1), com uma área de 1.246.700 km², a República de Angola é o maior país da África e devido à sua posição geográfica, é altamente heterogêneo em termos de clima, topografia e biomas. É, igualmente rica em diversidade paisagística e a sua posição geográfica suporta uma biota incrivelmente diversificada, mas ainda pouco conhecida (Marques, *et al.*, 2018). Angola possui um clima variável a tropical húmido no norte a semiárido no sul e no interior, de acordo com Huntley (2019), mesmo ocupando apenas quatro por cento da área terrestre de África, Angola possui, a segunda maior diversidade de biomas, no que respeita ao número de ecorregiões presentes dentro das suas fronteiras, sendo suplantada pela África do Sul, e situa-se entre e em duas grandes regiões biogeográficas terrestres: as florestas e savanas húmidas da região congoleza e as matas, savanas e planícies aluviais da região zambeziana.

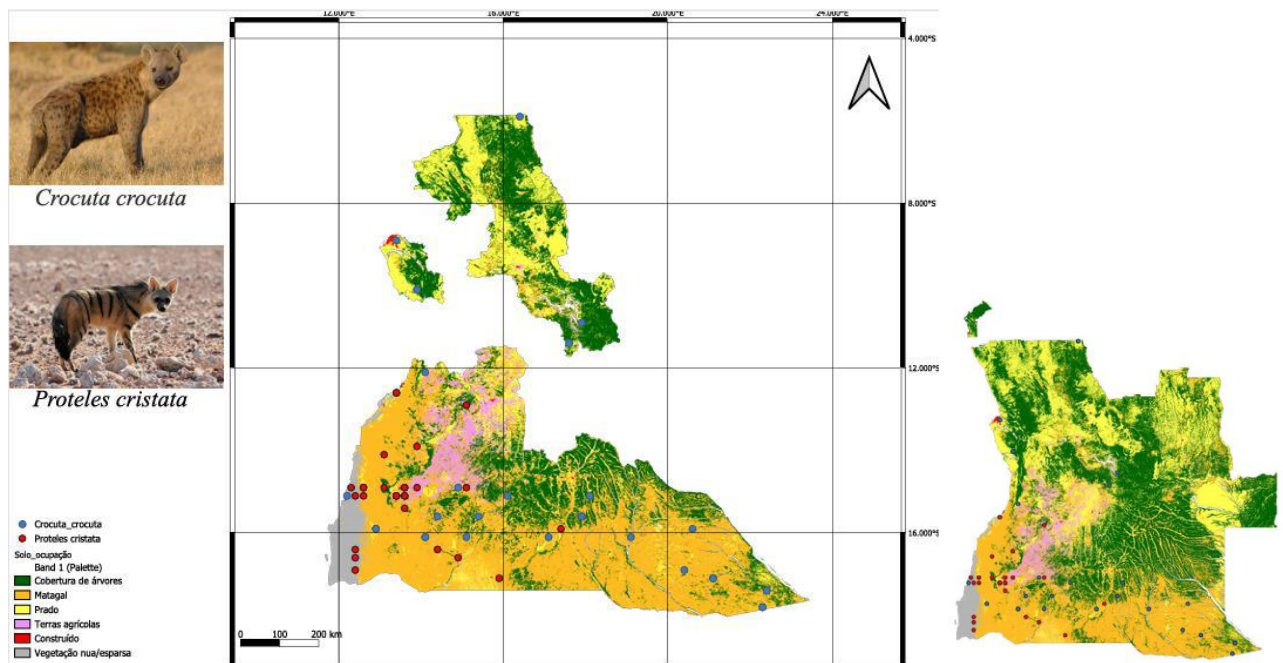


Figura 1. Área de estudo e dados de distribuição (*C. crocuta* e *P. cristata*).

De acordo com Huntley (2019), as diversas condições climáticas presentes em Angola resultam de muitas forças atmosféricas, oceânicas e topográficas, fazendo com que haja uma diminuição geral da radiação solar recebida em função da situação geográfica de Angola, que se estende desde as proximidades do equador até perto do trópico de Capricórnio, ao longo de 14 graus de latitude, explica a diminuição geral da radiação solar recebida. Já a temperatura e a precipitação, são influenciadas pela altitude, sendo que a, temperatura média anual varia em torno de 14,6 °C a 23,1 °C enquanto a precipitação determina a vegetação e a estrutura do habitat, encontram-se as influências dos sistemas atmosféricos que dominam a África Central e Austral.

