



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE - PPGE CB

BIOGEOGRAFIA DAS FORMIGAS DO GÊNERO *NEOPONERA* EMERY, 1901
(FORMICIDAE: PONERINAE): MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA
PREDIÇÃO DE ÁREAS PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO NO BRASIL

PRISCILA SANTOS SILVA

ILHÉUS/BA

2023

PRISCILA SANTOS SILVA

BIOGEOGRAFIA DAS FORMIGAS DO GÊNERO *NEOPONERA* EMERY, 1901
(FORMICIDAE: PONERINAE): MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA
PREDIÇÃO DE ÁREAS PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO NO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Orientador: Dr. Jacques Hubert Charles Delabie.

Coorientador: Dr. Alexandre Arnhold.

ILHÉUS/BA
2023

S586

Silva, Priscila Santos.

Biogeografia das formigas do gênero *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae): modelagem bioclimática para predição de áreas prioritárias à conservação no Brasil / Priscila Santos Silva.– Ilhéus, BA: UESC, 2023.

viii, 126f. : il.

Orientador: Jacques Hubert Charles Delabie
Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade – PPGECB.
Inclui referências.

1. Mudanças climáticas. 2. Biogeografia. 3. Previsão. 4. Modelos de distribuição de espécies. 5. Holoceno. 6. Último Máximo Glacial. I. Título.

CDD 304.25

BIOGEOGRAFIA DAS FORMIGAS DO GÊNERO *NEOPONERA* EMERY, 1901
(FORMICIDAE: PONERINAE): MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA
PREDIÇÃO DE ÁREAS PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO NO BRASIL

PRISCILA SANTOS SILVA

Comissão Examinadora:

DR. JACQUES H. C. DELABIE
Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (Orientador)

DR. ADRIAN TROYA
Escuela Politecnica Nacional – Quito (Examinador)

DR^a IVAN CARDOSO DO NASCIMENTO
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB (Examinador)

DR^a ITANNA OLIVEIRA FERNANDES
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA (Examinador)

DR. PAVEL DODONOV
Universidade Federal da Bahia – UFBA (Examinador)

DR^a SOFIA CAMPIOLO
Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (Examinador)

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Santa Cruz e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade pela oportunidade de aprendizado e crescimento. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao meu orientador, Jacques Delabie, gratidão pela orientação, confiança, apoio e conselhos. Ao meu coorientador, Alexandre Arnhold, gratidão por compartilhar suas pelo suporte, incentivo e por acompanhar todo o processo deste trabalho.

Ao amigo e companheiro de laboratório Elmo Koch, muito obrigada pela parceria no primeiro capítulo, pelo apoio e incentivo de sempre. À professora Cléa Mariano e aos amigos e companheiros do laboratório de Mirmecologia. Sou muito grata a todos vocês.

Aos professores do PPGECB pela contribuição na minha formação. À coordenação do Programa e as secretárias Amáville e Maíra, por sempre atenderem com gentileza e atenção.

Aos amigos, David, Jeff, tia Cleide, Jana, Roberto, Igor, Diogo, Érica, Laís, Esperidião, Jéssica, Maria, Thyara, Sandro, Bruno, Rafaela, Luzaine, Sara, Naira, Ana Carla e Wendel, pelo apoio, carinho, compreensão, pela ajuda, força; alguns, mesmos distantes, se fizeram presentes. Aos colegas da turma PPGECB 2019.1, grata pela troca de experiências.

À minha família, em especial à minha mãe, Margarida, e ao meu pai, Pedro, pelo amor e apoio. Ao meu irmão, Vagner. Sem o apoio de vocês eu não conseguiria... Sou eternamente grata!

À minha filhinha dog Brisa, que há 3 anos é minha companheira. À Marcelo, obrigada pelo carinho, paciência, compreensão e por ser tão parceiro.

GRATIDÃO!

BIOGEOGRAFIA DAS FORMIGAS DO GÊNERO *NEOPONERA* EMERY, 1901
(FORMICIDAE: PONERINAE): MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA
PREDIÇÃO DE ÁREAS PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO NO BRASIL

RESUMO

Há uma multiplicidade de possíveis fatores, pretéritos e atuais, responsáveis pela ocorrência de um grupo biológico em determinada área. Assim, a biogeografia tem o papel de compreender quais são os fatores que explicam a distribuição das espécies. É uma disciplina importante para a conservação da biodiversidade, uma vez que pode contribuir na identificação de áreas prioritárias para a conservação, no entendimento das causas da perda de biodiversidade e no desenvolvimento de estratégias para mitigar os impactos das mudanças climáticas sobre as espécies. Preocupações contemporâneas sobre questões como mudança climática, fragmentação de habitats e perda de biodiversidade têm justificado a necessidade de examinar e prever relações biogeográficas com confiabilidade. As mudanças climáticas anunciadas podem levar à retração do nicho climático de determinadas formações florestais e à expansão das vegetações abertas, modificando distribuição e estrutura dos biomas brasileiros, e, ainda, exercer influência sobre a ocorrência e distribuição das espécies. A Modelagem de Distribuição de Espécies (*Species Distribution Modeling* – SDM) é uma técnica de modelagem computacional que utiliza informações ambientais e dados de ocorrência de espécies para prever a distribuição geográfica potencial de uma determinada espécie. Modelos de circulação global (*Global Circulation Models* – GCMs), baseados nas ciências físicas, são frequentemente usados em abordagens teóricas para combinar dados climáticos do passado, realizar projeções futuras e vincular causas e efeitos às mudanças climáticas. As formigas (Formicidae) são organismos onipresentes e abundantes nos ecossistemas terrestres, ocupando diferentes níveis tróficos. O gênero *Neoponera* Emery, 1901 é composto de formigas predadoras, algumas de hábito terrícola, mas a maior parte apresentando hábito arbóreo. Com distribuição Neotropical, e 36 espécies no Brasil, essas formigas são mais frequentes nas florestas úmidas, mas podem também habitar florestas secas com chuvas sazonais. O objetivo geral desta tese é estudar a distribuição geográfica de espécies do gênero *Neoponera* no Brasil a partir da utilização de modelos climáticos preditivos, de paleodistribuição e de distribuição potencial, a fim de identificar áreas apropriadas para a conservação das espécies deste gênero, apontar possíveis locais de extinção e sugerir áreas prioritárias para esse fim, antecipando variações de distribuição em função das previsões de mudanças climáticas. Dessa maneira, a tese está estruturada em três capítulos. No primeiro capítulo, revisamos o estado da arte dos estudos biogeográficos de Formicidae usando ferramentas de modelagem de distribuição. Nosso objetivo foi avaliar como e para que finalidade tais ferramentas foram utilizadas em estudos de formigas, bem como detectar métodos de modelagem, algoritmos e variáveis selecionadas para esses estudos. Observamos que a modelagem é mais utilizada para prever os riscos de invasão do que para fins de conservação. Para esse fim, a abordagem correlativa e o algoritmo Maxent são os mais utilizados. Constatamos que embora não seja muito utilizada em estudos de formigas, a modelagem de distribuição representa uma importante abordagem para pesquisas em biogeografia, ecologia e áreas afins. No segundo capítulo, avaliamos as condições climáticas do Quaternário sobre a distribuição de espécies do gênero a partir de modelos bioclimáticos de paleodistribuição, para dois

cenários passados: o Último Glacial Máximo (LGM, ~ -22.000 anos) e o Holoceno médio (~ -6.000 anos). Como resultados, inferimos que a maioria das espécies do gênero tende a mudar sua faixa de distribuição atual, com diminuição na variação de áreas adequadas e com uma diminuição considerável da adequação climática. No terceiro capítulo, analisamos oscilações na distribuição potencial atual e futura (horizonte 2050) de espécies de *Neoponera* no Brasil. Observamos que algumas espécies tenderão para se manter em áreas onde já ocorrem enquanto outras terão aumento ou deslocamento da faixa de distribuição. Nossos resultados sugerem que a maior parte das espécies do gênero tende a responder positivamente a altas temperaturas. Além disso, a variável precipitação foi a que possui mais peso para espécies associadas à floresta, em especial as espécies arbóricolas.

Palavras-chave: Mudanças climáticas, Paleodistribuição, Cenários futuros, RCPs, Distribuição potencial

BIOGEOGRAPHY OF ANTS OF THE *NEOPONERA* EMERY, 1901 GENUS
(FORMICIDAE: PONERINAE): BIOCLIMATIC MODELING TO PREDICT
PRIORITY AREAS FOR CONSERVATION IN BRAZIL

ABSTRACT

There are a multitude of possible factors, past and present, responsible for the occurrence of a biological group in a given area. Thus, biogeography has the role of understanding what are the factors that explain the distribution of species. It is an important discipline for biodiversity conservation, as it can contribute to the identification of priority areas for conservation, understanding the causes of biodiversity loss and developing strategies to mitigate the impacts of climate change on species. Contemporary concerns about issues such as climate change, habitat fragmentation and biodiversity loss have justified the need to reliably examine and predict biogeographical relationships. The announced climate changes may lead to the retraction of the climatic niche of certain forest formations and the expansion of open vegetation, modifying the distribution and structure of Brazilian biomes, and also exerting influence on the occurrence and distribution of species. Species Distribution Modeling (SDM) is a computational modeling technique that uses environmental information and species occurrence data to predict the potential geographic distribution of a given species. Global Circulation Models (GCMs), based on the physical sciences, are often used in theoretical approaches to combine past climate data, perform future projections, and link causes and effects to climate change. Ants (Formicidae) are ubiquitous and abundant organisms in terrestrial ecosystems, occupying different trophic levels. The genus *Neoponera* Emery, 1901 is composed of predatory ants, some of them terrestrial but most of them arboreal. With a Neotropical distribution, and 36 species in Brazil, these ants are more frequent in humid forests, but can also inhabit dry forests with seasonal rains. The general aim of this thesis is to study the geographic distribution of species of the genus *Neoponera* in Brazil from the use of predictive climate models, paleodistribution and potential distribution, in order to identify suitable areas for the conservation of species of this genus, point out possible locations of extinction and suggest priority areas for this purpose, anticipating distribution variations due to climate change forecasts. Thus, the thesis is structured in three chapters. In the first chapter, we review the state of the art of biogeographic studies of Formicidae using distribution modeling tools. Our objective was to evaluate how and for what purpose such tools were used in ant studies, as well as to detect modeling methods, algorithms and variables selected for these studies. We observed that modeling is more used to predict invasion risks than for conservation purposes. For this purpose, the correlative approach and the Maxent algorithm are the most used. We found that although it is not widely used in ant studies, distribution modeling represents an important approach for research in biogeography, ecology and related areas. In the second chapter, we evaluate the Quaternary climatic conditions on the distribution of species of the genus from bioclimatic models of paleodistribution, for two past scenarios: the Last Glacial Maximum (LGM, ~ -22,000 years) and the middle Holocene (~ -6,000 years). Species distribution models with restricted and disjoint distributions were generated using Maxent 3.4.1. As a result, we infer that most species of the genus tend to change their current distribution range, with a decrease in the variation of suitable areas and with a considerable decrease in climate suitability. In the third chapter, we analyze oscillations

in the current and future potential distribution (2050 horizon) of *Neoponera* species in Brazil. We observed that some species will tend to remain in areas where they already occur while others will have an increase or shift in their distribution range. Our results suggest that most species of the genus tend to respond positively to high temperatures. In addition, the precipitation variable was the one with the most weight for species associated with the forest, especially arboreal species.

Keywords: Climate change, Paleodistribution, Future scenarios, RCPs, Potential distribution

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vii
INTRODUÇÃO GERAL	11
OBJETIVOS.....	15
REFERÊNCIAS	16
CAPÍTULO 1: A REVIEW OF DISTRIBUTION MODELLING IN ANT (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) BIOGEOGRAPHIC STUDIES.....	20
Abstract.....	22
Introduction	23
Material and methods	26
Results	27
Discussion.....	34
Conclusions.....	45
Acknowledgement.....	46
References.....	47
CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO QUATERNÁRIO PRÉ-ANTROPOCÊNICO SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE <i>NEOPONERA</i> SPP. (FORMICIDAE: PONERINAE) NO BRASIL.....	59
Resumo.....	60
Abstract.....	61
Introdução.....	62
Material e métodos	64
Resultados.....	68
Discussão.....	80
Conclusões.....	83
Agradecimentos.....	84
Referências	84

CAPÍTULO 3: MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA PREDIÇÃO DE ÁREAS PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO DAS FORMIGAS <i>NEOPONERA</i> SPP. (FORMICIDAE: PONERINAE) NO BRASIL	92
Resumo.....	93
Abstract.....	94
Introdução.....	95
Material e métodos	98
Resultados.....	101
Discussão.....	114
Conclusões.....	118
Agradecimentos.....	119
Referências	119
 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	 126

INTRODUÇÃO GERAL

A biogeografia é o estudo da distribuição das espécies e ecossistemas no espaço geográfico, através do tempo (em escala geológica), incluindo os processos evolutivos e ecológicos que influenciam essa distribuição (Nehra, 2016). Assim, precisa-se considerar a interação entre fatores abióticos, tais como clima e geologia, e fatores bióticos, tais como migração, especiação e extinção, para entender como as espécies se distribuem ao longo do tempo e do espaço. Existem três ramos principais da biogeografia: a biogeografia histórica, a biogeografia ecológica e biogeografia da conservação (Brown e Lomolino, 2006; Richardson e Whittaker, 2010; Nehra, 2016). A biogeografia histórica busca entender como as espécies evoluíram e se dispersaram ao longo do tempo, levando em conta eventos geológicos e climáticos passados (Brown e Lomolino, 2006). Já a biogeografia ecológica examina os fatores atuais responsáveis pela distribuição de plantas e animais, incluindo fatores como disponibilidade de recursos, heterogeneidade do habitat, competição, predação etc. (Nehra, 2016). A biogeografia da conservação, por sua vez, estuda a aplicação de princípios, teorias e análises biogeográficas visando apoiar a prática da conservação (Whittaker, 2005). Dessa maneira, a biogeografia é uma disciplina importante para a conservação da biodiversidade, uma vez que pode contribuir na identificação de áreas prioritárias para a conservação, no entendimento das causas da perda de biodiversidade e no desenvolvimento de estratégias para mitigar os impactos das mudanças climáticas sobre as espécies.

