

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências - Campus do Litoral Paulista**

**Modelo de distribuição de espécies para *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*
(Hymenoptera, Formicidae) usando a abordagem MaxEnt**

Candidato: Gabriel Tofanelo Vanin
Orientador: Gustavo Maruyama Mori
Coorientadora: Marianne Azevedo Silva

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências - Campus do Litoral Paulista**

**Modelo de distribuição de espécies para *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*
(Hymenoptera, Formicidae) usando a abordagem MaxEnt**

Gabriel Tofanelo Vanin

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado para Obtenção de título
de Bacharel em Ciências Biológicas,
com habilitação em Gerenciamento
Costeiro, pela Universidade
Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho” – UNESP.

Orientador: Gustavo Maruyama Mori
Coorientadora: Marianne Azevedo Silva

São Vicente
2021

V258m

Vanin, Gabriel Tofanelo

Modelo de distribuição de espécies para *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*
(Hymenoptera, Formicidae) usando a abordagem MaxEnt / Gabriel Tofanelo Vanin. --
São Vicente, 2021

26 p. : tabs., mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade
Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientador: Gustavo Maruyama Mori

Coorientadora: Marianne Azevedo-Silva

1. Biogeografia. 2. Formiga. 3. VRML (Linguagem de programação de computador).
4. Algoritmos. 5. Modelos. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados
fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Resumo

A história natural contribuiu para a história humana, desde a sobrevivência dos primeiros hominídeos até a compreensão atual do mundo natural. Apesar de sua importância, assistimos ao seu declínio, como a diminuição de cursos, de publicações na área e de financiamentos de estudos focando história natural, principalmente onde os dados biogeográficos são escassos. Para atenuar este último, pode-se aplicar ferramentas estatísticas, como modelos de distribuição de espécies (SDM), para prever áreas potencialmente adequadas para a ocorrência de espécies usando dados ambientais e registros de ocorrência de espécies, otimizando o escasso orçamento disponível. No trabalho a seguir, utilizamos SDMs correlativos, o método de entropia máxima implementado no MaxEnt, para duas formigas carpinteiras, *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*, duas espécies amplamente distribuídas, mas bastante estudadas basicamente no Cerrado. Os modelos mais bem suportados indicaram áreas de alta adequação em diferentes biomas, como Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Pampa, Pantanal, Chaco e ecossistemas associados, mas encontramos distribuições projetadas contrastantes para cada espécie. A contribuição das variáveis bioclimáticas variou entre as espécies, reforçando suas diferenças ecológicas. Finalmente, encorajamos o uso dos mapas de distribuição previstos descritos neste estudo para pesquisas futuras sobre história natural e levantamentos de inventário cujos organismos-alvo incluem *C. rufipes* e *C. renggeri*.

Introdução Geral

A história natural pode ser definida como a observação e descrição do mundo natural e das relações dos organismos com o meio (Tewksbury et al. 2014). Praticada pelos primeiros hominídeos caçadores e mais tarde por alunos do ensino fundamental, a história natural esteve e está presente na vida de todas as pessoas, a mais antiga tradição humana contínua (Fleischner 2011). Classificar e descrever novos táxons, seus comportamentos e interações inter-intraespecíficas e com o ambiente fazem parte do escopo da história natural e são de extrema relevância para a ciência da conservação (Hampton & Wheeler 2011). Apesar de tal importância, a falta de atenção e investimento na que foi já considerada a ‘mãe da ecologia’ reflete em lacunas do conhecimento para soluções de problemas sociais e de recursos naturais (Hampton & Wheeler 2011).

O declínio da história natural nas últimas décadas é testemunhado pela consolidação (e não o aumento) de herbários, diminuição de disciplinas de graduação e de programas de pós-graduação em cursos de biologia relacionados a história natural (Tewksbury et al. 2014), bem como de oportunidades para aprimorar observações em campo e habilidades em museus (Fleischner et al. 2017). O financiamento de museus, instituições acadêmicas e pesquisas de história natural são insuficientes tanto para manutenção das coleções biológicas como para estudos de longa duração (Suarez & Tsutsui 2004). A falta de investimento limita trabalhos de campo fundamentais para a compreensão do mundo natural e descobertas de novos organismos, refletindo em menos publicações de história natural para algumas áreas (McCallum & McCallum 2006).

Além disso, trabalhos de campo são muitas vezes enviesados a locais de fácil acesso, próximos a centros urbanos e instituições de ensino e pesquisa (Kadmon et al. 2004, dos Santos et al. 2008, Boakes et al. 2010, Oliveira et al. 2016), por vezes concentrando-se em áreas já consolidadas para estudos, como o caso de duas espécies das formigas carpinteiras neotropicais, *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775) e *C. renggeri* (Emery, 1894). Muito do que sabemos sobre a ecologia, estrutura de colônia e genética dessas espécies restringem-se a dados obtidos no Cerrado (Azevedo-Silva et al. 2015, 2020, Ronque et al. 2016, 2018), mesmo estas espécies ocorrendo desde a Venezuela até a Argentina (Janicki et al. 2016). Afim de pesquisar possíveis respostas para diferentes ambientes para *C. rufipes* e *C. renggeri*, um trabalho recente descreveu alguns atributos de história natural para estas espécies em remanescente de Mata Atlântica (Romeiro & Vanin <https://doi.org/10.1101/2021.06.21.449232>), com intuito de compará-los com características já descritas para estas espécies no Cerradão e Cerrado *sensu strictu* (Ronque et al. 2016, 2018).

Diversos foram os desafios para a realização desse estudo, tanto com relação a características intrínsecas às espécies estudadas, como horário de atividade quase exclusivamente

noturno e abandonos rápidos e frequentes de ninhos, quanto dificuldades em campo, como clima e segurança da equipe. Primeiramente, procurar por pequenos animais, como formigas, em uma paisagem complexa e muito vegetada como a Mata Atlântica, não é uma tarefa trivial. Foram necessários muitos dias de buscas por ninhos embaixo de sol e encontros constantes com diferentes animais, muitas vezes os quais apresentavam perigo a equipe. Ainda, o abandono de quase todos os ninhos entre as estações tornaram o trabalho ainda mais desafiador, sendo necessárias novas buscas de ninhos, inclusive em outras Unidades de Conservação, o que exigiu a obtenção de novas autorizações de coleta pelos órgãos responsáveis, elevando o tempo necessário e os gastos de recursos para finalização da proposta de projeto. Segundo que, a segurança em campo muitas vezes não é garantida. Dentro das UCs, a visita do público é frequente. Essas visitas podem ser motivadoras, enquanto oportunidade de educação ambiental, porém em contrapartida, visitas por pessoas má intencionadas podem tornar a experiência dos estudantes e pesquisadores assustadora, por exemplo pessoas portando armas de fogo no Parque Estadual Xixová-Japuí (Romeiro & Vanin, observação pessoal).