Em redor do globo e perto do equador, uma faixa de baixas pressões onde convergem os ventos alísios dos hemisférios norte e sul cria uma forte atividade convectiva que gera as dramáticas tempestades que caracterizam os intertropicais. Conhecida como Zona de Convergência Intertropical (ZCIT), esta faixa desloca-se para sul sobre Angola durante o verão, e depois regressa a norte em direção ao equador, à medida que o inverno se aproxima. A estação chuvosa desencadeada pela ZCIT percorre o Norte de Angola desde o início do verão, chegando ao sul no final desta estação. O clima é fortemente sazonal, com verões quentes e húmidos (outubro a maio) e invernos amenos e frios (junho a setembro). Algumas estações meteorológicas no norte de Angola registam dois picos de precipitação, no início e no final do verão, muitas vezes com um breve período mais seco a meio do verão (conhecido como pequeno cacimbo) (Huntley, 2019).

2.2. Dados de ocorrências

As coordenadas/dados de ocorrência das hienas em estudo, foram obtidas a partir da plataforma de ciência cidadã GBIF (<https://www.gbif.org/>, acessado em 14 de fevereiro de 2025). Os dados foram transportados para uma tabela Excel, onde os registros sem coordenadas geográficas não foram usados como dados de ocorrência no presente estudo, bem como se fez uma filtragem para a verificação de dados duplicados. Foram usados um total de 59 registros de ocorrência das espécies de hienas (*C. Crocuta* e *P. cristata*) em Angola. Para fins de modelagem ecológica, os 59 registros de ocorrência das duas espécies da família Hyaenidae foram usadas para modelar a sua distribuição, das quais 29 foram ocorrências da espécie *C. crocuta*, 30 foram ocorrências da espécie *P. cristata*, no período de 1925 a 2024 e 1925 a 2007, respetivamente.

Quando se analisa a distribuição provincial das espécies estudadas, verifica-se que o *P. cristata* ocorre em 6 províncias no sudoeste de Angola, propriamente nas províncias de Benguela, Huambo, Huíla, Namibe, Cunene e Cubango com maior frequência de ocorrência na província do Namibe. Já a *C. crocuta* mostra uma distribuição mais esparsa ao longo de Angola, ocorrendo em 11 províncias especificamente as províncias do Uíge, Malanje, Luanda, Icolo e Bengo, Benguela,

Huambo, Huíla, Namibe, Cunene, Cuando e Cubango, com maior ocorrência nas províncias da Huíla, Cuando e Cubango.

2.3. Variáveis ambientais

As variáveis climáticas representam importantes preditores da adequação ambiental em relação aos ectotermos (González *et al.*, 2024). Para a modelação ecológica das duas espécies de hienas, fez-se o uso de um conjunto de 7 variáveis bioclimáticas (Tabela 1) selecionadas por representarem gradientes climáticos ecologicamente relevantes para a distribuição de carnívoros e disponibilidade de recursos, apesar da sua colinearidade, o seu uso teve por objectivo a captação da influência do gradiente térmico e hídrico nos limites fisiológicos, *stress* térmicos, na variação sazonal, na produtividade primária e na disponibilidade alimentar das espécies em estudo, pois apesar da *C. crocata* ser uma espécie tolerante, a sua reprodução é afetada pela variação de temperatura, e a temperatura impactam na actividade de térmitas o alimento do *P. cristata*, acresce-se a isto precipitação que por ter influência na temperatura ambiente e na presença de vegetação, acaba por atrair herbívoros e que por consequência atraem também os carnívoros como é o caso das hienas. Estas variáveis, foram selecionadas para os modelos ecológicos de acordo com seu significado para a ecologia e distribuição das espécies de hienas. Obtivemos os valores mensais de temperatura e os dados de precipitação, para o período de 1970 a 2018 em uma resolução espacial de ~30 segundos de arco (aproximadamente 1 km²) do banco de dados global de camadas climáticas *WorldClim* (<https://www.worldclim.org/>). Essas variáveis bioclimáticas foram então importadas para o software MaxEnt para a modelação de distribuição das espécies em estudo.