Os padrões de distribuição das espécies não são produtos do acaso, pois diferentes tipos de processos são responsáveis por sua formação (Carvalho, 2010; Diniz-Filho e Araújo, 2010). Há uma multiplicidade de fatores possíveis, pretéritos e atuais, responsáveis pela ocorrência de um grupo biológico em determinada área (Young et al., 2016, Nehra, 2016). A capacidade de se expandir ou de migrar está relacionada com as características individuais das espécies, mas também tem relação com a estrutura da paisagem na qual a dispersão ocorre, incluindo a presença de barreiras naturais (tais como montanhas) ou a fragmentação natural ou artificial de habitats (fogo ou desmatamento, por exemplo) (Pearson e Dawson, 2003). Dessa maneira, é inviável planejar a manutenção ou conservação da biodiversidade, de forma sustentável, sem agregar princípios biogeográficos (Joyce, 2009).

Oscilações da temperatura média global modificam a composição dos ecossistemas ampliando seus impactos tanto a nível ecológico quanto a nível evolutivo

(Parmesan e Yohe, 2003). As formações florestais brasileiras atuais, por exemplo, resultam de uma sequência de expansões e retrações dos biomas, provocadas pela alternância de climas úmidos e secos nas regiões tropicais durante o Quaternário, que ajudou a moldar a diversidade atual (Ab'Saber, 2003; Conti e Furlan, 2003; Carnaval et al. 2009). Além disso, há perspectivas de que as futuras alterações climáticas possam levar à retração do nicho climático das formações florestais e à expansão das vegetações abertas, de modo que essas alterações atingirão diferentemente os biomas brasileiros (Brasil, 2016).

A temperatura tem forte influência sobre as espécies, acarretando limitações na ocorrência, especialmente na escolha de habitats adequados (Moritz et al., 2012; Valiente-Banuet et al., 2015). Raramente dados de pesquisa estão disponíveis para auxiliar na descrição da ocorrência de espécies em todos os locais. Assim, modelos são usados para interpolar ou extrapolar essas informações (Pearce e Boyce, 2006). A Modelagem de Distribuição de Espécies (*Species Distribution Modeling* – SDM) é uma técnica de modelagem computacional que utiliza informações ambientais e dados de ocorrência de espécies para prever a distribuição geográfica potencial de uma determinada espécie em uma determinada área (Peterson et al., 2011). A modelagem de distribuição fundamenta-se na identificação de padrões, em que as associações entre a ocorrência de determinada espécie e um conjunto de variáveis são exploradas, permitindo inferências sobre os mecanismos que determinam as distribuições observadas ou projetadas (Araújo e Guisan, 2006). Estudos sobre modelos bioclimáticos, que visam prever o alcance potencial dos organismos sob um clima alterado (Pearson e Dawson, 2003), demonstraram boa concordância entre distribuições observadas e variáveis climáticas (Morales et al., 2015, Fournier et al., 2017). Modelos de circulação global (*Global Circulation Models* – GCMs), baseados nas ciências físicas, são frequentemente usados em abordagens teóricas para combinar dados climáticos do passado, fazer projeções futuras e vincular causas e efeitos nas mudanças climáticas (Nehra, 2016).

Entre suas inúmeras aplicações (ver Araújo et al., 2019), a Modelagem de Distribuição de Espécies pode ser usada para identificar regiões do Planeta, principalmente aquelas mais remotas e pouco amostradas, que poderiam abrigar componentes incipientemente conhecidos da biodiversidade. Dessa maneira, os modelos constituem uma ferramenta útil para exploração de lacunas em ecologia, evolução e conservação (Elith et al., 2006), podendo ainda ser usados para identificar quais espécies podem ser mais afetadas e as áreas prioritárias para sua conservação (Brotons et al., 2004;

Peterson et al., 2008). Os modelos também podem ser projetados em situações de climas passados, simulados com modelos de circulação global e, ainda, para estimar a distribuição potencial de espécies ao longo do tempo (Peterson e Lieberman, 2012).

As formigas (Formicidae) são organismos onipresentes e abundantes nos ecossistemas terrestres, ocupando diferentes níveis tróficos (Dejean et al., 2014), controlam direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros organismos (Jones et al., 1997). Pertencendo a subfamília Ponerinae, o gênero *Neoponera* é exclusivamente neotropical (57 espécies), distribuindo-se do sul do Texas e norte do México ao norte da Argentina e sul do Brasil (Mackay e Mackay, 2010; Schmidt e Shattuck, 2014). São formigas predadoras que incluem espécies de hábitos alimentares especialistas e generalistas. Como especialistas, são conhecidos *Neoponera marginata* (Roger, 1861) invasora de ninhos especializada em cupins (Wheeler 1936; Leal e Oliveira, 1995) e *Neoponera laevigata* (Smith, 1858), também especialistas em térmitas (Acosta-Avalos et al., 2001; Mackay e Mackay, 2010). A maioria das demais espécies de *Neoponera* é predadora generalista, tais como *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) e outras espécies arborícolas morfologicamente próximas (Fernandes et al., 2013; 2014), assim como os membros do grupo ou complexo de espécies Apicalis (*Neoponera apicalis* (Latreille, 1802), *Neoponera obscuricornis* (Emery, 1890) e *Neoponera verenae* Forel 1922 (Wild, 2005; Schmidt e Shattuck, 2014; Ruiz-Cancino et al., 2015). Algumas destas de hábito arbóreo, como *Neoponera luteola* (Roger, 1861), desenvolveram relações mutualísticas com sua planta hospedeira (*Cecropia* sp.), defendendo-a de herbívoros, enquanto utiliza suas estruturas (caule, epífitas, frutos secos) como ninho (Schmidt e Shattuck, 2014). Com 36 espécies registradas no Brasil (Silva et al., 2020), as *Neoponera* são encontradas em florestas úmidas e florestas secas com chuvas sazonais (Lattke, 2015).

Estudos sobre modelagem em Formicidae incluem distribuição potencial de *Basiceros scambognathus* (Brown, 1949) (Souza e Delabie, 2013) e *Gracilidris pombero* Wild & Cuzzo, 2006 (Koch et al., 2018), assim como, paleodistribuição de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) (Cristiano et al., 2016) e cenários futuros com formigas da América do Norte (Fitzpatrick et al., 2011). Alguns relacionaram biologia e distribuição de formigas às mudanças climáticas (Roura-Pascual et al., 2004; Bertelsmeier et al., 2013). Entretanto, pouco se conhece do efeito das variações climáticas sobre as distribuições de formigas, sendo necessários estudos relacionando diretamente os impactos destas mudanças na conservação (Campiolo et al., 2015).

Preocupações contemporâneas como mudanças climáticas, fragmentação de habitats e perda de biodiversidade têm justificado a necessidade de examinar históricos e previsões biogeográficas com confiabilidade (Joyce, 2009, Culshaw et al., 2021). Treze espécies de formigas constam na Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, entre elas duas da subfamília Ponerinae (ICMBio, 2022), um dos grupos mais ameaçado pela perda e fragmentação florestal e pelas mudanças climáticas (Capiolo et al., 2015). *Neoponera* está entre os gêneros mais diversos morfologicamente e comportamentalmente de Ponerinae (Schmidt e Shattuck, 2014). Algumas espécies, como *N. apicalis* e *N. villosa*, são reconhecíveis à primeira vista, enquanto a maioria dos táxons restantes requer exame detalhado e pouco se sabe sobre a história natural da maioria das espécies (Troya e Lattke, 2022). Cinco espécies do gênero, *Neoponera billema* (Fernandes, Oliveira & Delabie, 2014), *Neoponera schultzi* (Mackay & Mackay, 2010), *Neoponera venusta* Forel, 1912, *Neoponera concava* (Mackay & Mackay, 2010), e *Neoponera latinoda* (Mackay & Mackay, 2010), são endêmicas do Brasil (Mackay e Mackay, 2010). Algumas espécies possuem distribuição ampla, a exemplo de *N. apicalis* e, em contrapartida, outras possuem distribuição restrita, tais como *N. schultzi*, que é endêmica do Corredor Central da Mata Atlântica. Dessa maneira, é pertinente examinar as consequências das mudanças climáticas sobre a distribuição dos tipos de vegetação (Colombo e Joly, 2010), como elas podem modificar a distribuição e estrutura das comunidades de florestas e alterar a distribuição dessas espécies animais.

Diante disso, a presente tese compõe-se de três capítulos. No primeiro, foi avaliado o estado da arte para estudos de distribuição de espécies de Formicidae com a utilização da modelagem como ferramenta. No segundo, foram identificadas as áreas de adequabilidade ambiental para as espécies de *Neoponera* nos biomas brasileiros com base em modelos bioclimáticos de paleodistribuição. Além disso, buscamos avaliar a influência da expansão/retração dos biomas brasileiros no Quaternário sobre a distribuição atual das espécies do gênero. No terceiro capítulo, foram inferidos cenários futuros para as espécies de *Neoponera* nos biomas do Brasil com base em diferentes projeções de mudanças climáticas previstas para o final do século XXI. Também foi procurado responder se haverá mudanças ou não das áreas de adequabilidade ambiental para essas espécies comparando os modelos potenciais e futuros; se dentro dos biomas existe possibilidade de extinção de espécies de *Neoponera*; e, ainda, quais as áreas podem ser indicadas como prioritárias à conservação dessas formigas.

Finalmente, o objetivo geral desta tese é estudar a distribuição geográfica de espécies do gênero *Neoponera* no Brasil a partir da utilização de modelos climáticos preditivos, de paleodistribuição e de distribuição potencial, a fim de identificar áreas apropriadas para a conservação das espécies deste gênero, apontar possíveis locais de extinção e sugerir áreas prioritárias para esse fim, antecipando variações de distribuição em função das previsões de mudanças climáticas.

OBJETIVOS

Capítulo 1: A review of distribution modeling in ant (Hymenoptera: Formicidae) biogeographic studies

- 1- Analisar o estado da arte de estudos sobre biogeografia em Formicidae através da ferramenta de modelagem de distribuição.

Capítulo 2: Influência das mudanças climáticas no Quaternário pré-antropocênico sobre a distribuição de *Neoponera* spp. (Formicidae: Ponerinae) no Brasil

- 2- Avaliar os caminhos/efeitos biogeográficos e condições climáticas do Quaternário sobre a distribuição de espécies do gênero *Neoponera* a partir de modelos bioclimáticos de paleodistribuição, comparando-os com modelos de distribuição potencial atual.

Capítulo 3: Modelagem bioclimática para predição de áreas prioritárias à conservação das formigas *Neoponera* spp. (Formicidae: Ponerinae) no Brasil

- 3- Avaliar os cenários presente e futuros para as espécies de *Neoponera* nos biomas do Brasil com base em diferentes projeções das mudanças climáticas previstas, segundo o quinto relatório do IPCC.
- 4- Comparar as áreas de adequabilidade ambiental para os cenários atual e futuro para análise da vulnerabilidade das espécies frente às mudanças climáticas.
- 5- Inferir possíveis locais de extinção e áreas prioritárias à conservação de *Neoponera*.

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. N. (2003). Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. 3. ed. São Paulo: Ateliê Editorial.
- Acosta-Avalos, D., Esquivel, D. M. S., Wajnberg, E., Barros, H. G. P. L., Oliveira, P. S., Leal, I. (2001). Seasonal patterns in the orientation system of the migratory ant *Pachycondyla marginata*. *Naturwissenschaften*, 88: 343-346.
- Araújo, M., Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species modelling. *Journal of Biogeography*, 33: 1677-1688.
- Araújo, M. B., Anderson, R. P., Barbosa, A. M., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R. et al. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5, eaat4858. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>
- Bertelsmeier, C., Luque, G. M., Courchamp, F. (2013). Global warming may freeze the invasion of big-headed ants. *Biological Invasions*, 15: 1561-1572 doi: 10.1007/s10530-012-0390-y
- Brasil (2022). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Portaria MMA nº 148 de 07 de julho de 2022. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/cepsul/destaques-e-eventos/704-atualizacao-da-lista-oficial-das-especies-ameacadas-de-extincao.html>. Acesso em: 16 de dezembro de 2022.
- Brasil (2016). MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO. (2016). Secretaria de Políticas e Programas de Pesquisa e Desenvolvimento. Coordenação-Geral de Mudanças Globais de Clima. Modelagem climática e vulnerabilidades Setoriais à mudança do clima no Brasil / *Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação. Brasília: Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação.*
- Brotons, L., Thuiller, W., Araujo, M. B., Hirzel, A. H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27: 437-448
- Brown, J. H.; Lomolino, M. V. 2006. Biogeografia. 2. ed. Ribeirão Preto, SP: FUNPEC.
- Campiolo, S., Rosario, N. A.; StrenzeL, G. M. R.; Feitosa, R. M.; Delabie, J.H.C., (2015). Conservação de Poneromorfas no Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J., (2015). As formigas poneromorfas do Brasil. Editus, Ilhéus -BA, Brasil, 477 pp.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, (323): 785-789. Doi: 10.1126/science.11669
- Carvalho, C. J. B. (2010). Áreas de Endemismo. In: Carvalho, C. J. B.; Almeida, E. A. B. *Biogeografia da América do Sul, Padrões e Processos*. Ed. Roca, p. 41.
- Colombo, A. F., Joly, C. A. (2010). Brazilian Atlantic Forest *lato sensu*: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian Journal of Biobiology*, 70 (3): 697-708.
- Conti, J. B., Furlan, S. A. (2003). Geocologia: O Clima, os Solos e a Biota. In: Ross, J. S. (Org.). *Geografia do Brasil*. 4. ed. 1 reimp. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.