Desta maneira, diante dos desafios de atividades em campo e importância de estudos de história natural, algumas ferramentas como modelos de distribuição de espécies (SDM, do inglês *species distribution models*) (Guisan & Thuiller 2005, Austin 2007, Elith et al. 2010) podem otimizar o tempo e outros recursos ao direcionarem os esforços *in situ* em regiões mais prováveis de se encontrar espécies de interesse (Raxworthy et al. 2003, Bourg et al. 2005). A premissa dos SDMs é de que a distribuição observada de uma espécie fornece informações úteis sobre seus requisitos ambientais básicos, como níveis de temperatura e precipitação (Pearson & Dawson 2003). Desta maneira, os modelos relacionam variáveis ambientais com registros de presença, presença-ausência ou abundância de uma espécie alvo, registradas por observação de campo ou coleções de história natural, incluindo banco de dados online (Graham et al. 2004, Pearson et al. 2007, Fois et al. 2015). Os dados são submetidos a diversas funções atreladas ao algoritmo de interesse e especificações definidas pelo modelador com relação a ecologia do organismo (Guisan & Zimmermann 2000), podendo incluir, por exemplo, parâmetros relacionados à capacidade de dispersão e à presença de predadores (Guisan & Thuiller 2005).

Dessa forma, os SDMs podem ser projetados no espaço geográfico gerando mapas de adequabilidade ambiental que se refletem na probabilidade de distribuição geográfica, os quais podem ser utilizados para diferentes práticas à conservação. Alguns exemplos de sucesso foram: o delineamento de áreas prioritárias para criação de UCs com intuito de proteger grandes carnívoros ameaçados de extinção, como a onça pintada (*Panthera onca*) (Morato et al. 2014); a constatação de novos locais prováveis de ocorrência da espécie vegetal rara *Dimorphandra wilsonii* Rizzini no Cerrado e Mata Atlântica (Fernandes & Rego 2014), os quais não são protegidos; e a descoberta das pequenas áreas adequadas não protegidas para o pato-mergulhão (*Mergus octosetaceus*), espécie ameaçada de extinção (Bovo et al. 2021).

Os exemplos acima mostram diferentes possibilidades de aplicação dos SDMs, como descoberta de novas espécies e populações (Raxworthy et al. 2003, Bourg et al. 2005) e planejamento de conservação (Araújo et al. 2011). Além dessas possibilidades, há também a atenção às áreas potenciais para espécies invasoras (Peterson et al. 2008, Elith et al. 2010), previsão dos efeitos das mudanças climáticas na distribuição das espécies (Araújo et al. 2005, 2011, Araújo & Rahbek 2006, Elith et al. 2010) entre outras. As diversas aplicações desses modelos fizeram que nos últimos 20 anos mais de 3000 estudos aplicassem os resultados obtidos pelos modelos para avaliar a biodiversidade (Araújo et al. 2019).

Neste projeto, nosso **objetivo foi desenvolver SDMs para *C. rufipes* e *C. renggeri*, identificando áreas de maior adequabilidade para ambas as espécies com finalidade de contribuir com futuros estudos que envolvam a amostragem e coleta destas espécies de formigas**. Assim, esperamos diminuir gastos decorrentes da logística de campo e poupar energia dos pesquisadores, uma vez que a probabilidade de sucesso de amostragem nas primeiras tentativas de busca será aumentada.

Espécies de estudo

Formigas são insetos eusociais, ou seja, apresentam três características fundamentais: (i) sobreposição de gerações entre indivíduos que convivem no grupo, (ii) cuidado cooperativo à prole e, (iii) divisão de trabalho, que se dá pela existência de castas reprodutivas e não reprodutivas (Ricklefs 2010). Essa estrutura de organização pode variar entre espécies e dentro de uma mesma espécie, como em *Myrmecocystus mendax* Wheeler, 1908, que apresenta predomínio de colônias poliginicas (mais de uma rainha funcional para um único macho por colônia) ou políandricas (uma única rainha funcional para mais de um macho por colônia) dependendo da região de ocorrência nos EUA (Ericksson et al. 2019).

Além das variações na estrutura de colônia, atributos de história natural em formigas variam amplamente entre as mais de 16 mil espécies catalogadas (Teles et al. 2003). Por exemplo, a nidificação (comportamento de construção dos ninhos) pode ocorrer em diferentes substratos como solos, fendas e plantas ou parte delas. Da mesma forma, os materiais utilizados para a construção também são diversos, como madeira, terra, folha, palha e outros (Steiner et al. 2010). Os hábitos alimentares também variam, como desde generalistas, incluindo onivoria, carnivoria e canibalismo (Blüthgen & Feldhaar 2010), até dietas bastante especializadas, como as dos gêneros *Atta* (Fabricius, 1804) e *Acromyrmex* (Mayr, 1865), que cultivam fungos para sua alimentação (Gadau et al. 2012). Ainda, a alta variedade de histórias de vida em formigas também englobam forrageamento, reconhecimento, defesa, organização social entre muitos outros comportamentos especializados (Hölldobler & Wilson 1990).

Para duas espécies de formigas carpinteiras neotropicais, *C. rufipes* e *C. renggeri*, pertencentes a subfamília Formicinae, esforços recentes descreveram diferenças em algumas características de história natural entre colônias distribuídas no Cerrado e Mata Atlântica. Apesar das semelhanças morfológicas e comportamentais entre as espécies, a área de vida foi menor em colônias estudadas em fragmento de Mata Atlântica (Romeiro & Vanin <https://doi.org/10.1101/2021.06.21.449232>) em comparação às colônias em ambiente de Cerrado e Cerrado *strictu sensu* (Ronque 2016, 2018). Da mesma forma, pequenas diferenças no horário de atividade e estrutura dos ninhos também foram observadas (Romeiro & Vanin <https://doi.org/10.1101/2021.06.21.449232>).