No MaxEnt, com base em dados de ocorrência em formato csv, previamente filtrados para remoção de registos duplicados, foram utilizadas as 7 variáveis bioclimáticas, com ativação de *features* lineares e quadráticas, permitindo a geração de curvas de resposta. A importância das variáveis foi avaliada através do teste *Jackknife*, o modelo foi executado com 21 réplicas, utilizando o método *Bootstrap*, com 20% dos dados reservados para teste em cada execução e 10.000 pontos de fundo. O multiplicador de regularização foi mantido em 1, com parâmetros de *features* configurados automaticamente, incluindo limiares para LQ, LQP e *hinge*, e coeficientes beta definidos pelo sistema. As configurações incluíram extrapolação, aplicação de máscaras de limitação, análise MESS (Superfície de Similaridade Ambiental Multivariada), e gravação de grelhas e gráficos. O número máximo de interações foi de 500, com limiar de convergência de 0,00001. As saídas foram geradas no formato *cloglog* e exportadas como ficheiros ASCII (asc).

Tabela 1. Descrição das variáveis ambientais usadas

Código	Variável	Descrição	Unidade	Faixa de variação
bio_01	Temperatura média anual	Média da temperatura ao longo do ano	°C	-50 a 40
bio_04	Sazonalidade da temperatura	Variação anual da temperatura (coeficiente de variação)	%	0 a 200
bio_05	Temperatura máx. do mês mais quente	Maior média mensal da temperatura máxima	°C	-20 a 50
bio_07	Amplitude térmica anual	Diferença entre bio_5 e bio_6 (temperatura mínima do mês mais frio)	°C	1 a 80
bio_12	Precipitação	Total de precipitação ao longo do ano	mm	0 a 10.000
bio_17	Precipitação do trimestre mais seco	Soma da precipitação dos três meses menos chuvosos	mm	0 a 1.500
bio_18	Precipitação do trimestre mais quente	Soma da precipitação dos três meses mais quentes	mm	0 a 6.000

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Desempenho dos modelos

Em geral, a qualidade dos modelos, para ambas as espécies, foi considerada satisfatória, pois apresentaram altos níveis de desempenho tanto nos conjuntos de treino, indicativo, de que as variáveis ambientais usadas conseguem explicar a distribuição das espécies estudadas. A tabela 2, apresenta métricas de avaliação dos modelos MaxEnt para a distribuição potencial de *C. crocuta* e *P. cristata* em Angola, com base em dados de presença e factores ambientais.

Tabela 2. Métricas das réplicas de modelos desenvolvidos para a distribuição das espécies estudadas (*C. crocuta* e *P. cristata*)

	<i>C. crocuta</i>	<i>P. cristata</i>
<i>N training/Test samples</i>	21/02	21/02
<i>Test AUC</i>	0.819	0.951
<i>Training AUC</i>	0.871	0.946
<i>AUC SD</i>	0.056	0.027
<i>test gain</i>	0.733	2.072
<i>Unregularized training gain</i>	1.091	2.098
<i>Background points</i>	10010	10004.3000
<i>Entropy</i>	8.561	7.8025

Quanto ao desempenho do modelo (AUC), o *Test AUC* de *P. cristata* (0.951) é superior ao de *C. crocuta* (0.819), indicando que o modelo da espécie *P. cristata* tem maior capacidade discriminativa para prever a distribuição da espécie com base nos dados de presença e as variáveis ambientais usadas. O *Training AUC* da espécie *P. cristata* (0.946), também mostrou-se ser superior ao da *C. crocuta* (0.871), sugerindo um melhor ajuste do modelo aos dados de treino.

No quesito da estabilidade do modelo (AUC SD), a variação é menor para *P. cristata* (0.027) do que para *C. crocuta* (0.056), indicando que o modelo do *P. cristata* é mais estável e menos sensível a mudanças nos dados.

O *test gain* e o *unregularized training gain* mostram que as variáveis ambientais usadas explicam melhor a distribuição do *P. cristata* (2.072 e 2.098) do que da *C. crocuta* (0.733 e 1.091) respetivamente. E o baixo *test gain* de *C. crocuta*. *Background points*, demonstrou ser semelhante para ambas espécies (~10010), garantindo uma comparação justa. Já a *Entropy* é maior para a *C. crocuta* (8.561) do que para *P. cristata* (7.802), confirmando o facto da distribuição potencial da *C. crocuta* ser mais dispersa, ou até mesmo julgando-a ser incerta, enquanto a do *P. cristata* é mais bem definida.