- Cristiano, M. P., Cardoso, D. C., Salomão, T. M. F., Heinze, J. (2016). Integrating paleodistribution models and phylogeography in the grass-cutting ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) in southern lowlands of South America. *Plos One*, (6): 1-16 doi:10.1371/journal.pone.0146734
- Culshaw, V., Mairal, M., Sanmartín, I. (2021) Biogeography meets niche modeling: Inferring the role of deep time climate change when data is limited. *Front. Ecology. Evolution*. 9:662092. doi: 10.3389/fevo.2021.662092.
- Dejean, A., Labrière, N., Touchard, A., Petitclerc, F., Roux, O. (2014). Nesting habits shape feeding preferences and predatory behavior in an ant genus. *Naturwissenschaften*, 101: 323-330.
- Diniz-Filho, J. A. F., Araujo, M. B. (2010). Macroecologia e mudanças climáticas. In: Carvalho, C. J. B., Almeida, E. A. B. *Biogeografia da América do Sul, Padrões e Processos*. Ed. Roca, p. 151-161.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudi K. M.; Ferrier, S.; Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A.; Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. C. C., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151. Doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
- Fernandes, I. O., Oliveira, M. L., Delabie, J. H. C. (2013). Notes on the biology of Brazilian ant populations of the *Pachycondyla foetida* species complex (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 60 (4): 380-386. doi : 10.13102/sociobiology.v60i4.380-386
- Fernandes, I. O., Oliveira, M. L., Delabie, J. H. C. (2014). Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. *Myrmecological News*, (19): 133-163.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Ferrier, S., Longino, J. T., Weiser, M. D., Dunn, R. (2011). Forecasting the future of biodiversity: a test of single - and multi-species models for ants in North America. *Ecography*, (34): 836-847.
- Fournier, A., Barbet-Massin, M., Rome, Q., Courchamp, F. (2017). Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Global Ecology and Conservation*, (12): 215-226.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* (78):, 1946-1957.
- Joyce, C. (2009). New challenges in biogeography. *Area*, (41): 354-357. Doi: 10.1111/j.1745-4959.2008.00876.x
- Koch, E. B. A., Correia, J. P. S. O., Menezes, R. S. T., Silvestrini, R. A., Delabie, J. H. C., Vasconcelos, H. L. (2018). New records and potential distribution of the ant *Gracilidris pombero* Wild & Cuzzo (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 65 (3): 375-382 doi: 10.13102/sociobiology.v65i3.2744
- Lattke, J. E. (2015) Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J., (2015). *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 55-73

- Leal, I. R., Oliveira, P. S. (1995). Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (37): 373–383.
- Mackay, W. P., Mackay, E. (2010). The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellon Press, Lewiston.
- Morales, N. S., Fernández, I. C.; Carrasco, B., Orchard, C. (2015). Combining niche modelling, land-use change, and genetic information to assess the conservation status of *Pouteria splendens* populations in central Chile. *International Journal of Ecology*, Article ID 612194: 1-12.
- Moritz, C., Langham, G., Kearney, M., Krockenberger, A., Vanderwal, J., Williams, S. (2012). Integrating phylogeography and physiology reveals divergence of thermal traits between central and peripheral lineages of tropical rainforest lizards. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, (367): 1680-1687. Doi: 10.1098/rstb.2012.0018
- Nehra, V. (2016). An Introduction to Biogeography and Climate Change. *International Journal of Research and Scientific Innovation (IJRSI)*, Volume III, Issue VI, June 2016, ISSN 2321–2705
- Parmesan, C., Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, (421): 37-42.
- Pearce, J. L., Boyce, M. S. (2006). Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, (43): 405-412.
- Pearson, R. G., Dawson, T. E. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, (12): 361-371.
- Peterson, A. T., Papes, M., Soberon, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63-72.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G.; Anderson, R.P., Martínezmeyer, E., Makamura, M., Araújo, M.B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton: Princeton University Press.
- Peterson, A. T., Lieberman, B. S. (2012). Species' geographic distributions through time: playing catch-up with changing climates. *Evolution: Education and Outreach*, 5, 569–581. doi: 10.1007/s12052-012-0385-2
- Richardson, D.M, Whittaker, R.J. (2010). Biogeografia da conservação - fundamentos, conceitos e desafios. *Diversidade e Distribuições*, 16 (3), 313–320. Doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00660.x
- Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., Gomez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L., Peterson, A. T., (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2527-2534 doi:10.1098/rspb.2004.2898
- Ruiz-Cancino, H., Coronado-Blanco, J. M., Dubovikoff, D., Vásquez-Bolaños, M. (2015). Notas sobre *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) en el Estado de Tamaulipas, México. In: Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-Heredia, J. L., Quiroz-Rocha, G. A., Alcalá-Martínez, I. *Avances de Formicidae de México*. 1ª edição, 83-88.

- Schmidt, C. A., Shattuck, S. O. (2014). The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa* 3817: 1-242
- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Araujo, E. S., Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F. (2020). Diversity of the ant genus *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae) in the north of the Brazilian Atlantic Forest, with new records of occurrence. *Sociobiology* 67 (3): 343-357 doi: 10.13102/sociobiologyv67i3.5083
- Souza, H. J., Delabie, J. H. C. (2013). Modélisation de la distribution géographique de la fourmi *Basiceros scambognathus* (Brown, 1949) dans la région néotropicale (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 118 (1): 7-13.
- Troya, A., Lattke, J. (2022). *Neoponera* Emery, 1901 (Hymenoptera: Formicidae) revisited: 1. The *N. laevigata* species-group. *Insect Systematics & Evolution*, 1–76. doi:10.1163/1876312x-bja10034
- Valiente-Banuet, A.; Aizen, M. A.; Alcántara, J. M., Arroyo, J.; Cocucci, A., Galetti, M., Garcia, M. B., Garcia, D., Gomez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramirez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdu, M., Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29 (3): 299-307. Doi: 10.1111/1365-2435.12356
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., Dirzo, R. (2016). Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 333-358. Doi: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142
- Wild, A. L. (2005) Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 834: 1–25. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.834.1.1>.
- Wheeler, W. (1936). Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 71: 159-243.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J.E.M., Willis, K.J. (2005). Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3–23.

Capítulo 1

Artigo aceito em agosto de 2022 e publicado em dezembro de 2022 na Sociobiology.

Sociobiology 69(4): e7775 (December, 2022)

DOI: 10.13102/sociobiology.v69i4.7775



Sociobiology

An international journal on social insects

REVIEW

A Review of Distribution Modeling in Ant (Hymenoptera: Formicidae) Biogeographic Studies

PRISCILA S. SILVA^{1,2}, ELMO BORGES A. KOCH¹, ALEXANDRE ARNHOLD^{3,4}, JACQUES HUBERT C. DELABIE^{2,5}

1- Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus-BA, Brazil

2- Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC, Itabuna-BA, Brazil

3- Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana-BA, Brazil

4- Centro de Treinamento em Ciências Agroflorestais, Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), CEPLAC, Itabuna-BA, Brazil

5- Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA)/ Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus-BA, Brazil

Article History

Edited by

Evandro Nascimento Silva, UEFS, Brazil

Received 10 February 2022

Initial acceptance 19 August 2022

Final acceptance 29 October 2022

Publication date 28 December 2022

Keywords

Correlative modeling, mechanistic modeling, conservation, invasive species, Maxent.

Corresponding author

Priscila S. Silva

Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPLAC-CEPEC)

CEP: 45600-970 - Ilhéus-BA, Brasil.

E-Mail: priscilapitth@hotmail.com

Abstract

The state of the art of Formicidae biogeographic studies using distribution modeling tools was reviewed. We aimed to evaluate how and for what purpose such tools were used in ant studies, as well as detecting modeling methods, algorithms, and variables selected for these studies. We analyzed papers published from 2001 to 2021 and focused on predicting invasion risks, conservation, and potential distribution of species. We also considered the mechanistic and correlative approaches, types of algorithms, and environmental variables. We observed that modeling is first used to predict invasion risks before conservation. The correlative approach was the most used, although it does not consider biotic or physiological aspects as the mechanistic approach does. The most used algorithm was Maxent, combining data set of occurrences with climatic variables. Nine studies used combinations of algorithms with consensual models. Research using modeling has been conducted more and more. However, it remains still incipient, mainly regarding conservation, as the current distribution of most of the Formicidae species is not well known. Although not frequently used in ant studies, distribution modeling represents an important approach for research in biogeography, ecology, and related areas. Certain perspectives could be useful, for example, for studying climatic changes, since possible variations in ant distributions, if anticipated, could suggest or guide further investigations or decision-making in public policies.

Capítulo 1

A REVIEW OF DISTRIBUTION MODELING IN ANT (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) BIOGEOGRAPHIC STUDIES

Priscila S. Silva^{1,2}, Elmo Borges A. Koch³, Alexandre Arnhold^{2,4}, Jacques Hubert C. Delabie^{2,5}

1-Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus-BA, Brazil

2- Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC, Itabuna-BA, Brazil

3- Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana-BA, Brazil

4- Centro de Treinamento em Ciências Agroflorestais, Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), CEPLAC, Itabuna-BA, Brazil

5- Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA)/ Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus-BA, Brazil

Corresponding author: Priscila S. Silva

Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPLAC-CEPEC) CEP: 45600-970 - Ilhéus-BA, Brasil.

E-Mail: priscilapitth@hotmail.com

Abstract

The state of the art of Formicidae biogeographic studies using distribution modeling tools was reviewed. We aimed to evaluate how and for what purpose such tools were used in ant studies, as well as detecting modeling methods, algorithms, and variables selected for these studies. We analyzed papers published from 2001 to 2021 and focused on predicting invasion risks, conservation, and potential distribution of species. We also considered the mechanistic and correlative approaches, types of algorithms, and environmental variables. We observed that modeling is first used to predict invasion risks before conservation. The correlative approach was the most used, although it does not consider biotic or physiological aspects as the mechanistic approach does. The most used algorithm was Maxent, combining data set of occurrences with climatic variables. Nine studies used combinations of algorithms with consensual models. Research using modeling has been conducted more and more. However, it remains still incipient, mainly regarding conservation, as the current distribution of most of the Formicidae species is not well known. Although not frequently used in ant studies, distribution modeling represents an important approach for research in biogeography, ecology, and related areas. Certain perspectives could be useful, for example, for studying climatic changes, since possible variations in ant distributions, if anticipated, could suggest or guide further investigations or decision-making in public policies.

Keywords

Correlative modeling, mechanistic modeling, conservation, invasive species, Maxent

Introduction

As a predominant group of invertebrates in terrestrial ecosystems, ants (Hymenoptera: Formicidae) are ubiquitous and abundant organisms, both in biomass and in species richness (Hölldobler & Wilson, 1990). Currently, about 14.225 valid species of ants are registered worldwide, comprising 347 genera and 16 subfamilies (Antwiki, 2022). Studies on Formicidae biogeography have been published at the levels of subfamily, genus, or species (Mikissa et al., 2016) at local (Delabie et al., 2007), regional (Delabie et al., 1997; Human et al., 1998; Resende et al., 2010), or global (McGlynn, 1999) scales. In recent years, great advances have been made in this kind of study, allowing inferring the history of distribution based on phylogenetic analyzes, such as on Myrmicinae (Ward et al., 2014). A range of taxonomic studies by biogeographical regions (Ladino & Feitosa, 2020), new occurrences, and records (Dias & Lattke, 2019; Fernandes & Delabie, 2019; Franco, et al., 2019), invasive species (Chen & Adams, 2018), and diversity (Koch et al., 2020; Silva et al., 2020) can also be found. In addition, modeling distribution studies on Formicidae have gained space, under the following names and techniques: potential distribution modeling (Murphy & Breed, 2007; Koch et al., 2018), niche modeling (Peterson & Nakazawa, 2007), paleodistribution (Cristiano et al., 2016), and projections of future scenarios (Jung et al., 2017). All of these studies assess the potential distribution of species to infer information of several natures on biodiversity.

Such biogeographical reconstructions presented a more diverse range of species in tropical climates regions (Jenkins, 2003; Guénard et al., 2010; Moreau & Bell, 2013). However, there are still many gaps regarding the information on the geographic distribution of ants, mainly due to the heterogeneous spatial distribution of experts on this important biological group and data collection bias all over the terrestrial biomes. Thus, many samplings may have occurred in a given region while other zones have not been duly explored. Unexplored regions may host certain species or genera, yet no sampling may have been done, nor data may have been published on them (Guénard et al., 2010).

Thanks to zoological collections, such as the Formicidae Collection from the Cocoa Research Center (CPDC) (Delabie et al., 2020) and internet databases, such as the Global Biodiversity Information Facility (GBIF – <https://www.gbif.org/>), Antweb (<https://www.antweb.org/>), and Antwiki (https://www.antwiki.org/wiki/Welcome_to_AntWiki), myrmecologists have access to a

variety of information on species occurrences in regions that are incipiently known. Such records are important to understand the range limits of the genera (Guénard et al., 2010). Predictions about potential species occurrences and possible distribution changes caused by different types of impacts, whether anthropic or climatic, have become common in the last 20 years (Peterson et al., 2018). However, as more and more distribution data are being entered into biodiversity databases and made freely available on the internet (Soberón & Peterson, 2004), researchers need to be confident about the correct identification of the species. Many records have not been correctly identified or georeferenced (Peterson et al., 2011). Furthermore, occurrence data collected with inaccurate information may provide incomplete information on their responses to environmental gradients since they may be spatially and environmentally biased (Lobo et al., 2007; Hortal et al., 2008).