Estes achados são de extrema importância para a compreensão da plasticidade interespecies e formulações de novas hipóteses evolutivas, ecológicas e genéticas. A ampla distribuição de *C. rufipes* e *C. renggeri* é testemunhada pelos registros de ocorrência (ainda que poucos) que abrangem diferentes ambientes além do Cerrado, savana brasileira, como Caatinga, Amazônia, Mata Atlântica, Pantanal e outros (Janicki et al. 2016, Guénard et al. 2017). Poucos são os estudos de história natural com estas espécies em outros ambientes que não o Cerrado. Em parte, isto se deve às dificuldades de encontrar estes animais na natureza, principalmente em vegetações mais altas e fechadas, como a Mata Atlântica. Desta maneira, acreditamos que os SDMs desenvolvidos servirão para se aumentar a abrangência geográfica da amostragem destas espécies de formigas, permitindo não apenas a obtenção de registros desses organismos, mas também os mais variados estudos que os envolvam, como os de História Natural.

Referências

Araújo, Miguel B., and Carsten Rahbek. 2006. How does climate change affect biodiversity?. *Science*. 313.5792: 1396-1397.

Araújo, Miguel B., Richard G. Pearson, and Carsten Rahbek. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*. 28.5: 693-695.

Araújo, Miguel B., et al. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology letters*. 14.5: 484-492.

Araújo, Miguel B., et al. 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*. 5.1: eaat4858.

Austin, Mike. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological modelling*. 200.1-2: 1-19.

Azevedo-Silva, Marianne, et al. 2015. Microsatellites for two Neotropical dominant ant species, *Camponotus renggeri* and *C. rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Conservation Genetics Resources*. 7.2: 459-462.

Blüthgen, Nico, and Heike Feldhaar. 2010. Food and shelter: how resources influence ant ecology. *Ant ecology*. 115-136.

Boakes, Elizabeth H., et al. 2010. Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS biology*. 8.6: e1000385.

Bourg, Norman A., William J. McShea, and Douglas E. Gill. 2005. Putting a CART before the search: successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology*. 86.10: 2793-2804.

Bovo, Alex Augusto Abreu, et al. 2021. Remaining suitable areas for the critically endangered Brazilian Merganser (*Mergus octosetaceus*; Aves, Anseriformes) are threatened by hydroelectric power plants. *Perspectives in Ecology and Conservation*. .

Elith, Jane, Michael Kearney, and Steven Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in ecology and evolution*. 1.4: 330-342.

Eriksson, T. H., et al. 2019. Intraspecific variation in colony founding behavior and social organization in the honey ant *Myrmecocystus mendax*. *Insectes Sociaux*. 66.2: 283-297.

Fernandes, Fernando Moreira, and Juliana Ordonez Rego. 2014. *Dimorphandra wilsonii* Rizzini (Fabaceae): distribution, habitat and conservation status. *Acta Botanica Brasilica*. 28: 434-444.

Fleischner, Thomas L. 2011. Why natural history matters. *Journal of Natural History Education and Experience*. 5: 21-24.

Fleischner, Thomas L., et al. 2017. Teaching biology in the field: Importance, challenges, and solutions. *BioScience*. 67.6: 558-567.

Fois, Mauro, et al. 2015. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using Species Distribution Models. *Journal for Nature Conservation*. 24: 42-48.

Gadau, Jürgen, et al. 2012. The genomic impact of 100 million years of social evolution in seven ant species. *Trends in Genetics*. 28.1: 14-21.

Graham, Catherine H., et al. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*. 58.8: 1781-1793.

Guenard, Benoit, et al. 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News/Osterreichische Gesellschaft für Entomofaunistik*. 24: 83-89.

Guisan, Antoine, and Wilfried Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*. 8.9: 993-1009.

Guisan, Antoine, and Niklaus E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*. 135.2-3: 147-186.

Hampton, Stephanie E., and Terry A. Wheeler. 2012. Fostering the rebirth of natural history. *Biol. Lett.* 8:161-163.

Hölldobler, Bert, and Edward O. Wilson. 1990. The ants. *Harvard University Press*.

Janicki, Julia, et al. 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps. *Org. Ecological Informatics*. 32: 185-193.

Kadmon, Ronen, Oren Farber, and Avinoam Danin. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications*. 14.2: 401-413.

McCallum, Malcolm L., and Jamie L. McCallum. 2006. Publication trends of natural history and field studies in herpetology. *Herpetological Conservation and Biology*. 1.1: 63-68.

Morato, Ronaldo Gonçalves, et al. 2014. Identification of priority conservation areas and potential corridors for jaguars in the Caatinga biome, Brazil. *PloS one*. 9.4: e92950.

Oliveira, Ubirajara, et al. 2016. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions*. 22.12: 1232-1244.

Pearson, Richard G., et al. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*. 34.1: 102-117.

Pearson, Richard G., and Terence P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global ecology and biogeography*. 12.5: 361-371.

Pereira-Romeiro, M. P., Vanin, G. T., Azevedo-Silva, M., & Mori, G. M. 2021. Natural history of two carpenter ants, *Camponotus renggeri* and *C. rufipes* (Hymenoptera: Formicidae), in an Atlantic Forest reserve. *bioRxiv*.

Peterson, A. T., and Y. Nakazawa. 2008. Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global ecology and Biogeography*. 17.1: 135-144.

Raxworthy, Christopher J., et al. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*. 426.6968: 837-841.

Ricklefs, Robert E. 2010. A economia da natureza. 6ª Ed. Guanabara Koogan

Ronque, Mariane UV, et al. 2016. Three ways to distinguish species: using behavioural, ecological, and molecular data to tell apart two closely related ants, *Camponotus renggeri* and *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 176.1: 170-181.

Ronque, Mariane UV, Vincent Fourcassié, and Paulo S. Oliveira. 2018. Ecology and field biology of two dominant *Camponotus* ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah. *Journal of natural history*. 52.3-4: 237-252.

dos Santos, Eduardo Carneiro, Olaf Hermann Hendrik Mielke, and Mirna Martins Casagrande. 2008. Butterfly inventories in Brazil: the state of the art and the priority-areas model for research aiming at conservation. *Natureza & Conservação*. 6.2: 176-198

Steiner, Florian M., Ross H. Crozier, and Birgit C. Schlick-Steiner. 2010. Colony structure. *Ant ecology*. 177-193.

Suarez, Andrew V., and Neil D. Tsutsui. 2004. The value of museum collections for research and society. *BioScience*. 54.1: 66-74.

Teles, Wesley Martins, Li Weigang, and Célia Ghedini Ralha. 2003. AntWeb-the adaptive web server based on the ants' behavior. *Proceedings IEEE/WIC International Conference on Web Intelligence (WI 2003)*. IEEE. 558-561.