Apesar do reduzido número de pontos de teste, os modelos mostram consistência entre treino e teste, e a diferença entre as espécies de hienas estudadas reflete diferenças ecológicas reais, assim sendo, o melhor desempenho do modelo para *P. cristata* sugere que a sua distribuição em Angola pode ser fortemente determinada por variáveis ambientais específicas, principalmente pela precipitação do trimestre mais seco, já que o *P. cristata* habita em áreas áridas e savanas abertas, como confirma Crawford-Cabral e Veríssimo (dados não publicados,

como citado em Beja *et al.*, 2019) que, apesar do *P. cristata* ser o menos conhecido dos três Hyenidae de Angola, e ocorre somente no Sul do país, os registos recentes, sugerem que a espécie seja relativamente comum ao longo da planície costeira árida até ao norte de Benguela, bem como nas terras altas do planalto da Humpata (Vaz Pinto, dados não publicados, como citado em Beja *et al.*, 2019).

Já para *C. crocuta*, o modelo mostrou que a *C. crocuta* tem uma distribuição mais extensa, dependendo de fatores ambientais específicos, corroborando com o parecer de Beja *et al.* (2019) que afirmam, que as hienas-malhadas encontram-se disseminadas em toda a Angola, ocorrendo as populações principais em matas de Baikiaea zambebianas, no Sul do país, embora também parecessem ter estado disseminadas no Oeste. E as diferenças nos ganhos dos modelos e na entropia, podem refletir padrões biogeográficos distintos, onde *P. cristata* ocupam nichos mais restritos e a *C. crocuta* tem uma distribuição mais ampla e flexível.

3.2. Fatores ambientais relacionados à ocorrência das espécies

Nos modelos ecológicos para *C. crocuta* e *P. cristata*, a precipitação do trimestre mais seco foi reconhecida como a variável mais importante na distribuição das espécies, de acordo com as métricas de percentagem de contribuição e importância de permutação (Tabela 3). A tabela a seguir fornece estimativas de contribuições relativas das variáveis ambientais para o modelo Maxent. Os valores mostrados são médias sobre execuções replicadas.

Tabela 3. Percentagem média de contribuição/importância de permutação de cada variável dos modelos ecológicos para ambas espécies

Variable	<i>C. crocuta</i>		<i>P. cristata</i>	
	Percent contribution	Permutation importance	Percent contribution	Permutation importance
bio_17	37.7	28.5	53	56.1
bio_05	24.8	30.4	15.3	14.2
bio_04	13.3	3.9	13.5	16.3
bio_01	8.1	11.2	8.3	4.3
bio_12	7.2	4	5	4.7
bio_18	5	17.1	4.6	4
bio_07	4	4.8	0.2	0.4

Os perfis das curvas de resposta para a variável mais importante (bio_17) nos modelos *C. crocuta* e *P. cristata* apresentaram uma resposta semelhante, com a ocorrência das espécies principalmente em valores de precipitação mais baixos (Figura 2). No entanto, a curva de resposta para as hienas-malhadas apresentou um deslocamento em relação à curva de resposta do *P. cristata*.