The species distribution modeling (SDM) tool uses species occurrence data in addition to abiotic information to estimate the potential distribution of species (correlative modeling) (Peterson et al., 2011; 2015). When the information is added to physiological data, it is called mechanistic modeling, which aims to understand, through detailed biophysical modeling approaches, the environmental requirements that make up the niche of a species. This allows the development of a model of the environmental conditions under which the species may exist (Kearney & Porter, 2009; Kearney et al., 2010; Peterson et al., 2015). When information about organisms is used together with environmental variables, for example, the total environmental range (set of abiotic conditions with different tolerance rates) is estimated. In this space, a species can survive and reproduce even without ideal biotic conditions (Guisan & Zimmermann, 2000; RouraPascual & Suarez, 2008; Elith & Leathwick, 2009).

Currently, species distribution modeling (SDM) and ecological niche modeling (ENM) (Warren, 2012; Peterson & Soberón, 2012) are among the most productive and rising research branches in ecology (Zimmermann et al., 2010), with applications in a variety of other disciplines such as biogeography, evolution, and conservation (Guisan & Thuiller, 2005). Applications are found in historical biogeography studies, such as evolutionary processes, the discovery of unknown species, effects of climate change, disease transmissions, species invasions, and conservation (Guisan & Thuiller, 2005; Peterson et al., 2011). Species distribution predictions based on correlative models can help to understand spatial patterns of biological diversity (Jiménez-Valverde et al., 2008). The presence or absence of a given species in a habitat derives from a range of factors

(Pulliam, 2000), which means that biogeographic patterns are not just limited by abiotic factors, such as climatic factors, commonly considered in correlative models. These patterns can be shaped by many other elements, such as biotic factors, geographic barriers, anthropogenic effects, stochastic events, and historical factors, among others (Pulliam, 2000; Soberón, 2007). Therefore, the potential distribution can only be discussed as an ideal scenario in which the species distribution is considered in conjunction with the environment, established by favorable abiotic conditions (Jiménez-Valverde et al., 2008). Mechanistic, that is, process-based SDMs can be integrated for additional advanced predictions (Rougier et al., 2015). For example, the effect of temperature on physiological and demographic processes can be used to test a causal effect of temperature on species distribution (Monahan, 2009).

Some studies have discussed important conceptual and methodological parameters of species distribution models, particularly the need for careful delimitation of the analysis coverage (Soberón & Peterson, 2005; Soberón, 2007; Peterson et al., 2011). The BAM diagram (biotic, abiotic, movement) considers biotic factors, abiotic factors, and movement factors to delimitate the geographic distributions of species (Figure 1).

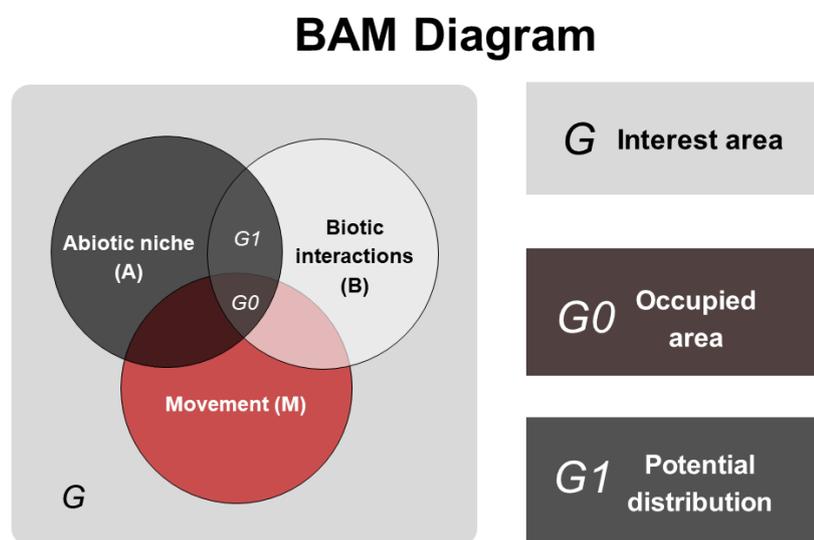


Fig 1. The ‘BAM diagram’ adapted from Soberón and Peterson (2005): Area G represents the entire region considered, Where the species respond to abiotic (A) and biotic (B) and movement/ dispersion (M) factors. The G0 intersection represents the actual distribution area of the species. The G1 intersection represents a region that has both biotic and abiotic conditions suitable for the species, which could potentially be invaded if M conditions change (potential distribution).

M corresponds to the area within the dispersal capabilities of the species in question, corresponding to the geographic regions that were accessible to the species within a certain period (Peterson et al., 2011). The intersection of $A \cap B \cap M$ is the occupied distributional area and is the subset of the accessible region where abiotic and biotic conditions allow species to maintain populations (Peterson et al., 2011).

The BAM diagram allows the researcher to focus on delimiting the area to be analyzed. Although one of the main functions of modeling in ecology is to estimate yet undescribed diversity, due to insufficient information, global models of species diversity have seldom focused on insects (Guénard et al., 2012), except for species of medical importance (see Ahadji-Dabla et al., 2020; Moo-Llanesa et al., 2020). Most of the studies investigate relatively well-known groups, such as vertebrates (see Freeman et al., 2019) or plants (see López Tirado et al., 2018). However, studies involving ants have become more popular in recent decades. Roura-Pascual & Suarez (2008) reviewed climate modeling studies, highlighting applications with correlative and mechanistic methodologies, specifically in forecasting studies on invasive ants, emphasizing future scenarios. Bertelsmeier et al. (2016) evaluated the mechanisms by which climate changes could favor future ant invasions at the regional and global levels, as well as in biodiversity hotspots. Both reviews focused only on studies about invasive ants.

In this review, we present qualitative and quantitative approaches to scientific productions related to Formicidae biogeography that used geographic distribution modeling as a tool from 2001 to 2021. We synthesized a diagnosis of the Formicidae biogeography, its history, and degree of development, as well as the types of modeling and the contributions of these studies to the scientific debate. In addition, we analyzed the contribution of these researches to emerging conservation issues and areas in which further research is necessary.

Material and methods

The search was conducted on the platforms Google Scholar, GBIF, Scielo, and Portal de Periódicos CAPES, in English, by using the keywords “Formicidae” or “ants”, combined with “modeling”, “niche”, “climate change”, “geographic distribution”, “future scenarios”, “paleodistribution”, “potential distribution”, “paleogeography” “paleoclimatology”, and “bioclimatic envelope”. We considered the studies published from 2001 to 2021, to offer a descriptive analysis and to give an overview of the specific research conducted in this area, using categories such as aims of the study, mechanistic

and correlative approaches, algorithms, and variables used. Thus, we evaluated the use of modeling as a tool in ant biogeography studies, describing its applicability and aiming at projecting possible areas of invasion, occurrence, and conservation. We also described the mechanistic and correlative approaches and identified algorithms and variables. The papers were categorized in five-year periods (2001-2005, 2006-2010, 2011-2015, 2016-2021), and classified according to the objectives of the studies as per table 1. Based on descriptive information, we focused on which aspects and dimensions have been highlighted over the years.

Results

Evaluation of the applicability of species distribution modeling as a tool in ant biogeography studies

Forty-four studies of Formicidae published from 2001 to 2021, which used SDM as a tool, were selected. Among these studies, 48% assessed the potential for invasive species to invade new areas (Figure 2). The invasive ant species most studied were: *Solenopsis invicta* Buren, 1972, with projections to Oklahoma (Leavia & Frost, 2004), global expansion (Peterson & Nakazawa, 2007), and inferring potential areas in large portions of Europe, Asia, Africa, Australia (Morrison et al., 2004) and South Korea (Sung et al., 2018; Jung et al., 2021); and *Linepithema humile* (Mayr, 1868), with a global prediction (Roura-Pascoal et al., 2004), New Zealand (Hartley & Lester, 2003; Harris & Barker, 2007) and Iberian Peninsula (Roura-Pascoal et al., 2006; 2009; Abril et al., 2009).

Studies having as the main focus the inference about areas of possible occurrence, predicting habitat or potential distribution unrelated to invasive species, had a frequency of 23%. Studies that used modeling as a conservation tool had a frequency of 11% and were limited to endemic species: *Formica exsecta* Nylander, 1846, Palearctic Region (Seifert, 2000), *Atta robusta* Borgmeier, 1939 exclusively for coastal vegetation (restinga) in southeastern Brazil (Fowler 1995; Teixeira et al., 2003; 2004), *Lasius balearicus* Talavera, Espadaler and Vila 2014, endemic to the Balearic Islands (Spain) (Talavera et al., 2014), and *Dinoponera lucida* Emery 1901, restricted to a small portion of the Atlantic Forest in parts of the states of Bahia, Minas Gerais, São Paulo, and Espírito Santo, in Brazil (Mariano et al., 2008; Lenhart, et al., 2013; Escarraga et al., 2017). Other purposes, shown in Fig 2, represented only 3%.

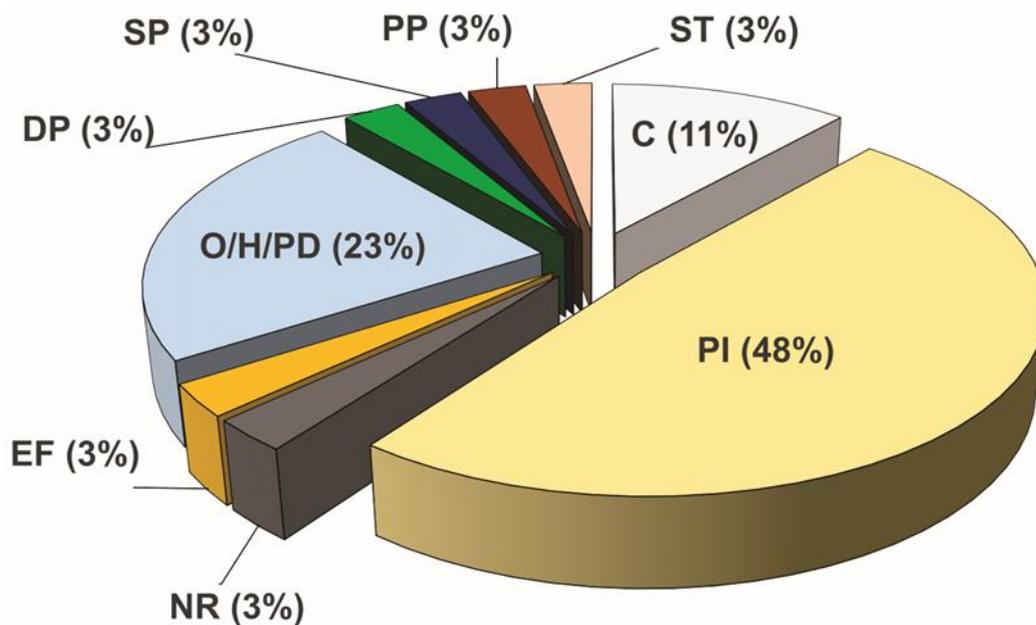


Fig 2. Representativeness of studies ($n = 33$) using the Formicidae modeling tool with a correlative approach. The codes refer to the different types of objectives, presented in Table 1. C = Conservation, EF = Evaluate flaws in the modeling method, DP = Global density prediction, PI = Predict invasion, NR = Niche requirements, PI = Infer areas of occurrence/habitat/ potential distribution, SP = Identify spatial pattern of species richness, and ST = Develop predictive model of soil temperature.

Methodological aspects – Detecting the distribution modeling methods used to predict areas of invasion, occurrence, and conservation

Mechanistic versus correlative approaches

We observed that, since 2006, correlative modeling studies with ants have increased while mechanistic studies have decreased considerably (Fig 3). In addition, more recent studies have used correlative modeling to infer potential areas of occurrence (Souza & Delabie, 2013; Cristiano et al., 2016; Simões-Gomes et al., 2017; Koch et al., 2018; Senula et al., 2019), and predict invasion (Bertelsmeier et al., 2015; Jung et al., 2017; Sung et al., 2018; Byeon et al., 2020). Fig 2 presents the frequency of all-purpose correlative modeling studies with Formicidae. In general, studies on Formicidae aimed at assessing the invasive potential of exotic species (RouraPascual et al., 2006; Hartley et al., 2006; Roura-Pascual et al., 2009) used mainly correlative modeling. Conservation studies also used correlative modeling, mostly (Dáttilo et al., 2012; Talavera et al., 2014; Campiolo et al., 2015). Only one study used the mechanistic approach (Maggini et al.,

2002). On the other hand, inference studies of occurrence, habitat, and areas of potential distribution (Solómon et al., 2008; Souza & Delabie, 2013; Cristiano et al., 2016; Sánchez-Restrepo et al., 2019) used only the correlative methodology.

Identification of algorithms

Twenty-five (i.e., 75.8%) out of 33 correlative approach studies used only a single software/algorithm (Table 1). Among the studies which opted for consensual models using more than a single algorithm, five of them used more than four software/algorithms (15.2% of the total). The most used software/algorithms/analysis were Maxent (used in 15 studies), Generalized Linear Model (GLM) (6), Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) (6), Artificial Neural Networks (ANN), Classification Tree Analysis (CTA), Support Vector Machines (SVMs) (used in four studies each), Classification Trees (CT), CLIMEX software, and Generalized Boosting Model (GBM), three studies each (Table 1). The other 14 software/algorithms/analysis were used in one or two studies.