Tewksbury, Joshua J., et al. 2014. Natural history's place in science and society. *BioScience*. 64.4: 300-310.

Species distribution model for *Camponotus rufipes* and *C. renggeri* (Hymenoptera, Formicidae) using MaxEnt approach

G. T. Vanin¹, M. A. Silva², G. M. Mori^{1*}

1 - Laboratório de Ecologia Molecular, Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP, Praça Infante Dom Henrique s/nº, Parque Bitaru, São Vicente, São Paulo, Brazil

2 - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, C.P. 6109, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil.

*email: gustavo.mori@unesp.br

Abstract

Species distribution models (SDM) are widely used methods for assessing biodiversity. Among the different application possibilities, the prediction of potential areas for species currents is an extremely relevant field for the conservation and optimization of research efforts. Among the several algorithms, MaxEnt is one of the most used, its high performance can generate reliable models and then contribute to several researches, especially those that use model organisms whose geographic distribution is little known. So, in this work we used correlative SDMs, the maximum entropy method implemented in MaxEnt, for two carpenter ants, *Camponotus rufipes* and *C. renggeri*, two widely distributed species best documented in the Cerrado savannah. The best supported models indicated areas of high suitability in different biomes, such as the Amazon, Atlantic Forest, Cerrado, Pampa, Pantanal, Chaco, and associated ecosystems, but we found contrasting projected distributions for each species. The contribution of bioclimatic variables varied between species, reinforcing their ecological differences. Finally, we encourage the use of the predicted distribution maps described in this study for future research on natural history and inventory surveys whose target organisms include *C. rufipes* and *C. renggeri*.

Keywords: Carpenter ants, geographic distribution, correlative model, maximum entropy

Introduction

Species distribution models (SDM), also known as ecological niche models, bioclimatic envelopes or habitat models (Elith and Graham 2009, Araújo and Peterson 2012) are mathematical models that aim to explain the observed patterns of species occurrence in nature (Guisan and Zimmermann 2000, Elith and Graham 2009, Araújo and Peterson 2012). In the last 20 years, more than 3000 studies used SDM to address biodiversity assessments (Araújo et al. 2019), encompassing different areas of knowledge, such as landscape ecology (Amici et al. 2015), biogeography (Carvalho and Del Lama 2015), conservation biology (Raxworthy et al. 2003, Araújo et al. 2011, Bernardes et al. 2013, Brambilla et al. 2013), marine sciences (Crafton 2014, Bouchet and Meeuwig 2015), paleontology (Stigall and Brame 2014), evolutionary biology (Kozak et al. 2008), plant ecology (Bourg et al. 2005, Gelviz-Gelvez et al. 2015) and restoration ecology (Fernández and Morales 2016). Usually, these models are used as tools to locate a target species in new areas (Raxworthy et al. 2003, Bourg et al. 2005), plan conservation actions (Araújo et al. 2011), monitor potential areas for invasive species (Peterson et al. 2008, Elith et al. 2010), predict the effects of climate change on species distribution (Araújo et al. 2005, 2011, Araújo and Rahbek 2006, Elith et al. 2010) and estimate the species' environmental niche (Warren and Seifert 2011).

Among the various purposes of SDMs, the prediction of potential species occurrence areas for regions for which there are no occurrence records is a commonly explored field (Araújo et al. 2019). For this aim, the most used tool among researchers (more than 1,000 publications between 2009 and 2015) is the machine learning method known as maximum entropy algorithm, implemented in the MaxEnt program (Hijmans et al. 2017, Morales et al. 2017). The software is supplied with coordinates of the species records (presence or biotic data) and environmental variables associated with these areas (abiotic data). The premise is that the observed distribution of a species provides useful information about its basic environmental requirements, essential for limiting its ecological niche (Hutchinson 1957, Begon et al. 2007), such as temperature and precipitation levels (Pearson and Dawson 2003). The data submitted to the MaxEnt algorithm results in models that estimate a potential geographical range of probability of occurrence of the target species (Phillips et al. 2006).

Many researches can benefit from the models predicted by MaxEnt, especially those that use model organisms whose geographic distribution is little known (Guisan and Zimmermann 2000, Raxworthy et al. 2003, Bourg et al. 2005). *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775) and *C. renggeri* (Emery, 1894) are two morphologically similar species of carpenter ants with contrasting natural history traits and that comprise independently evolving lineages (Azevedo-Silva et al. 2015, 2020, Ronque et al. 2016, 2018, De Aguiar et al. 2017). They are known to be widely distributed, occurring from northern Venezuela to Argentina, occurring in contrasting

biomes, but most of the data obtained is restricted to the Brazilian Savannah, the Cerrado. To facilitate the discovery of these species in biomes other than the Cerrado, such as the Atlantic Forest, we used a probabilistic geographic distribution map using the MaxEnt method, to assist future investigative field work aiming for these species.

Materials and Methods

Species occurrence and bioclimatic data

In order to build a model of environmental suitability for *C. rufipes* and *C. renggeri* and project it to the geographic space, 111 filtered records from species georeferenced data (78 for *C. rufipes*, 33 for *C. renggeri*) were collected on four digital platforms: Global Biodiversity Information Facility (GBIF, www.gbif.org), speciesLink network (www.splink.org.br), AntWeb (www.antweb.org) and Global Ant Biodiversity Informatics (GABI, www.antmaps.org) and eight scientific papers selected from Google Scholar searches using the words ‘Camponotus renggeri’ and ‘Camponotus rufipes’ (Oliveira and Freitas 2004, Cantarelli et al. 2015, Miranda et al. 2015, Ronque et al. 2016, 2018, Imirzian et al. 2019, Jory and Feitosa 2020, Monteiro et al. 2020) (Figure 1).

Climatic data were collected from the WorldClim 2.1 database (www.worldclim.org) (Fick and Hijmans 2017) with a spatial resolution of 2.5 arcmin (approximately 4.5 km from equator). Nineteen bioclimatic variables derived from precipitation and temperature variables were used. We assessed the degree of correlation between variables using Pearson’s correlation coefficients (ρ), considering the maximum threshold of $\rho < 0.8$. Of each correlated group, only one variable was chosen (see Results).