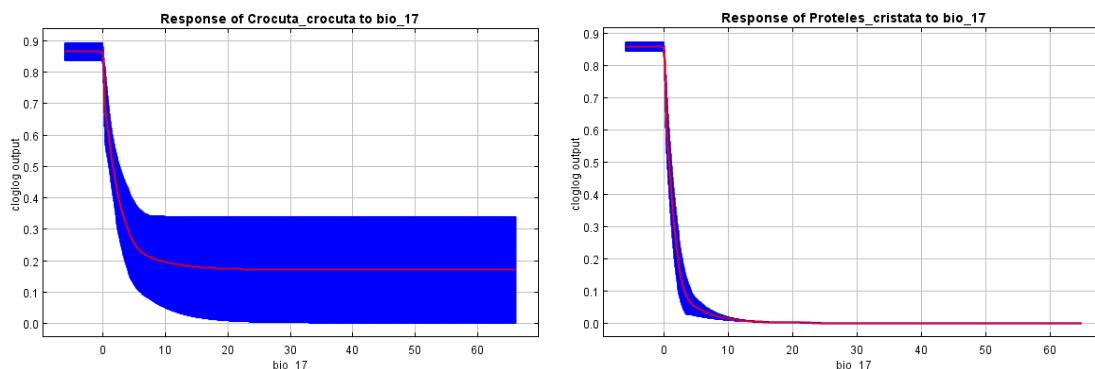


Figura 2. Perfis das curvas de resposta para a temperatura média do trimestre mais seco, o fator bioclimático mais importante relacionado às distribuições das hienas (*C. crocuta* e *P. cristata* respetivamente) em Angola.

Relativamente às variáveis ambientais mais importantes, verifica-se que a bio_17 com 53% foi a variável que teve maior contribuição para o *P. cristata*, reforçando desta forma, a ideia de que, essa espécie é comumente observada em ambientes áridos ou com baixa humidade. Para a *C. crocuta*, apesar de apresentar um menor impacto (37.7%), a variável mais importante foi igualmente a bio_17. Outrossim, a temperatura máxima do mês mais quente (bio_05), teve um papel relevante (24.8%), indicando que a *C. crocuta*, pode ter maior tolerância térmica, facilitando assim a sua distribuição em quase todo território nacional.

As curvas expõem como a adequabilidade ambiental varia em função das variáveis climáticas, para a espécie *P. cristata* a adequabilidade cai rapidamente com aumento da precipitação no trimestre mais seco (bio_17), reforçando sua preferência por ambientes áridos. O que também acontece com a *C. crocuta*, onde a sua adequabilidade diminui conforme vai aumentando a precipitação, ainda assim é necessário considerar a resposta desta espécie a temperatura máxima (bio_05), onde sugere-se que a *C. crocuta* pode suportar extremos térmicos melhor quando comparado a *P. cristata*.

3.3. Predição da adequabilidade espacial

Em ambos os modelos, as áreas de alta adequabilidade para a ocorrência das espécies encontram-se maioritariamente na região costeira. A figura 3, mostra a predição espacial dos modelos para as duas espécies de hienas estudadas, sendo que as duas imagens superiores são referentes a adequabilidade média e às duas de baixo ao valor do desvio padrão das 10 grades de

saída da modelagem de ambas as espécies. A *C. crocuta* (*C. crocuta*) encontra-se amplamente distribuída no centro e sul do país, com preferência por áreas mais abertas e savanas, chegando até mesmo a ocorrer em algumas áreas mais vegetadas. O *P. cristata*, ocorrem principalmente na faixa sul e sudoeste, associados a regiões mais áridas e semiáridas.