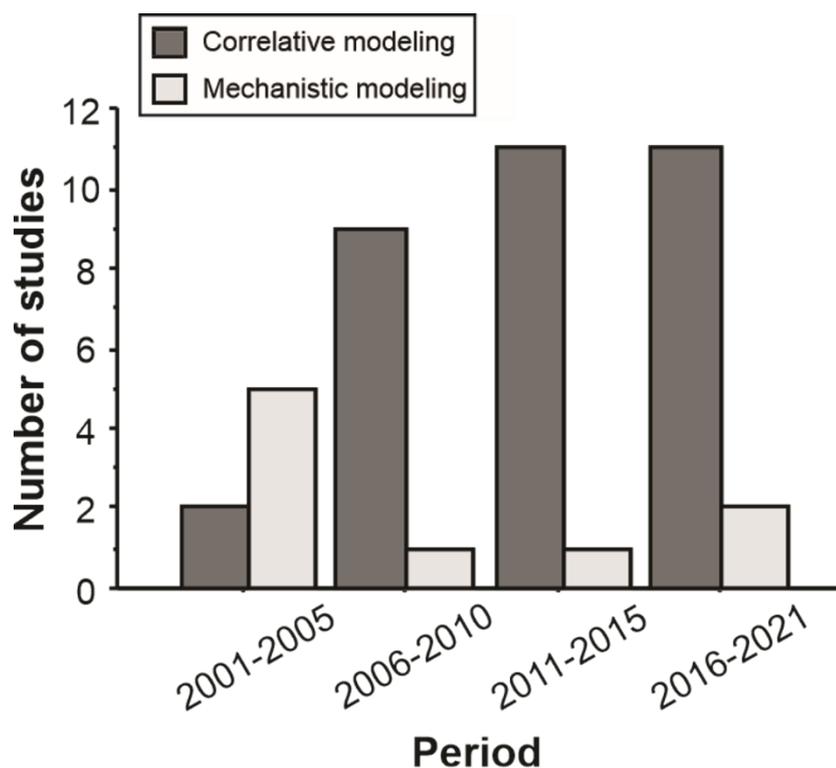


Fig 3. Frequency of mechanistic and correlative modeling studies on Formicidae from 2001 to 2021.

Maxent (Phillips et al., 2006) is the most frequently used algorithm in studies on Formicidae, both to predict áreas susceptible to invasion (Ward, 2007; Steiner et al., 2008; Roura-Pascual et al., 2009; Bertelsmeier et al., 2013; 2015; Kumar et al., 2015; Coulin et

al., 2019), and to infer áreas of occurrence/ habitat/ potential distribution (Solómon et al., 2008; Souza & Delabie, 2013; Cristiano et al., 2016; SimõesGomes et al., 2017; Koch et al., 2018; Sánchez-Restrepo et al., 2019; Senula et al., 2019), as well as in two conservation studies (Dáttilo et al., 2012; Talavera et al., 2014). The GARP algorithm (Stockwell & Peters, 1999) has been used in some studies mainly to assess the risk of the ant *L. humile* invasion (Roura-Pascual et al., 2004; 2006; 2009), and was used once in a conservation study (Campiolo et al., 2015), and another time to identify species richness patterns (Chaladze, 2012). GLM was chosen for invasion risk assessment (Hartley et al., 2006; Abril et al., 2009; Roura-Pascual et al., 2009) and conservation studies (Maggini et al., 2002; Talavera et al., 2014).

We consider that the studies classified here as inferences of area occurrence/ habitat/ potential distribution, without a conservative approach or risk of invasion assessment, aimed to fill in the gaps regarding species distribution. Most of these studies used the Maxent algorithm. Only one of them (Byeon et al., 2020) used the CLIMEX algorithm, and two generated consensual models from other algorithms, besides Maxent, BIOCLIM, DOMAIN, Generalized Linear Model (GLM), Support Vector Machines (SVM), and Boosted Regression Trees (BRT) (Simões-Gomes et al., 2017), and GARP (Koch et al., 2018). Nine studies used more than a single algorithm, combining the different results, such as in Talavera et al. (2014) who used eight consensual models (Generalized Linear Model – GLM, GBM, Generalized Additive Model – GAM, Flexible Discriminant Analysis – FDA, Multiple Adaptive Regression Splines – MARS, Classification Tree Analysis – CTA, Random Forest – RF, Maxent).

Variables and projections

Of the 44 studies evaluated, 23 used only climate variables (see for example Chaladze, 2012; Diamond et al., 2012; Koch et al., 2018). The remaining (21) combined climatic variables with a set of further information, such as vegetation, topography, and soil temperature (Peterson & Nakazawa, 2007; Roura-Pascoal et al., 2009; Jenkins et al., 2011; Fitzgerald et al., 2012; Senula et al., 2019; Jung et al., 2021). Climate bias, studies of potential distribution, and scenarios for the future were the majority, while 13 studies estimated the current potential distribution. Seven studies inferred further climate change. A total of 10 studies merged current and further potential distributions, two merged paleodistribution and current potential distribution, one study examined transitions

between past, present, and future, and, finally, one study produced only paleodistribution models, comparing with Phylogeography (Table 1).

Table 1. Main analyzes and software used according to the aims of correlative modelling studies for ants. The codes representing each objective are presented in parentheses.

Year	Author (s)	Finality	ANN	CT	CTA	CLIMEX	GARP	GAM	GLM	Maxent	SVM	Other(s)	Total
2004	Leavia et al	Predict invasion (<i>PI</i>)										X (1)	1
	Roura-Pascual et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)					X						1
	Roura-Pascual et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)					X						1
2006	Hartley et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)							X				1
2007	Harris & Barker	Predict invasion (<i>PI</i>)											1
	Murphy & Breed	Niche requirements (<i>NR</i>)											1
	Peterson et al.	Evaluate flaws in the modeling method (<i>EF</i>)					X						1
	Ward	Predict invasion (<i>PI</i>)								X			1
		Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)								X			1
2008	Solómon et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)								X			1
	Steiner et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)								X			1
2009	Roura-Pascual et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)					X	X	X	X		X (1)	5
2011	Jenkins et al.	Global density prediction (<i>DP</i>)							X				1
2012	Chaladze	Identify spatial pattern of species richness (<i>SP</i>)					X					X (1)	2
	Dáttilo et al.	Conservation (<i>C</i>)								X			1
	Fitzgerald et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)											1
2013	Bertelsmeier et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)	X	X						X	X		4
		Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)								X			1
2014	Bertelsmeier & Courchamp	Predict invasion (<i>PI</i>)	X	X	X						X		4
	Talavera et al.	Conservation (<i>C</i>)			X			X	X	X		X (4)	8
2015	Bertelsmeier et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)	X	X						X	X	X (1)	5
	Campiolo et al.	Conservation (<i>C</i>)											1
	Kumar et al.	Revision (<i>R</i>)								X			1

2016	Cristiano et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)							X			1	
2017	Simões-Gomes et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)						X		X	X (3)	5	
	Jung et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)			X							1	
2018	Kock et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)					X					1	
	Sung et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)	X	X				X	X		X (3)	7	
2019	Coulin et al.	Predict invasion (<i>PI</i>)								X		1	
	Sánchez-Restrepo et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)								X		1	
	Senula et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)								X		1	
	Ströer et al.	Investigate phylogeographic patterns (<i>PP</i>)								X		1	
2020	Byeon et al.	Infer areas of occurrence / habitat / potential distribution (<i>O/H/PD</i>)									X	1	
2021	Jung et al.	Develop predictive model of soil temperature (ST)									X	1	
Total number of studies			4	3	3	3	6	3	6	15	4	7	33

Artificial Neural Networks (ANN), Classification Trees (CT), Classification Tree Analysis (CTA), Support Vector Machines (SVMs), CLIMEX model, Generalized Linear Model (GLM), Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP), Generalized Additive Model (GAM)

Software/analysis used in a maximum of two studies (considered in "Other(s)": BIOCLIM, BIOSECURE, Biomod2, Boosted Regression Trees (BRT), Domain, Flexible Discriminant Analysis (FDA), Generalized Boosting Model (GBM), IDRISI 32, MATLAB, Multiple Adaptive Regression Splines (MARS), openModeller, Random Forest (RF), and WhyWhere 2.0 ecological niche modelling application.

Discussion

Evaluation of the applicability of species distribution modeling as a tool in ant biogeography studies

Modeling aims to infer the best explanation for a data set and to represent it in a precise and compact way, emphasizing probabilities of where the species may or may not be present (Guisan & Thuiller, 2005). It is a tool that has been widely used in studies that analyze the potential distribution of species, including the evaluation of the impact of global climate change on species distribution, areas susceptible to invasive species, the selection of suitable habitats, and species conservation, besides prioritizing suitable areas for conservation (Guisan & Zimmermann, 2000; Siqueira & Peterson, 2003; Marini et al., 2009).

Approximately half of the studies on Formicidae that used distribution modeling were conducted with invasive species (Ward, 2007; Bertelsmeier et al., 2013; Jung et al., 2017; Sung et al., 2018). Ants are considered a group of organisms that settle easily outside their native distribution area due to their small size, large number of individuals, and being colonial (Bertelsmeier et al., 2013). Thus, anticipating changes in the distribution of invasive species would minimize their impacts. They can be transported by accident, for example, on fruits, ornamental plants, tourism, and trade exchanges, or with agricultural tools (Lofgren, et al., 1975; Bertelsmeier & Courchamp, 2014).

A good example is the Argentine ant *L. humile*, the most studied invasive ant with modeling purposes (Roura-Pascual et al., 2004; 2006; 2009; Hartley et al., 2006; Harris & Barker, 2007; Abril, et al., 2009; Fitzgerald et al., 2012; Bertelsmeier et al., 2015). Roura-Pascual et al. (2006) compared native and invasive ecological niches of *L. humile*, while Hartley et al. (2006) evaluated the uncertainty in the predictions of bioclimatic range, corroborating the potential distribution with the known distribution of *L. humile*, pointing out the important role of temperature and precipitation in the establishment of this species. Another study evaluated the probable risk of invasion by twelve ant species in New Zealand (Harris & Barker, 2007). These authors deduced that the chances of the temporary establishment of colonies of species such as *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), and *Anoplolepis gracilipes* (Smith, 1857) could be ignored, as temperatures in New Zealand are lower than they can survive (Harris & Barker, 2007).

Other invasive species widely studied were *S. invicta* 1972 (Levia & Frost, 2004; Bertelsmeier et al., 2015; Sung et al., 2018) and *A. gracilipes* (Bertelsmeier & Courchamp, 2014; Bertelsmeier et al., 2015; Jung, et al., 2017). Native from South America (Vinson & Sorenson, 1986), *S. invicta* was first introduced and spread in the southern part of the USA and the Caribbean (Morrison et al., 2004), and then was dispersed throughout China, Taiwan, Australia, and Mexico (Valles et al., 2015). In addition, large areas in Mexico, northern South, and Central America, the Caribbean islands, part of the Mediterranean region, as well as some areas close to the Black and Caspian Seas, are at high risk of invasion by this ant (Morrison et al., 2004).

There is no consensus on *A. gracilipes* original native distribution (Vásquez-Bolaños & Wetterer, 2021). It may have originated in Asia or Africa (Holway et al., 2002; Wetterer, 2005). It is a species that can propagate in humid tropical areas (Wetterer, 2005). As such, it was introduced into regions of Africa, including South Africa and Tanzania; Central, and South America, tropical Asia, and Australia (Wetterer, 2005). It is a quarantine pest in the United States and the Republic of Korea but is not considered as invasive in North America (Csurhes & Hankamer, 2012). Recently, the risk of invasion was analyzed for *A. gracilipes* and *S. invicta* (Jung et al., 2017; Sung et al., 2018, respectively). Both studies modeled the potential distribution under current and future scenarios for South Korea and found favorable climatic conditions for these invasive species.

The introduction of *A. gracilipes* occurred in South Korea through trade routes and *S. invicta*, although still not found in the country, is a cause of major concern there (Jung et al., 2017; Sung et al., 2018). Countries that are on international trade ways which connect countries from the Pacific Ocean to the Asian continent, such as South Korea, are especially at high risk of species invasion (Jung et al., 2017). The projection of the potential distribution is then justified to avoid widespread distribution, and to minimize the economic costs of such invasion. A range of terrestrial environments are climatically suitable for invasive ants, especially in biodiversity hotspots (Bertelsmeier et al., 2015). One of the modeled species, the fire ant *S. geminata*, was also recently studied by Byeon et al. (2020), who suggested that expected climate changes would decrease the size of the climatically favorable areas for the species.

Although scarce, studies to infer areas of occurrence or potential distribution are important tools for research on Formicidae (Solómon et al., 2008; Souza & Delabie, 2013; Senula et al, 2019; Byeon et al., 2020). Souza and Delabie (2013) suggested that the

occurrence suitability may be an important and useful parameter in investigating the biogeography of rare ant taxa. Furthermore, the applicability of ecological niche models in generating information on the geographic distribution of pests, providing useful tools for integrated management, has been described for both genera *Atta* Fabricius, 1804 and *Acromyrmex* Mayr, 1865 (SánchezRestrepo et al., 2019). On the other hand, studies that used modeling as a tool for the purpose of conservation (Maggini et al., 2002; Dáttilo et al., 2012; Campiolo et al., 2015) are still incipient. Among these few studies, modeling of the potential habitat distribution of *F. exsecta* was conducted in a conservation area in Switzerland (Maggini et al., 2002), in order to understand possible reasons for the local distribution of this species, as it was threatened by extinction. Using Generalized Linear Models (GLM) (Guisan et al., 2002), initial local models generated from 160 field samples were extrapolated to the country scale through a Geographic Information System (GIS).