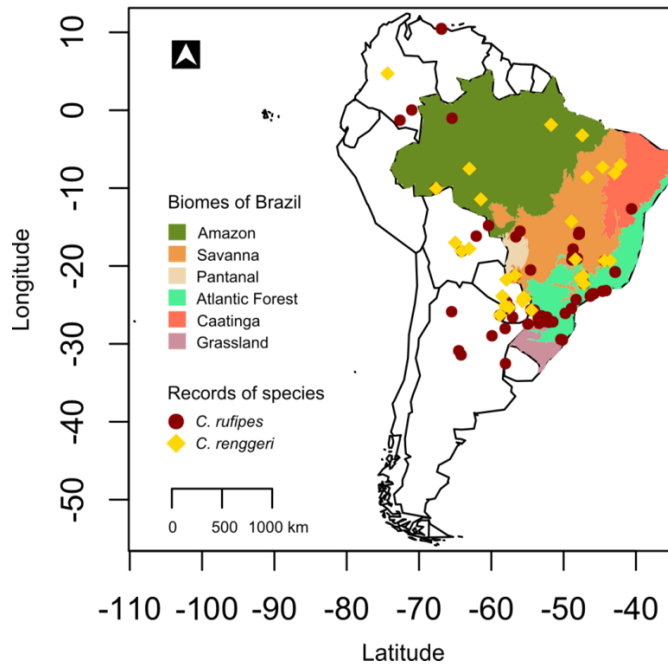


Figure 1. Distribution map of the occurrence records of *Camponotus rufipes* (red circles) and *C. renggeri* (yellow lozenges) in South America, highlighting the biomes of Brazil. Data were collected from four online databases (GBIF, speciesLink, GABI and Antweb) and eight scientific papers.

Modelling species' potential distribution

We defined the background based on performance evaluation in terms of complexity and explanatory power of SDM built with different number background points (500, 5.000 e 10.000). Background points provide statistical contrast with the area of presence for downstream analyses (Soberón and Peterson 2005). The calibration area used in the analyses preferably are large enough to include the potential colonization ranges (Barve et al. 2011), thus, we selected the South American continent, given the geographic distribution of the species reported in the literature (Janicki et al. 2016) (Figure 1). The best performance was achieved with 5.000 background points, which was used to calculate the final SDM.

To reduce sampling bias of the selected occurrence records, we partitioned them using the 'Block' and 'Checkerboard 1' methods implemented in the ENMeval package (Muscarella et al. 2014). Based on *ad hoc* criterion (see Results), 'Checkerboard 1' performed better given the test data. The complexity of the models was adjusted to avoid overfitted or underfitted models. We performed the models adjustment based on transformations of environmental predictors (feature classes) and penalization via regularization multipliers (Muscarella et al. 2014) (Table 2). The adjusted models were selected based on the lowest value of the Akaike Information Criterion corrected for small samples sizes (AICc) (i.e. the AICc difference between models, $\Delta AICc = 0$) (Warren and Seifert 2011). The contribution of each environmental variables used was calculated with ENMeval package (Muscarella et al. 2014).

We performed 10 bootstraps replicates of the models that had the best predictive performance evaluated by the area under the curve (AUC) metric implemented in the ENMeval package (Muscarella et al. 2014). The final models for *C. rufipes* and *C. renggeri* were projected into the geographical space and summarized according to the average, maximum and minimum values of environmental suitability. All analyzes were performed in the R 3.5.0 (R Core team 2013).

Results

After filtering for correlated environmental variables, correlated variables grouped in nine groups, and the percentage of contribution of each group to MaxEnt's model is shown in Table 1. There were clear differences in contribution between species as Precipitation of Wettest Quarter (BIO16) and Precipitation of Warmest Quarter (BIO18) groups contributed more to *C. rufipes*, whereas Mean Temperature of Wettest Quarter (BIO8) and Precipitation of Coldest Quarter (BIO19) groups were more important for *C. renggeri* SDM. Only three bioclimatic variables provided minor contributions to the predictions: Mean Diurnal Range (BIO2), Precipitation of Driest Month (BIO14) and Precipitation Seasonality (BIO15). Only BIO16 was not important for *C. renggeri*.

The AICc and AUC values of output species distribution models for *C. rufipes* and *C. renggeri* are summarized in table 2. The selection of models with the best fit (i.e., $\Delta AICc = 0$), were also the models with the highest AUC values, with the exception of a quadratic linear parameter test with the lowest fit of occurrences for *C. reggeri* (AUC = 0.72). The most likely models of the environmental suitability of both species cover different geographic regions, including biomes such as Atlantic Forest, Cerrado, Pantanal, Amazon, and ecotones between these environments. In addition, for *C. reggeri*, suitable regions include the Pampa and Chaco biome.

Table 1. Nine groups of bioclimatic variables (provided by WorldClim 2.0) collinear for *C. rufipes* and *C. renggeri*. Highlighted (gray shading), the nine variables drawn and selected for modeling and their percentage contributions to the models predicted for each species.

Groups	Variable	Description of variables	% <i>C. rufipes</i>	% <i>C. renggeri</i>
1	BIO1	Annual Mean Temperature	-	-
	BIO6	Min Temperature of Coldest Month	-	-
	BIO9	Mean Temperature of Driest Quarter	19.85	19.07
	BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter	-	-

2	BIO5	Max Temperature of Warmest Month	-	-
	BIO8	Mean Temperature of Wettest Quarter	11.08	26.97
	BIO10	Mean Temperature of Warmest Quarter	-	-
3	BIO12	Annual Precipitation	-	-
	BIO13	Precipitation of Wettest Month	-	-
	BIO16	Precipitation of Wettest Quarter	14.29	0.00
4	BIO14	Precipitation of Driest Month	2.32	3.41
	BIO17	Precipitation of Driest Quarter	-	-
5	BIO15	Precipitation Seasonality	2.31	6.59
6	BIO18	Precipitation of Warmest Quarter	24.55	7.25
7	BIO19	Precipitation of Coldest Quarter	3.54	26.86
8	BIO2	Mean Diurnal Range	2.70	0.61
9	BIO3	Isothermality	-	-
	BIO4	Temperature Seasonality	19.32	9.20
	BIO7	Temperature Annual Range	-	-

Table 2. Values of the metrics used as validation (AICc and average AUC) of the different species distribution models tested for *C. rufipes* and *C. renggeri*. The parameters L, Q and LQ represent linear, quadratic and both models, respectively. Values from 0.5 to 2.0 indicate how well the models were fitted to the species record data, the higher the value, the more fitted the model. Highlighted (gray shading), the best models according to the AICc criterion.