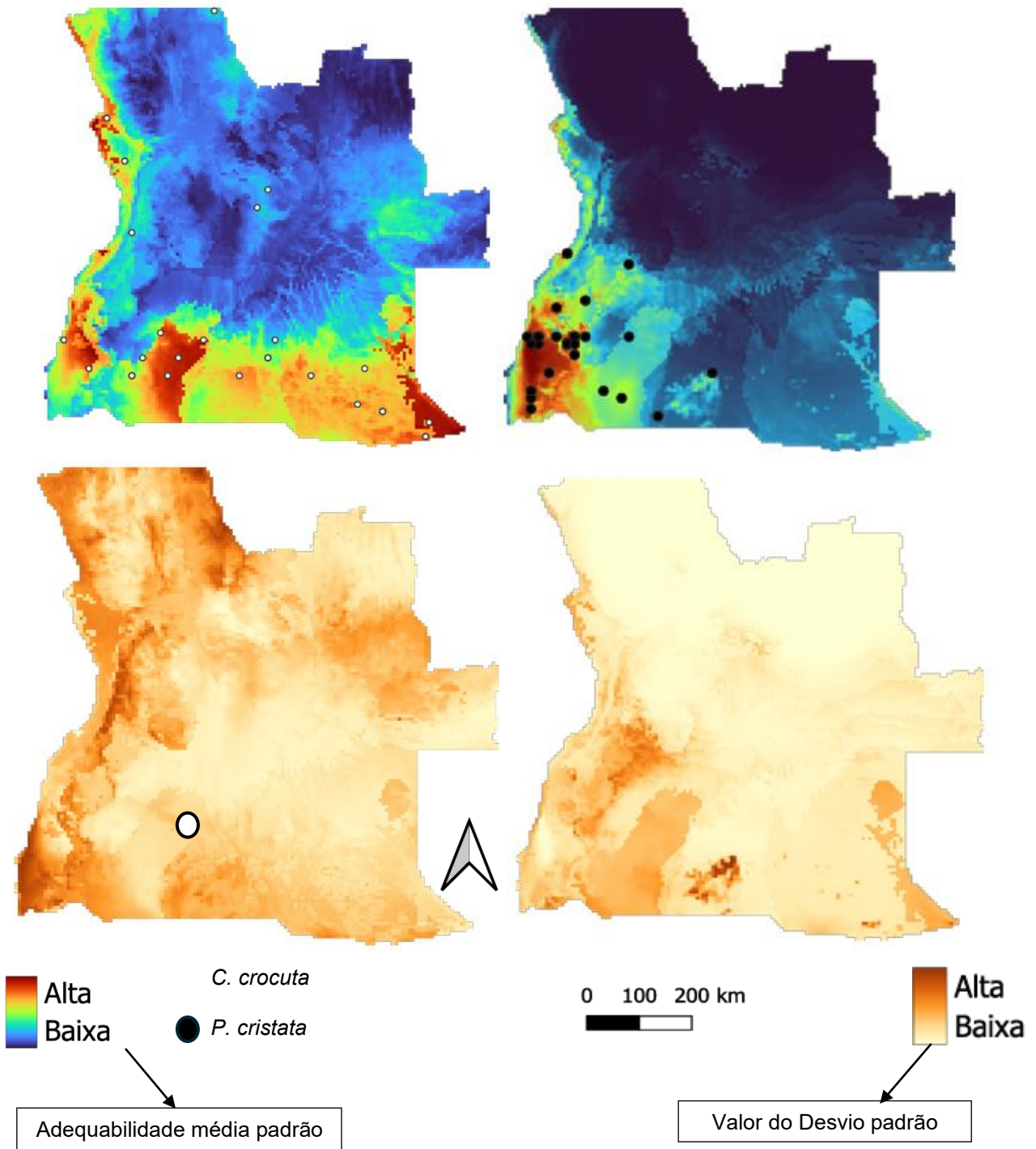


Figura 3. Média e o desvio padrão da adequabilidade para as espécies de hienas, *C. crocuta* e *P. cristata* em Angola.

Em algumas zonas da área de estudo, principalmente na região sudoeste, há uma sobreposição parcial das distribuições, o que demonstra alguma coexistência, pois ambas as espécies compartilham habitats, mas com nichos diferenciados, já que o *P. cristata* parece ser mais especializada em ambientes secos e a *C. crocuta* tem uma maior flexibilidade ecológica, o que faz todo sentido, já que para East e Hofer (2013), as hienas-malhadas estão presentes em todos os habitats, incluindo semi desertos, savanas e florestas abertas, florestas secas densas e até mesmo habitats montanhosos, como em Aberdares, Monte Quênia e Terras Altas da Etiópia, até 4.100 m de altitude. Este padrão reflete diferenças nas preferências alimentares e na ecologia das espécies, com o protelo sendo um insectívoro especializado e a hiena-malhada um carnívoro oportunista.

4. CONSIDERAÇÕES

Compreender a ecologia das espécies em estudo é fundamental, especialmente considerando a carência de publicações sobre as hienas em Angola. No caso da *C. crocuta* (*C. crocuta*) e do protelo (*P. cristata*), a falta de dados ecológicos pormenorizados torna a modelação da sua distribuição ainda mais relevante para a conservação destas espécies. Os nossos resultados mostraram que ambas as espécies são fortemente afetadas pela variação da precipitação no trimestre mais seco, mas a espécie *P. cristata* parece mais restrita a ambientes secos, ao passo que a *C. crocuta* tem uma distribuição mais ampla e pode tolerar variações climáticas.

As diferenças nas preferências ambientais sugerem que a sobreposição espacial pode ser limitada pela competição ou por nichos ecológicos distintos, já no quesito de afinidades, existe uma distribuição em mosaico, com os resultados a demonstrarem uma sobreposição embora parcial na região sudoeste de Angola (Fig.1) indicando uma simpatria entre as mesmas, e na parte norte e leste, verifica-se uma exclusividade de ocorrência da *C. crocuta* indicando uma alopatria. Essa distribuição pode ser influenciada pelos hábitos alimentares distintos entre as espécies estudadas, visto que uma é carnívora (*C. crocuta*) e a outra é insectívora (*P. cristata*).