The purpose of studies with maps of potential distribution is, in short, to indicate interesting areas for further sampling, possible areas for future colonization, or areas previously occupied, from where the species has disappeared (Maggini et al., 2002). Thus, adjusting a model with data sampled in a conservation area is an interesting approach, since it allows for meeting the accurate ecological requirements of the species (Maggini et al., 2002). Dáttilo et al. (2012) modeled the potential distribution of the leaf-cutting ant *A. robusta*, an endemic species with occurrence records only in *restingas* in Rio de Janeiro and Espírito Santo, Brazil (Teixeira et al., 2003). Thus, with a restricted geographical distribution and climatic variables, the model generated results showing the probability of occurrence (varying from low to high) in regions that do not have occurrence records, such as in the states of Paraná and São Paulo, and in Southern Bahia (Dáttilo et al., 2012). Therefore, the authors suggest that the generated models can be used to choose areas where to direct collection efforts and define priority areas for conservation. This was the first study using modeling tools in Brazil to predict the distribution of an ant species. Also the study demonstrated a probable gradient in the probability of occurrence from the coast towards inland, corroborating the endemism characteristics of *A. robusta* in *restinga* (Dáttilo et al., 2012).

Another conservation-focused study associated phylogenetic inference with modeling the distribution of the endemic ant *L. balearicus* in the Spanish Mediterranean, estimating current and future potential distribution (Talavera et al., 2014). The latter is based on coupled global climate models CGCM2 and CGCM3 created by the Canadian

Center for Climate Modeling and Analysis (CCCMA) under three varied carbon emission scenarios for the years 2050 and 2080. The study found that the potential of *L. balearicus* to deal with climate change by varying its climate niche is low, added to the impossibility of dispersion due to its insular situation and altitude isolation, suggesting that *L. balearicus* is at risk of extinction in the short term and the inclusion of the species in the IUCN Red List of Threatened Species.

Another ant species that was included in the Red Book of Threatened Brazilian Fauna and that was studied with the use of modeling was *D. lucida*. In this study, Campiolo et al. (2015) used climatic variables to predict past, present, and future areas of suitability. The generated models demonstrated that the earlier suitability areas were larger than the current ones and that those areas would be reduced in the year 2050 due to climate change.

Modeling is a tool that can help in assessing the distribution of little-known species. However, regarding the applicability, we observed that modeling studies on Formicidae have a greater focus on risk assessment in invasive species. The three most species are *L. humile*, *S. invicta*, and *A. gracilipes*. This focus on invasive species is due to the substantial damages caused by these ants to biodiversity, economy, and human health that follow invasions (Bertelsmeier et al., 2015). In fact, ants should be better controlled during the early stages of the invasion, when the population is still relatively small and geographically limited (Bertelsmeier & Courchamp, 2014). Thus, we understand the importance of these predictions for assessing areas at risk of invasion, anticipating variations in these distributions, with a view to the conservation of native species in the studied areas. Since the financial and environmental costs of a prediction may prove to be wrong for an invasive species, precaution is probably the best policy (Harris & Barker, 2007). On the Other hand, studying ant species with little-known distribution, in addition to species with unknown conservation status is also important, and could benefit from using the modeling tool.

Methodological aspects – Detecting the distribution modeling methods used to predict areas of invasion, occurrence, and conservation.

Mechanistic versus correlative approaches

Depending on the purpose of the model, species distribution modeling can be conducted according to two approaches: mechanistic or correlative. In the mechanistic

approach, the morphological, physiological, and behavioral requirements are obtained experimentally (Kearney, 2006), and, then, linked to the environmental variables to estimate the geographic distribution of the species (Kearney & Porter 2004; 2009). The formulation of conceptual models based on physiological processes is required. Their predictions are assessed through the theoretical rigor that cause-and-effect relationships are addressed (Guisan & Zimmermann, 2000). Although it is a promising approach, it requires detailed knowledge about the biological aspects (fitness) of species with the environment (Kearney 2006; Buckley et al., 2010).

Following a mechanistic approach, Korzukhin et al. (2001) and Sutherst and Maywald (2005) on a regional scale, and Morrison et al. (2004) on a global scale, estimated the expansion of the potential range of the invasive *S. invicta*, using dynamic models, and the ecophysiological aspect of colony growth, evaluating soil temperature. This species is currently spread over much of the southern United States, besides its natural distribution in South America. Studies predicted its expansion to the North (Korzukhin et al., 2001; Sutherst & Maywald, 2005), and large portions of Europe, Asia, Africa, and Australia (Morrison et al., 2004), as the adaptation of their populations to cooler or drier climates could increase the area of their potential range (Morrison et al., 2004). A mechanistic study, which measured air and soil temperature, was conducted with the Argentine ant *L. humile* (Hartley & Leter, 2003), suggesting locations in New Zealand that meet the appropriate conditions for the species. In another mechanistic study, Diamond et al. (2012) observed that the vast majority of ant genera are within the region where their heating tolerance is lower. Such mechanistic models incorporate relations between environmental conditions and the organisms' performance (Buckley et al., 2010). Although there are still problems related to the adequacy of the limits established experimentally in view of the reality of species in nature, the mechanistic approach brings a better understanding of the factors that determine the patterns of species distribution at large spatial scales (Deutsch et al., 2008; Hofmann & Todgham, 2009). Models based on a mechanistic approach allow a more direct view of the fundamental ecological niche since they can be developed regardless of access restrictions or biotic environments (Peterson et al., 2018). The low number of studies with mechanistic models is possibly because they are more laborious to generate than correlative models. In addition, they require the collection of a lot of physiological data, which may not be available.

In contrast, according to the correlative approach, the environmental conditions of the species are estimated by the spatial superposition between occurrences and environmental variables (Elith & Leathwick, 2009). Koch et al. (2018), for example, modeled the potential distribution of *Gracilidris pombero* Wild and Cuzzo (2006), in order to identify probable areas of occurrences. In South Korea, a country that presents a high risk of biotic invasion, since it connects countries in the Pacific Region with Asia for international trade, two potential invasive species, namely *A. gracilipes* and *S. invicta*, were studied by applying species distribution models, (Jung et al., 2017; Sung et al., 2018). Most studies on Formicidae aiming to predict suitable areas for invasive species (Roura-Pascual et al., 2006; Hartley et al., 2006; Roura-Pascual et al., 2009) used correlative modeling, considering only abiotic variables and omitting the effects that other species may have on their distribution. The same happens with conservation studies with correlative modeling (Dáttilo et al., 2012; Talavera et al., 2014; Campiolo et al., 2015), in which only one used the mechanistic approach (Maggini et al., 2002). On the Other hand, all studies of inference of occurrence, habitat, and potential distribution áreas (Solómon et al., 2008; Souza & Delabie, 2013; Cristiano et al., 2016; Sánchez-Restrepo et al., 2019) used the correlative methodology.

Studying *L. humile*, Roura-Pascual et al. (2009) calibrated the models differently from previous studies (Roura-Pascual et al., 2006; Hartley et al., 2006), distinguishing native and invaded areas. Thus, they focused on invaded area records, using consensual models, which are important in this case, since such records may overestimate or underestimate the potential range of occupancy by the ant. They also suggested that future studies should pay special attention to áreas of maximum uncertainty between the different models, aiming to elucidate the determinants of species distribution. Bertelsmeier and Courchamp (2014) and Bertelsmeier et al. (2015) also used correlative modeling to infer the potential distribution of invasive species, combining several kinds of predictions in a single consensus model.

Correlative modeling is the most used approach among the studies since it does not make use of prior knowledge of the fundamental niche of species (Kearney, 2006). In addition, there is a range of occurrence information in databases, such as SpeciesLink, GBIF, and Antweb, which favors the application of this modeling method for ants (Pearson, 2010). Even so, when it comes to insects, for most taxonomic groups, the geographic distributions are poorly known and have many gaps, due to the so-called

Wallacean deficit (Bini et al., 2006). Thus, in many cases, the choice of method can be restricted due to the lack of verified occurrences.

In the correlative approach, the model is empirical. In other words, it does not have the attribution of a cause-effect relationship (Guisan & Zimmermann, 2000). There are limitations and criticisms regarding this model since physiological variables are not applied and possible biotic interactions are not considered (Dormann, 2007; Kearney et al., 2010; Buckley et al., 2010). Therefore, exploring the physiological mechanisms that establish geographic occurrence is not possible as it is in the mechanistic approach. Although it presents only a statistical approximation of reality (Guisan & Zimmermann, 2000), the mechanistic approach contributes to the formulation of new hypotheses about the mechanisms that determine the distribution of species, inferring areas of distribution with a greater (or smaller) degree of environmental suitability (Guisan & Zimmermann, 2000).

Identification of algorithms

Currently, a variety of species distribution modeling techniques are available. Good knowledge of the performance of these techniques becomes extremely important to help researchers to select the most appropriate approach for their particular purposes (Jiménez-Valverde et al., 2008). Modeling studies should first test a set of algorithms, regarding their predictive capacity. Studies that do not take this first step may use inappropriate algorithms (Qiao et al., 2015).

The algorithms used by the correlative models aimed to establish non-random relationships between species occurrence data and data on relevant environmental variables. In essence, the methods extrapolate associations between occurrence points and the set of environmental data to identify predicted areas of occurrence using maps (Pereira & Siqueira, 2007). The choice of an algorithm must be based on the availability of occurrence data (number of records and presence/absence data), as well as based on the study question. When only presence data exists, algorithms such as DOMAIN and BIOCLIM can be used (see Ward, 2007). When the data available are presence/absence, distribution modeling can be performed using statistical methods (Guisan & Zimmermann, 2000), such as the GLM (Jenkis et al., 2011; Abril et al., 2019) and the GAM (Talavera et al., 2014; Sung et al., 2018). However, absence data are difficult to verify and do not always reflect the true absence of the species at that location. The absence of the species may be due to poor sampling, unavailable records, low detectability

of the method, or the impossibility of dispersing the species to the site, among other factors (Peterson et al., 2011). Therefore, the absence of data should be used with caution, as they may underestimate the occurrence of the species.

The algorithms that stand out in the modeling studies in Formicidae are firstly Maxent and secondly GARP. These algorithms show good results with a low number of occurrence points (Wisniewski et al., 2008). Both fall into an intermediate category with respect to occurrence points, as they use presence and pseudo-absence (background) data to generate the SDMs (see Stockwell & Peters, 1999; Phillips et al. 2006). Maxent (Phillips et al., 2006) is based on the principle of maximum entropy. This method generates predictions from incomplete information regarding the target distribution. Overall, Maxent has outperformed other modeling methods, hence it is more popular than others (Elith et al., 2006; Wisniewski et al., 2008).

GARP, the second most used method, makes use of a genetic algorithm to search for non-random associations between environmental variables and known occurrences, in contrast to the environmental characteristics of the general study area (Roura-Pascual et al., 2004; Peterson & Nakazawa, 2007; Campiolo et al., 2015). Peterson and Nakazawa (2007) used GARP to model the potential distribution of *S. invicta* and *Solenopsis richteri* Forel 1909. The authors depicted the effects of different environmental data sets on the model quality. However, they emphasized that using GARP was only a methodological option and similar results were found in preliminary tests using Maxent (Phillips et al., 2006).

Roura-Pascual et al. (2009) also used correlative modeling with the selection of consensual areas, but with five different modeling techniques: GLM, GAM, GBM, GARP, and Maxent. Given the results, a lack of geographic congruence between predictions from different approaches is evident. They are also divergent about the usefulness of group predictions in identifying areas of uncertainty on the potential invasiveness of some species. Ward (2007) used three algorithms: DOMAIN, BIOCLIM, and Maxent, to model the virtual distribution of invasive ants in New Zealand. The study found that among the six modeled species, BIOCLIM performance was worse than the other two modeling methods. The consensual areas indicate the environmental areas in which all models offer the conditions allowing the species occurrence. Different consensus methods are currently available, such as PCA, which focuses on different algorithms or environmental layers (Araújo et al., 2006), weighted averages of the results obtained through the accuracy values (AUC, TSS or Kappa) (Thuiller et al., 2009), the

combination of the resulting maps (Diniz-Filho et al., 2009), etc. The most used technique is ensemble forecasting, which consists of generating a consensus model from the results of different algorithms or different scenarios (Araújo & New, 2007). The understanding of the use of consensual models is based on the criteria that single predictions are not reliable, as well as that the whole models are incomplete at some point, although they carry useful information (Araújo et al., 2005; Araújo & New, 2007). The practice of combining results should not be an alternative to the traditional approach to building ever more accurate models (Araújo & New, 2007). However, combining results from different models still depends on individual predictions, although it may improve the quality of multiple predictions. Therefore, if better individual predictions can be reached, a more confident consensus may occur (Araújo et al., 2005).

Currently, there is a wide discussion in the literature regarding the factors that can affect the ability to develop robust predictive models (Boria et al., 2016; Peterson et al., 2018). Two of these factors about ecological niche models used to anticipate possible distribution patterns are climate uncertainty and algorithmic uncertainty. The former concerns the current existing GCMs, as they do not capture all future details. The latter covers many comparative studies, which combine results from algorithms with consensual models, to identify the more appropriate projections. However, there are criticisms regarding consensual models since the different algorithms evaluate different parameters. Thus, the consensus should be designed with a single algorithm, when the aim is to assess the variability after projecting the predictions for different periods with the same parameters (Boria et al., 2016). Possibly, the development of integrative models, which aggregate climatic, ecological, and evolutionary variables, would allow more accurate inferences about responses and suitability of species to climatic fluctuations.

Variables and projections

Although modeling studies can be developed with variables related to climate, such as soil, vegetation, and topography, among others, in recent years significant advances have occurred in methods that seek to estimate changes in the distribution of species considering climate changes (Franklin, 2010). These advances also happened in Formicidae studies.