Parameters	<i>Camponotus rufipes</i>		<i>Camponotus renggeri</i>	
	AICc (delta)	AUC (avg)	AICc (delta)	AUC (avg)
L (0.5)	113.42	0.78	17.00	0.65
Q (0.5)	124.46	0.77	0.00	0.69
LQ (0.5)	1.42	0.86	21.11	0.72
L (1.0)	113.70	0.78	13.53	0.64
Q (1.0)	124.97	0.77	1.19	0.67
LQ (1.0)	0.00	0.86	8.57	0.68
L (1.5)	111.67	0.78	10.55	0.61
Q (1.5)	125.76	0.77	3.04	0.65
LQ (1.5)	2.13	0.85	7.31	0.65
L (2.0)	112.33	0.78	7.71	0.60
Q (2.0)	126.76	0.77	5.39	0.65
LQ (2.0)	7.49	0.85	7.26	0.65

Few occurrences were not recovered by the best selected model (Figure 2). Regarding *C. rufipes*, part of the records near the Andes Mountains at different latitudes, including regions of the Amazon, and a single point in the northeast region of Brazil. For *C. renggeri*, only two records in the Caatinga were not retrieved by our models. As expected, in general, the areas of greatest environmental suitability were also the regions with the highest concentration of records, the southeast region of Brazil and the Cerrado and Chaco regions, for *C. rufipes* and *C. renggeri*, respectively (Figure 2)

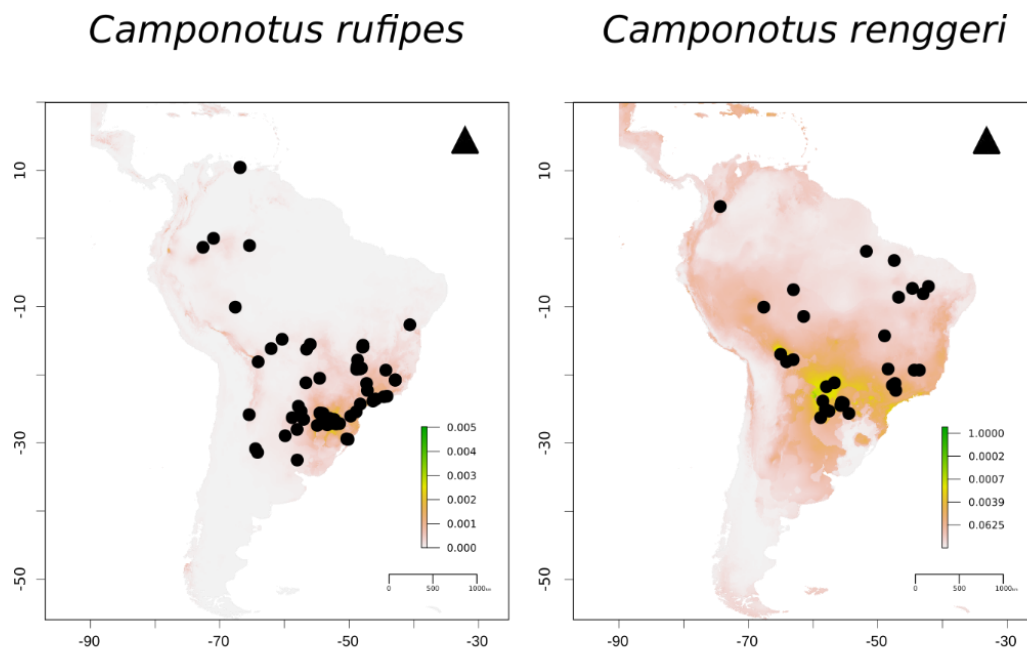


Figure 2. Average predictions of potential suitable habitats for *C. rufipes* and *C. renggeri* projected from the species distribution model (MAXENT). The output of the fitted models shows two main, close and distinct areas of high probability of occurrence for each particular species. Colored areas represent the probability of occurrence, the greener the area, the greater the probability of occurrence. Blank areas represent completely unsuitable habitats. The black dots represent the occurrence records of the species. The figure was created in the R program (R Team Core, 2013) and edited with Inkscape (<https://inkscape.org/>).

Discussion

Extensive areas of higher environmental suitability occurrence of *C. rufipes* and *C. renggeri* were recovered by our models, covering different biomes and ecoregions, remarkably for *C. renggeri*. The predictions roughly correspond to the wide distribution of records of these species across the South American continent (Janicki et al. 2016). There are also notable differences in environmental suitability between *C. rufipes* and *C. renggeri*, probably related to their ecology as these ants exhibit differences in attributes of natural history (such as home range, activity schedule and nesting habitats) depending on the environment in which they were sought (Tavares et al. 2008, Ronque et al. 2016, 2018, Romeiro and Vanin et al., 2021). These ecological variations can be responses to the complexities of the habitat they occupy, and they allow these species to occupy environments differentially, such as those selected by the models predicted here. For example, *C. renggeri* commonly nests in dead trunks in the Cerrado (Ronque et al. 2018), however, nests composed of straw and twisted leaves of bushes were more frequent in the Atlantic Forest, probably due to the abundance of these resources in this environment (Romeiro and Vanin et al. 2021).

Despite the use of four widely used databases, including global (GABI, GBIF, Antweb) and regional (Specieslink) collection, few records (< 100) for these widespread ants were recovered. Thus, although within the acceptable limit for obtaining robust models (see Wisz et al. 2008 for more details), our models were built based on few presence records, mainly for *C. renggeri*, which may have influenced the predictive power of our models. Divieso and collaborators (2020) recently modeled areas with an imminent risk of habitat loss and poorly understood in terms of ant species. Among the neglected places, the Caatinga and dry tropical forests in the state of Mato Grosso have a higher priority for conservation and for new myrmecological inventories. Our results support their findings and indicate these environments as areas potentially suitable for *C. rufipes* and *C. renggeri* (except for Caatinga biome for *C. rufipes*), becoming promising areas for research that use the species studied as target organism.

In addition to the absence of records for these species, the areas where the species were sampled present biases, often related to logistical limitations. In fact, biological sampling is not evenly distributed across the globe (Grand et al. 2007), as the search for species is concentrated mainly in easily accessible areas, such as close to urban centers (Kadmon et al. 2004, Oliveira et al. 2016) and higher education institutions (dos Santos et al. 2008, Boakes et al. 2010). This explains, in part, the high environmental suitability of areas where there is a higher concentration of occurrence records. In addition, sampling of species in more heterogeneous environments does not represent the total sampling of the inserted biome and may dilute the absence of data for the entire biome in a misleading manner, as in the Amazon (Divieso et al. 2020). On one hand, these issues set limitations to correlative SDM, on the other hand, the lack of physiological, ecological, and behavioral data precludes researchers to model the distribution of *C. renggeri* and *C. rufipes* mechanistically.