No campo de gestão e conservação destas espécies, os resultados remetem-nos a uma distribuição e a adequabilidade das espécies que confirma a heterogeneidade de habitats em Angola, principalmente a partir da distribuição ampla da *C. crocuta*, permitindo observar áreas com maiores concentrações e áreas de sobreposição, levando-nos a sugerir a criação de prioridades de conservação destes locais, e por conta da especialização do *P. cristata* o seu modelo de conservação deve ser mais ligado as alterações específicas do *habitat*, já no caso da *C. crocuta* por ser mais tolerante e apresentar maior amplitude ecológica, o foco deve ser na verificação e consequente redução de conflitos com os humanos fazendo assim uma gestão baseada em evidências.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, M. B.; GUILHAUMON, F.; NETO, D. R.; ORTEGO, I. P.; CALMAESTRA, R. G. **Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático**: fauna de vertebrados. Madrid: Dirección General de Medio Natural y Política Forestal; Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, 2011.
- BEJA, P. *et al.* Os mamíferos de Angola (Capítulo 15). *In*: HUNTLEY, B. J. *et al.* (ed.). **Biodiversidade de Angola: ciência e conservação: uma síntese moderna**. Porto: Arte e Ciência, 2019.
- BOHM, T.; HONOR, O. R. *Crocota crocuta*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T5674A45194782.en>.
- EAST, M.; HOFER, H. *Crocota crocuta*. *In*: KINGDON, J.; HOFFMANN, M. (ed.). **The mammals of Africa**. v. 5: Carnivores, Pangolins, Equids, Rhinoceroses. London: Bloomsbury Publishing, 2013. p. 560.
- FREIXIAL, C. L. F. A. **The mammals of Iona National Park and surrounding areas, Namibe Province, southwestern Angola**: a preliminary checklist. 2021. Dissertação (Mestrado) – Universidade de Évora, Évora, 2021.
- GREEN, D. S. *Pavo cristatus*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T18372A45195681.en>.
- HUNTLEY, B. J. Angola, um perfil: fisiografia, clima e padrões de biodiversidade (Capítulo 2). *In*: HUNTLEY, B. J. *et al.* (ed.). **Biodiversidade de Angola: ciência e conservação: uma síntese moderna**. Porto: Arte e Ciência, 2019.
- HUNTLEY, B. J. *et al.* **Biodiversidade de Angola: ciência e conservação: uma síntese moderna**. Porto: Arte e Ciência, 2019.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415–427, 1957.
- MARQUES, M. P. *et al.* Diversity and distribution of the amphibians and terrestrial reptiles of Angola: atlas of historical and bibliographic records (1840–2017). **Proceedings of the California Academy of Sciences**, série 4, v. 65, n. 2, p. 1–501, 2018.
- MORAIS, I. L. L. *et al.* Análise de algoritmos para construção de um modelo conjunto para modelagem de espécies amazônicas. **Ciência Florestal**, v. 35, e86428, 2025.
- SILLERO, N. *et al.* Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. **Ecological Modelling**, v. 456, p. 109671, 2021.
- VANCINE, M. H. **Introdução à modelagem de nicho ecológico**. 2020. (Material de curso/Apresentação).
- WOODIN, S. A. *et al.* Climate change, species distribution models, and physiological performance metrics: predicting when biogeographic models are likely to fail. **Ecology and Evolution**, v. 3, p. 3334–3346, 2013.



REVISTA CIENTÍFICA - RECIMA21 ISSN 2675-6218

MODELAÇÃO DA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E AFINIDADES BIOGEOGRÁFICAS
DE *Proteles cristata* E *Crocota crocuta* EM ANGOLA
Akaz Malassa Bumba, José Francisco Chawaco, Helenista Nzuzi Dorys, Martins Kamota Abel,
Milder Caieme Fernandes, Isaac Fernando Gomes Bumba

ZURELL, D. *et al.* A standard protocol for reporting species distribution models. **Ecography**, v. 43, n. 9, p. 1261–1277, 2020.