One of the central demands of modern ecology is to understand how current climate changes will affect species, and efforts have been made to predict and mitigate such effects (Araújo et al., 2004; Araújo & Rahbek, 2006). The growing availability of

environmental variables that report to the past (e.g., 6.000, 21.000 years ago), as well as to the future (e.g., in the years 2050, 2070), allows us to perform temporal transfers, and predict spatial responses of organisms to climate change (Faleiro et al., 2013). An important research field in ant studies aims at predicting possible distributions for species under altered climatic conditions (Peterson et al., 2018). Such ‘bioclimatic’ variables are provided from databases such as WorldClim (Hijmans et al., 2005) and Chelsa (Karger et al., 2017). These databases provide free access to high spatial resolution global climate data, including climate information for various time periods, ranging from paleoclimatic periods to current or future scenarios. The climatic data result from global circulation models (GCMs), which represent scenarios of emission levels, and greenhouse gas trajectories for the climate in the future, the Representative Concentration Pathways (RCPs) (Van Vuuren et al., 2011; Aguilar et al., 2015).

Computational tools that include bioclimatic models have been developed to define the relations (also called correlative models) between data on the confirmed occurrence of species and their spatial variation in different environmental conditions (Guisan & Thuiller, 2005). These correlative models establish a relationship between species occurrence and climatic variables in space and time in order to redesign the species’ geographic distribution after climatic changes, based on the assumption that the species will stay in equilibrium with the environment (Pearson & Dawson, 2003; Hartley et al., 2010). Levia and Frost (2004) assessed the climatic suitability for the expansion of *S. invicta* Buren in Oklahoma under the current climate and with the duplication of atmospheric CO₂ using three general circulation models (GCMs) (GFDL R30, OSU, UKMO). Roura-Pascual et al. (2004) drew ecological niche models from four general climate model scenarios for the future (horizon 2050), which strongly suggested the potential expansion of *L. humile* distribution in hot climates.

The correlative studies conduct the calibration and evaluation of ecological niche models in the whole current species distribution and, subsequently, the transfer of the model to climatic conditions for the years 2050 - 2070 (Peterson et al., 2018). Climate transferability can also occur under scenarios with past climatic conditions, resulting in important information about the history of species distribution. Although only a few studies have been conducted on this issue, paleodistribution was estimated for *Atta* spp. (Solómon et al., 2008), *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) (Cristiano et al., 2016), *Odontomachus meinerti* Forel, 1905, *Octostruma* spp., and *Strumigenys* spp. (Ströer et al., 2019). These correlative studies used Maxent and, all of them, integrated modeling

and phylogeography. Solómon et al. (2008) used the last glacial maximum (LGM) to test their hypotheses about the biogeography of speciation in the Amazon basin, suggesting that marine incursions into the Miocene or climatic changes during the Pleistocene shaped the population structure observed today in the three species evaluated. A pioneer paleoclimatic study of *Acromyrmex* spp. was conducted by Bigarella et al. (1975), who speculated about the paleoenvironmental conditions that characterized the Brazilian Pleistocene. Recently, in their assessment of the paleodistribution of *A. striatus* to the last interglacial (LIG) and the last glacial maximum (LGM), Cristiano et al. (2016) found that, in general, the past potential distribution included the current potential distribution of the species, showing constancy over time. Ströer et al. (2019) transferred the calibrated models to LGM and LIG. Their results support the traditional north/south division of the Brazilian Atlantic Forest, in addition to substantial differences between species in the location of genetic divisions and patterns of genetic variation within areas.

Studies have shown that temperature and precipitation are the two factors that most influence ant diversity patterns (Kaspari et al., 2003; Dunn et al., 2009; Sánchez Restrepo et al., 2019), and are relevant to explain the models. Climatic variables were also used for mechanistic studies. Annual maximum temperature, seasonality, and aridity were the strongest predictors in the analysis of the warming tolerance of ant assemblages (CTMax) (Diamond et al., 2012). Still at the assemblage level, predicting potential changes in their relative abundance, a trait-based community selection model (CATS), was used to assess the relationship between temperature and UV-B (Bishop et al., 2019). This last study suggests that many more species will be present in higher elevation sites in the future and highlights the importance of environmental analyzes mediated by characteristics such as body color and size, as these can have consequences on thermoregulation and protection (see Bishop et al., 2016; 2019). Tropical organisms are more vulnerable to climate warming than temperate ones, especially when other factors, such as phylogenetic history and ecological characteristics, are accounted for (Diamond et al., 2012).

Some studies have suggested that the climate change effect can overcome habitat loss as the greatest threat to biodiversity (Pearson & Dawson, 2003; Lorenzen et al., 2011). Although the risk of invasion stems from biotic and abiotic factors, the climate seems to be primarily responsible for determining the distribution of ants on a global scale (Sanders et al., 2007; Jenkins et al., 2011, Roura-Pascual et al., 2011). Ants are ectothermic organisms, sensitive to temperature, and humidity, requiring adequate

climatic conditions for their establishment (Diamond et al., 2012; Bertelsmeier and Courchamp, 2014). The Argentine ant distribution, for example, seems to be influenced mainly by altitude, average temperature, and precipitation (Roura-Pascoa et al., 2009). For Harris and Becker (2007), the average annual temperature and precipitation would be sufficient factors to highlight invasion risks, suggesting that the chances of a successful establishment would be reduced in cases in which these parameters were close to their limits. However, the lack of data related to human beings in fine resolution prevents the approach of anthropogenic influences, which is perhaps a better indicator of the establishment and spreading of the Argentine ant in some areas than the climatic features (RouraPascual et al. 2006).

The non-climatic variables used were mainly topography, soil temperature, vegetation, and soil inclination angle. As an example, solar radiation is considered one of the most important *F. exsecta* requirements (Maggini et al., 2002). In this case, terrain slope can be used as a surrogate to give a good idea of solar radiation, as this variable is challenging to be measured accurately.

Models based on the vegetation index (NDVI) can predict wider potential distributions than models that include only topographic information (Roura-Pascual et al., 2006). The addition of non-climatic data sets, such as soil characteristics (soil temperature, see Jung et al., 2021), landscape configuration, and land use/cover, would likely refine predictions considerably (Peterson & Nakazawa, 2007). The role that climate change has played in species diversification must be then assessed, but other mechanisms possibly synergetic must also be considered (Solómon et al., 2008).

Conclusion

A summary of the current panorama of species distribution modeling in Formicidae is represented in Figure 4. Most studies on Formicidae focused on invasive species, and how climate change can act on their distribution and occurrence. The correlative models were the most used to estimate changes in their potential ranges, also using diferente global warming scenarios. This useful tool makes these studies necessary for investigations aiming to mitigate the effect of invasive species on biodiversity. However, we suggest further studies be conducted, especially for conservation purposes, since the distribution of many ant species is incipiently known, as well as their conservation status.

Modeling is a tool that can be used in biological management and conservation strategies. However, it does not substitute the need for original field records, since they guarantee the construction of more robust, predictive models and their respective validation. In addition, in the future the risk of extinction due to loss of habitat, likewise, may be inferred based on the area of the potential occurrence of species, as long as maps of native vegetation remnants are available. In this case, an interesting approach to be studied would be the approximation of real occurrence areas of species from those of potential occurrence.

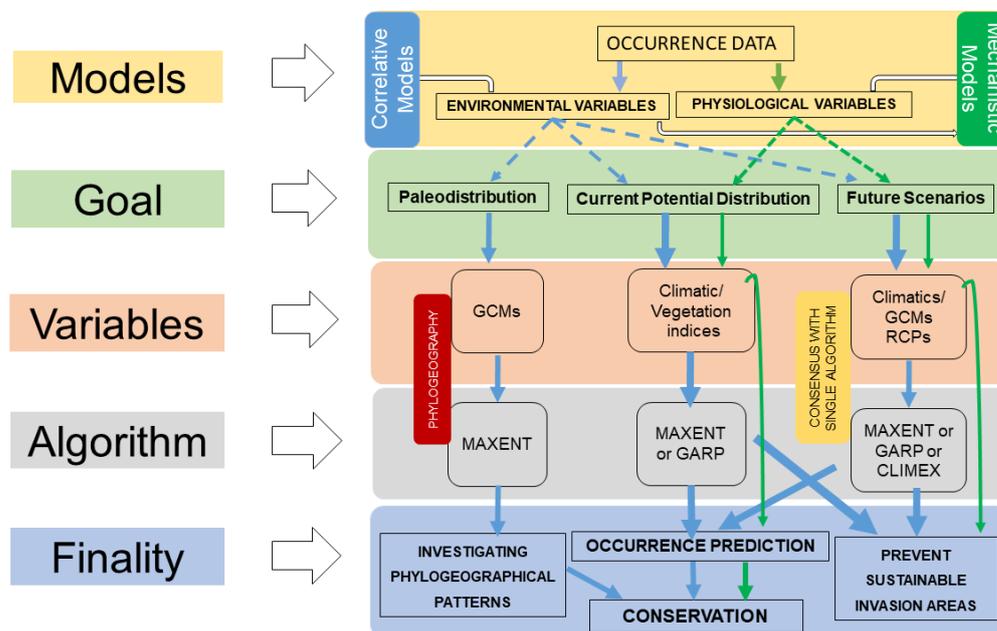


Fig 4. Conceptual structure of how the distribution modeling tool can be used in different approaches on Formicidae. The dotted lines indicate the different applications; thin arrows indicate approach with a few studies; the thick lines indicate approaches with a range of studies conducted. Blue arrows indicate correlative models and green arrows mechanistic models.

Acknowledgment

We are very grateful to the following institutions and funding agencies: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), for PSS granting a scholarship, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), for JHCD research scholarship, and Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), for Financial Support.

Authors' Contributions

PSS: conceptualization, methodology, conceptualization, methodology, writing and editing the manuscript
 JHCD: conceptualization, methodology, writing and editing the manuscript
 AA: conceptualization, methodology, writing and editing the manuscript
 EBAAK: Formal analysis, writing and editing the manuscript.

REFERENCES

- Abril, S. Roura-Pascual, N., Oliveras, J., Gomez, C., (2009). Assessing the distribution of the Argentine ant using physiological data. *Acta Oecologica* (35): 739-745 doi:10.1016/j.actao.2009.07.005
- Aguilar, G., Blanchon, D., Foote, H., Pollonais, C., Mosee, A., (2015). Queensland fruit fly invasion of New Zealand: predicting area suitability under future climate change scenarios. *Unitec ePress Perspectives in Biosecurity Research Series* (2): 1-12. Retrieved from <http://www.unitec.ac.nz/eypress/>
- Ahadji-Dabla, K. M., Romero-Alvarez, D., Djègbè, I., Amoudji, A. D., Apétogbo, G. Y., Djouaka, R., Oboussoumi, K., Aawi, A., Atcha-Oubou, T., Peterson, A. T., Ketoh, G. K., (2020). Potential roles of environmental and socio-economic factors in the distribution of insecticide resistance in *Anopheles gambiae* sensu lato (Culicidae: Diptera) across Togo, West Africa. *Journal of Medical Entomology*, XX (X) 1-8 doi: 10.1093/jme/tjaa023
- Antweb. Version 8.41. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 27 September 2020
- Antwiki. online at https://www.antwiki.org/wiki/Distribution_and_Diversity. Accessed 07 Ago 2022
- Araújo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P. H., (2004). Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, (10): 1618-1626
- Araújo, M. B., Whittaker, R. J., Ladle, R. J., Erhar, M., (2005). Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology & Biogeography*, (14): 529-538
- Araújo, M. B., Rahbek, C., (2006). How does climate change affect biodiversity. *Science*, (313): 1396-1397
- Araújo, M. B., New, M., (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 (1): 42-47 doi:10.1016/j.tree.2006.09.010
- Araújo, M.B.; Thuiller, W., Pearson, R.G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- Bertelsmeier, C., Luque, G. M., Courchamp, F., (2013). Global warming may freeze the invasion of big-headed ants. *Biological Invasions*, (15): 1561-1572 doi: 10.1007/s10530-012-0390-y
- Bertelsmeier, C., Courchamp, F., (2014). Future ant invasions in France. *Environmental Conservation*, 41 (2): 217-228 doi: 10.1017/S0376892913000556

- Bertelsmeier, C., Luque, G. M., Hoffmann, B. D., Courchamp, F., (2015). Biodiversity and Conservation (24): 117-128 doi: 10.1007/s10531-014-0794-3
- Bertelsmeier, C., Blight, O., Courchamp, F., (2016). Invasions of ants (Hymenoptera: Formicidae) in light of global climate change. Myrmecological News, (22): 25-42
- Bigarella, J., Andrade-Lima, D., Riehs, P., (1975). Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. Anais Academia Brasileira de Ciência, (47): 441- 464
- Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B., Bastos, R.P., Pinto, M.P. (2006) 2 Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning 3 in a biodiversity hotspot. Diversity Distribution, 12,475-482
- Bishop, T. R., Robertson, M. P., Gibb, H., van Rensburg, B. J., Braschler, B., Chown, S. L., Foord, S. H., Munyai, T. C., Okey, I., Tshivhandekano, P. G., Werenkraut, V., Parr, C. L., (2016). Ant assemblages have darker and larger members in cold environments. Global Ecology and Biogeography, (25): 1489-1499 doi: 10.1111/geb.12516
- Bishop, T. R., Parr, C. L., Gibb, H., Rensburg, B., J., Braschler, B., Chown, S. L., Foord, S. H., Lamy, K., Munyai T. C., Okey, I., Tshivhandekano, P. G., Werenkraut, V., Robertson, M. P., (2019). Thermoregulatory traits combine with range shifts to alter the future of montane ant assemblages. Global Change Biology (25): 2162-2173 doi: 10.1111/gcb.14622
- Boria, R. A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P., (2016). A single algorithm ensemble approach to estimating suitability and uncertainty: cross-time projections for four Malagasy tenrecs. Diversity Distributions, 23 (2): 196-208 doi: 10.1111/ddi.12510
- Buckley, L. B., Urban, M. C., Angilleta, M. J., Croizer, A. L. G., Rissler, L. J., Sears, M. W., (2010). Can mechanism inform species distribution models? Ecology Letters, 13 (8): 1041-1054 doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x
- Byeon, D-h., Jung, J-M., Park, Y., Lee, H-S., Lee, J-H., Jung, S., Lee, W-H., (2020). Model-based assessment of changes in the potential distribution of *Solenopsis geminiata* (Hymenoptera: Formicidae) according to climate change scenarios. Journal of Asia-Pacific Biodiversity, 13 (3): 331-338 doi: 10.1016/j.japb.2020.03.011
- Campiolo, S., Rosario, N. A.; StrenzeL, G. M. R.; Feitosa, R. M.; Delabie, J.H.C., (2015). Conservação de Poneromorfas no Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J., (2015). As formigas poneromorfas do Brasil. Editus, Ilhéus -BA, Brasil, 477 pp.
- Chaladze, G., (2012). Climate-based model of spatial pattern of the species richness of ants in Georgia. Journal Insect Conservation, 16 (5): 791-800 doi: 10.1007/s10841-012-9464-5
- Chen, W., Adams, E. S., (2018). The distribution and habitat affinities of the invasive ant *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) in Southern New England. Environmental Entomology, 47 (3): 527-534 doi: 10.1093/ee/nvy042
- Coulin, C., Veja, G. J., Chifflet, L., Calcaterra, L. A., Schilman, P. E., (2019). Linking thermo-tolerances of the highly invasive ant, *Wasmannia auropunctata*, to its current and potential distribution. Biological invasions (21): 3491-3504 doi: 10.1007/s10530-019-02063-0
- Cristiano, M. P., Cardoso, D. C., Salomão, T. M. F., Heinze, J., (2016). Integrating paleodistribution models and phylogeography in the grass-cutting ant *Acromyrmex*

striatus (Hymenoptera: Formicidae) in southern lowlands of South America. Plos One, (6): 1-16 doi:10.1371/journal.pone.0146734