Our results represent the first maps of potential distribution specifically modeled for *C. rufipes* and *C. renggeri*. We expect that they may allow researchers to better plan their research projects and we encourage their use as a starting point for future fieldwork involving these species. We raised the urgency of research focused on the Caatinga biome and tropical dry forests in the state of Mato Grosso particularly aimed at surveying ant species, especially *C. renggeri*. Our contribution adds to the knowledge of distributional range of insects, a taxonomic group poorly explored with SDM, except for butterflies (Fois et al. 2018). Finally, we showed differences in the relevance of bioclimatic variables for these species of neotropical ants, allowing the generation of ecological hypotheses that can be tested from a physiological perspective.

Acknowledgments

We acknowledge the Molecular Ecology Laboratory colleagues who supported us with R analyses. We are grateful to Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the

undergraduate research fellowships to GTV (FAPESP 2019/12646-9 e CNPq – PIBIC/Unesp #48010), respectively, which supported this project. MAS was supported by São Paulo Research Foundation (FAPESP 2017/18291-2). This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

References

- De Aguiar, H. J. A. C. Barros, D. R. Alves, C. D. S. F. Mariano, J. H. C. Delabie, and S. D. G. Pompolo. 2017.** Cytogenetic studies on populations of *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775) and *Camponotus renggeri* Emery, 1894 (Formicidae: Formicinae). PloS One: 12: 1-18.
- Amici, V., B. Eggers, F. Geri, and C. Battisti. 2015.** Habitat Suitability and Landscape Structure: A Maximum Entropy Approach in a Mediterranean Area. Landsc. Res. 40: 208-225.
- Araújo, M. B., D. Alagador, M. Cabeza, D. Nogués-Bravo, and W. Thuiller. 2011.** Climate change threatens European conservation areas. Ecol. Lett. 14: 484-492.
- Araújo, M. B., R. P. Anderson, A. M. Barbosa, C. M. Beale, C. F. Dormann, R. Early, R. A. Garcia, A. Guisan, L. Maiorano, B. Naimi, R. B. O'Hara, N. E. Zimmermann, and C. Rahbek. 2019.** Standards for distribution models in biodiversity assessments. Sci. Adv. 5: 1-12.
- Araújo, M. B., and R. G. Pearson, and C. Rahbek. 2005.** Equilibrium of species' distributions with climate. Wiley, Nord. Soc. Oikos. 28: 693-695.
- Araújo, M. B., and A. T. Peterson. 2012.** Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. Ecol. Soc. Am. Uses. 63: 1527-1539.
- Araújo, M. B., and C. Rahbek. 2006.** How does climate change affect biodiversity? Science (80-). 313: 1396-1397.
- Azevedo-Silva, M., G. M. Mori, C. S. Carvalho, M. C. Côrtes, A. P. Souza, and P. S. Oliveira. 2020.** Breeding systems and genetic diversity in tropical carpenter ant colonies: different strategies for similar outcomes in Brazilian Cerrado savanna. Zool. J. Linn. Soc. 1-16.
- Azevedo-Silva, M., G. M. Mori, A. P. Souza, and P. S. Oliveira. 2015.** Microsatellites for two Neotropical dominant ant species, *Camponotus rufipes* and *Camponotus renggeri* (Hymenoptera: Formicidae). Cinserv. Genet. Resour. 7: 459-462.
- Begon, M., C. Townsend, and J. Harper. 2007.** Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas, 4th ed. Artmed., Porto Alegre, Brazil.

Bernardes, M., D. Rödder, T. T. Nguyen, C. T. Pham, T. Q. Nguyen, and T. Ziegler. 2013. Habitat characterization and potential distribution of *Tylototriton vietnamensis* in northern Vietnam. *K. Nat. Hist.* 47: 1161-1175.

Boakes, E. H., P. J. K. McGowan, R. A. Fuller, D. Chang-Qing, N. E. Clark, K. O'Connor, and G. M. Mace. 2010. Distorted views of biodiversity: Spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS Biol.* 8.

Bouchet, P. J., and J. J. Meeuwing. 2015. Drifting baited stereo-videography: A novel sampling tool for surveying pelagic wildlife in offshore marine reserves. *Ecosphere.* 6: 1-29.

Bourg, N. A., W. J. Mcshea, and D. E. Gill. 2005. Putting a CART before the search: Successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology.* 86: 2793-2804.

Brambilla, M., E. Bassi, V. Bergero, F. Casale, M. Chemollo, R. Falco, V. Longini, F. Saporetti, E. Viganô, and S. Vitulano. 2013. Modelling distribution and potencial overlap between Boreal Owl *Aegolius funereus* and Black Woodpecker *Dryocopus martius*: Implications for management and monitoring plans. *Bird Conserv. Int.* 23: 502-511.

Cantarelli, E. B., M. D. Fleck, F. Granzotto, J. de N. Carassa, and M. D'Avila. 2015. Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serrapilheira em diferentes sistemas de uso do solo. *Ciência Florest.* 25: 607-616.

Carvalho, A. F., and M. A. Del Lama. 2015. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. *J. Insect Conserv.* 19: 581-587.

Crafton, R. E. 2014. Modelling invasion risk for coastal marine species utilizing environmental and transport vector data. *Hydrobiologia.* 746: 394-362.

Divieso, R., Rorato, A., Feitosa, R. M., Meyer, A. L., and Pie, M. R. 2020. How to prioritize areas for new ant surveys? Integrating historical data on species occurrence records and habitat loss. *J. Insect Conserv.* 6: 901-911.

Elith, J., and C. H. Graham. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography (Cop.).* 32: 66-77.

Elith, J., M. Kearney, and S. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol. Evol.* 1: 330-342.

- Fernández, I. C., and N. S. Morales. 2016.** A spatial multicriteria decision analysis for selecting priority sites for plant species restoration: a case study from the Chilean biodiversity hotspot. *Restor. Ecol.* 24: 599-608.
- Fick, S. E., and R. J. Hijmans. 2017.** WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37: 4302-4315.
- Fois, M., A. Cuenca-Lombrana, G. Fenu, and G. Bacchetta. 2018.** Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: Review, methodological issues and future directions. *Ecol. Modell.* 385: 124-132.
- Gelviz-Gelvez, S. M., N. P. Pavón, P. Illoldi-Rangel, and C. Ballesteros-Barrera. 2015.** Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico. *Ecol. Eng.* 74: 302-309.
- Grand, J., M. P. Cummings, T. G. Rebelo, T. H. Ricketts, and M. C. Neel. 2007.** Biased data reduce efficiency and effectiveness of conservation reserve networks. *Ecol. Lett.* 10: 364-374.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000.** Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135:147-186.
- Hijmans, R. J., S. Phillips, J. Leathwick, and J. Elith. 2017.** Package ‘dismo’. *Circles*, 9.1: 1-68.
- Hutchinson, G. E. 1957.** Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Imirzian, N., Y. Zhang, C. Kurze, R. G. Loreto, D. Z. Chen, and D. P. Hughes. 2019.** Automated tracking and analysis of ant trajectories shows variation in forager exploration. *Sci. Rep.* 9: 1-10.
- Janicki, J., N. Narula, M. Ziegler, B. Guénard, and E. P. Economo. 2016.** Ecological Informatics Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client - server web-mapping applications: The desing and implementation of antmaps.org. *Ecol. Inform.* 32: 185-193
- Jory, T. T., and R. M. Feitosa. 2020.** First survey of the ants (Hymenoptera, formicidae) of Piauí: Filling a major knowledge gap about ant diversity in Brazil. *Pap. Avulsos Zool.* 60: 0-4.
- Kadmon, R., O. Farber, and A. Danin. 2003.** A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecol. Appl.* 13: 853-867.

- Kadmon, R., O. Farber, and A. Danin. 2004.** Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecol. Appl.* 14: 401-413.
- Kozak, K. H., C. H. Graham, and J. J. Wiens. 2008.** Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.* 23: 141-148.
- Miranda, E. A., A. F. Carvalho, A. C. R. Andrade-Silva, C. I. Silva, and M. A. Del Lama. 2015.** Natural history and biogeography of *Partamona rustica*, an endemic bee in dry forest of Brazil. *Insectes Soc.* 62: 255-263.
- Monteiro, G. F., L. E. Macedo-Reis, W. Dáttilo, G. W. Fernandes, F. Siqueira de Castro, and F. S. Neves. 2020.** Ecological interactions among insect herbivores, ants and the host plant *Baccharis dracunculifolia* in a Brazilian mountain ecosystem. *Austral Ecol.* 45: 158-167.
- Morales, N. S., I. C. Fernández, and V. Baca-González. 2017.** MaxEnt's parameter configuration and small samples: Are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ.* 2017: 1-16.
- Muscarella, R., P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, J. M. Kass, M. Uriarte, and R. P. Anderson. 2014.** ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods Ecol. Evol.* 5: 1198-1205.
- Oliveira, P. S., and A. V. L. Freitas. 2004.** Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften.* 91: 557-570.
- Oliveira, U., A. P. Paglia, A. D. Brescovit, C. J. B. de Carvalho, D. P. Silva, D. T. Rezende, F. S. F. Leite, J. A. N. Batista, J. P. P. P. Barbosa, J. R. Stehmann, J. S. Ascher, M. F. de Vasconcelos, P. de Marco, P. Löwenberg-Neto, P. G. Dias, V. G. Ferro, and A. J. Santos. 2016.** The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Divers. Distrib.* 22: 1232-1244.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003.** Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 361-371.
- Pereira-Romeiro, M. P., Vanin, G. T., Azevedo-Silva, M., & Mori, G. M. 2021.** Natural history of two carpenter ants, *Camponotus renggeri* and *C. rufipes* (Hymenoptera: Formicidae), in an Atlantic Forest reserve. *BioRxiv*.

Peterson, A. T., M. Papes, and J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213: 63-72.

Phillips, S. J., R. P. Anderson, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190: 231-259.

Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta, and A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature.* 426: 837-841.

Ronque, M. U. V., M. Azevedo-Silva, G. M. Mori, A. P. Souza, and P. S. Oliveira. 2016. Three ways to distinguish species: Using behavioural, ecological, and molecular data to tell apart two closely related ants, *Camponotus renggeri* and *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 176: 170-181.

Ronque, M. U. V., V. Fourcassié, and P. S. Oliveira. 2018. Ecology and field biology of two dominant *Camponotus* ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah. *J. Nat. Hist.* 52: 237-252.

dos Santos, Eduardo Carneiro, Olaf Hermann Hendrik Mielke, and Mirna Martins Casagrande. (2008) "Butterfly inventories in Brazil: the state of the art and the priority-areas model for research aiming at conservation." *Natureza & Conservação.* 6.2: 176-198

Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodivers. Informatics.* 5:1-10.

Stigall, A. L., and H. M. R. Brame. 2014. Relating environmental change and species stability in Late Ordovician seas. *Gff.* 136: 249-253.

Tavares, A. A., P. C. Bispo, and A. C. Zanzini. 2008. Efeito do turno de coleta sobre comunidades de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de *Eucalyptus cloeziana* e de cerrado. *Neotrop. Entomol.* 37: 126-130.

Warren, D. L., and S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in MaxEnt: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. .Appl.* 21: 335-342.

Wisz, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan, J. Elith, M. Dudík, S. Ferrier, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, L. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. C. Overton, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. E. Williams, and N. E. Zimmermann. 2008. Effects of sample size on the performance of species

distribution models. *Divers. Distrib.* 14: 763-773.

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO**EMIÇÃO DE PARECER DE EXEMPLAR****Discente:** GABRIEL TOFANELO VANIN**Título:** *"Modelo de distribuição de espécies para Camponotus rufipes e C. renggeri (Hymenoptera, Formicidae) usando a abordagem MaxEnt"***Orientador:** Prof. Dr. Gustavo Maruyama Mori**Curso/Habilitação:** Bacharelado em Ciências Biológicas/Gerenciamento Costeiro

COMISSÃO EXAMINADORA	CONCEITO
Prof. Dr. Gustavo Maruyama Mori	Aprovado
Prof. Dr. Fabio Stucchi Vannucchi	Aprovado

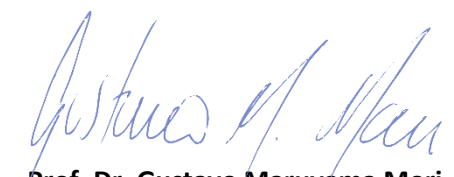
CONCEITO FINAL:A Comissão Examinadora conclui que o discente **Gabriel Tofanelo Vanin** obteve o seguinte conceito:☒

APROVADO

☐

REPROVADO

São Vicente, 25 de Janeiro de 2022


Prof. Dr. Gustavo Maruyama Mori
(Orientador)