Csurhes S., Hankamer, C., (2012). Yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*. Pest animal risk assessment. Queensland, Australia: Biosecurity Queensland, 27 pp. http://www.daff.qld.gov.au/data/assets/pdf_file/0003/63372/IPA-Yellow-Crazy-Ant-Risk-Assessment.pdf

Dáttilo, W., Falcão, J. C. F., Teixeira, M. C., (2012). Predictive model of distribution of *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae): subsidies for conservation of a Brazilian leaf-cutting ant endangered species, Studies on Neotropical Fauna and Environment, 47 (3): 193-201 doi.org/10.1080/01650521.2012.700791

Delabie, J. H. C., Nascimento, I. C., Fonseca, E., Sgrillo, R. B., Soares, P. A. O., Casimiro, A. B., Furst, M. (1997). Biogeografia das formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importância econômica no Leste da Bahia e nas regiões periféricas dos estados vizinhos. Agrotropica 9 (2): 49-58

Delabie, J. H. C., Alves, H. S. R., França, V. C., Martins, P. T. A., Nascimento, I. C., (2007). Biogeografia das formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) no leste da Bahia e regiões vizinhas. Agrotropica 19: 13-20

Delabie, J. H. C., Santos-Neto, E. A., Oliveira, M. L., Silva, P. S., Santos, R. J., Caitano, B., Mariano, C. S. F., Arnhold, A., Koch, E. B. A., (2020). A Coleção de Formicidae do Centro de Pesquisas do Cacau (CPDC), Ilhéus, Bahia, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais 15 (1): 289-305 doi: 10.46357/bcnaturais.v15i1.293

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., Martin, P. R., (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude Thermal Safety margin. PNAS, 105: 6668-6672

Diamond, S. E., Sorger, D. M. Hulcr, J., Pelini, S. L., Del Toro, I., Hirsch, C., Oberg, E., Dunn, R. R., (2012). Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. Global Change Biology. 18: 448-456 doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02542.x

Dias, A. M., Lattke, J. E., (2019). A new species and new records of minuta-group *Gnamptogenys* from Brazil (Hymenoptera: Formicidae). Revista Brasileira de Entomologia 63 (1): 30-34 doi: 10.1016/j.rbe.2018.10.002

Diniz-Filho, J.A.F.; Nabout, J.C.; Telles, M.P.C.; Soares, T.N., Rangel, T.F.L.V.B. (2009). A review of techniques for spatial modelling in geographical, conservation and landscape genetics. Genetics and Molecular Biology 32: 203-211

Dormann, C. F. (2007). Promising the future? Global change projections of species distributions. Basic Applied Ecology, 8: 387-397

Dunn, R. R., Agosti, D., Andersen, A. N., Arnan, X., Bruhl, C. A., Cerda, X., Ellison, A. M., Fisher, B. L., Fitzpatrick, M. C., Gibb, H., Gotelli, N. J., Gove, A. D., Guénard, B., Janda, M., Kaspari, M., Laurent, E. J., Lessard, J. P., Longino, J. T., Majer, J. D., Menke, S. B., McGlynn, T. P., Parr, C. L., Philpott, S. M., Pfeiffer, M., Retana, J., Suarez, A. V., Vasconcelos, H. L., Weiser, M. D., Sanders, N. J., (2009). Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. Ecology Letters 12(4): 324-333 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01291.x

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A.,

- Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E., (2006). Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*. 29: 129–151
- Elith, J., Graham, C. H., (2009). Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32 (1): 66-77. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05505.x
- Elith, J., Leathwick, J. R., (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40 (1): 677-697. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Escarraga, M. E., Lattke, J. E., Azevedo, C. O., (2017). Discovery of the *Dinoponera lucida* male (Hymenoptera, Formicidae), a threatened giant ant from the Atlantic rain forest. *Zootaxa*, 4347:128-136 doi:10.11646/zootaxa.4347.1.7
- Faleiro, F. V., Machado, R. B., Loyola, R. D., (2013). Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biological Conservation*, 158: 248-257 doi: 10.1016/j.bio con.2012.09.020
- Fernandes, I. O., Delabie, J. H. C., (2019). A new species of *Cryptopone* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) from Brazil with observations on the genus and a key for New World species. *Sociobiology* 66 (3): 408-413 doi: 10.13102/sociobiology.v66i3.4354
- Fitzgerald, K., Heller, N., Gordon, D. M., (2012). Modelling the spread of the Argentine ant into natural areas: Habitat suitability and spread from neighboring sites. *Ecological Modelling*. 247: 262-272 doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.07.036
- Fowler, H. G., (1995). The population status of the endangered Brazilian endemic leaf-cutting ant *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Conservation* 74:147-150
- Franco, W., Ladino, N., Delabie, J. H. C., Dejean, A., Orivel, J.; Fichaux, M., Groc, S., Leponce, M., Feitosa, R. M., (2019). First checklist of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of French Guiana. *Zootaxa* 4674 (5): 509-543 doi: 10.11646/zootaxa.4674.5.2
- Franklin, J., (2010). *Mapping Species Distribution*. Cambridge University Press. 320 p.
- Freeman, B., Sunnarborg, J., Peterson, A. T., (2019). Effects of climate change on the distributional potential of three range restricted West African bird species *The Condor: Ornithological Applications* 121 (2): 1–10. doi: 10.1093/condor/duz012
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [27 September 2020]
- Guénard, B., Weiser, M. D., Dunn, R. R., (2010). Global generic richness and distribution: new maps of the world of ants with examples of their use in the context of Asia. *Asian Myrmecology* 3: 21-28, ISSN 1985-1944
- Guénard, B., Weiser, M. D., Dunn, R. R., (2012). Global models of ant diversity suggest regions where new discoveries are most likely are under disproportionate deforestation threat. *PNAS*, 109 (19): 7368-7373 doi: 10.1073/pnas.1113867109

- Guisan, A., Zimmermann, N. E., (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135 (23): 147-186 doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Guisan, A., Thuiller, W., (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009
- Harris, R. J., Barker, G., (2007). Relative risk of invasive ants (Hymenoptera: Formicidae) establishing in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 34 (3): 161-178 doi: 10.1080/03014220709510075
- Hartley, S., Lester, P.J., (2003). Temperature-dependent development of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): a degree-day model with implications for range limits in New Zealand. *New Zealand Entomologist*, 26: 91-100 doi: 10.1080/00779962.2003.9722113
- Hartley, S., Harris, R., Lester, P. J., (2006). Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. *Ecology Letters*, 9: 1068-1079 doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00954.x
- Hartley, S., Krushelnycky, P. D., Lester, P. J., (2010). Integrating physiology, population dynamics and climate to make multi-scale predictions for the spread of an invasive insect: the Argentine ant at Haleakala National Park, Hawaii. *Ecography*, 33: 83-94
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L.; Jones; P.G., Jarvis, A., (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978
- Hofmann, G. E., Todgham, A. E., (2009). Living in the Now: Physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology*, 72 (1): 127-145 doi: 10.1146/annurev-physiol-021909-135900
- Hölldobler, B., Wilson, E., O. 1990. "The Ants". Springer, Berlin, 732 pp.
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D., Case, T. J., (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:181-233
- Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J.F., Lobo, J.M. & Baselga, A. (2008) Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16434.x.
- Human, K. G., Weiss, S., Weiss, A., Sandler, B., Gordon, D. M., (1998). Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine Ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 27 (4): 822-833
- Jenkins, M. (2003). Prospects for Biodiversity. *Science* (80) 302: 1175-1177. doi: 10.1126/science.1088666
- Jenkins, C. N., Sanders, N. J., Andersen, A. N., Arnan, X., Bruhl, C. A., Cerda, X., Ellison, A. M., Fisher, B. L., Fitzpatrick, M. C., Gotelli, N. J., Gove, A. D., Guénard, B. Lattke, J. E., Lessard, J., McGlynn, T. P., Menke, S. B., Parr, C. L., Philpott, S. M., Vasconcelos, H. L., Weiser, M. D., Dunn, R. R., (2011). Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions*, 17: 652-662 doi: 10.1111/j.1472 4642.2011.00770.x

- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 14(6), 885-890.
- Jung, J-M., Jung, S., Ahmed, M. R., Cho, B-K., Lee, W-H., (2017). Invasion risk of the yellow crazy ant (*Anoplolepis gracilipes*) under the Representative Concentration Pathways 8.5 climate change scenario in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 10 (4): 548-554 doi: 10.1016/j.japb.2017.08.004
- Jung, J., Lee, S., Lee, J., Jung, S., Lee, W., (2021). Development of a predictive model for soil temperature and its application to species distribution modeling of ant species in South Korea. *Ecological informatics* (61) 101220 doi: 10.1016/j.ecoinf.2021.101220
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, P., Kessler, M., (2017). Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas. *Scientific Data*. 4 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kaspari, M., Yuan, M., Alonso, L, (2003). Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants. *American Naturalist* 161 (3): 459-477
- Kearney, M., Porter, W. P., (2004). Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85 (11): 3119–3131. doi: 10.1890/03-0820
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115 (1):186-191.doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x
- Kearney, M. R., Porter, W. P., (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12: 334-350 doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kearney, M. R., Wintle, B. A., Porter, W. P., (2010). Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3: 203-213 doi: 10.1111 / j.1755-263x.2010.00097.x
- Koch, E. B. A., Correia, J. P. S. O., Menezes, R. S. T., Silvestrini, R. A., Delabie, J. H. C., Vasconcelos, H. L., (2018). New records and potential distribution of the ant *Gracilidris pombero* Wild & Cuzzo (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 65 (3): 375-382 doi: 10.13102/sociobiology.v65i3.2744.
- Koch, E. B. A., Marques, T. E. D., Mariano, C. S. F., Neto, E. A. S., Arnhold, A., Peronti, A. L. B. G., Delabie, J. H. C., (2020). Diversity and structure preferences for ant-hemipteran mutualisms in cocoa trees (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 15 (1): 65-81 doi: 10.46357/bcnaturais.v15i1.251
- Korzukhin, M. D., Porter, S. D., Thompson, L. C., Wiley, S., (2001). Modeling Temperature-Dependent Range Limits for the Fire Ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the United States. Source: *Environmental Entomology*, 30 (4): 645-655. doi: 10.1603/0046-225X-30.4.645
- Kumar, S., LeBrun, E. G., Stohlgren, T. J., Stabach1, J. A., McDonald, D. L., Oi, D. H., LaPolla, J. S., (2015). Evidence of niche shift and global invasion potential of the Tawny Crazy ant, *Nylanderia fulva*. *Ecology and Evolution* 5 (20): 4628-4641 doi: 10.1002/ece3.1737

- Ladino, N., Feitosa, R. M., 2020. Taxonomic revision of the genus *Prionopelta* Mayr, 1866 (Formicidae: Amblyoponinae) for the Neotropical region. *Zootaxa* 4821 (2): 201-249 doi: 10.11646/zootaxa.4821.2.1
- Lenhart, P. A., Dash, S. T., Mackay, W. P., (2013). A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 31, 119-164 doi:10.3897/jhr.31.4335
- Levia Jr, D. F., Frost, E. E., (2004). Assessment of climatic suitability for the expansion of *Solenopsis invicta* Buren in Oklahoma using three general circulation models. *Theoretical and Applied Climatology*, 79: 23-30 doi: 10.1007/s00704-004-0067-2
- Lobo, J.M., Baselga, A., Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J.F. (2007) How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity and Distributions*, 13, 772–780
- Lofgren, C. S., Banks, W. A., Glancey, B. M., (1975). Biology and control of imported fire ants. *Annual Review of Entomology* 20: 1-30
- López-Tirado, J., Vessella, F., Schirone, B., Hidalgo, P. J., (2018). Trends in evergreen oak suitability from assembled species distribution models: assessing climate change in south-western Europe. *New Forests* 49 (4): 471-487 doi: 10.1007/s11056-018-9629-5
- Lorenzen, E., Nogués-Bravo, D., Orlando, L., Weinstock, J., Binladen, J., Marske, K. A., Ugan, A., Borregaard, M. K., Gilbert, M. T. P., Nielsen, R., (2011). Species specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479, 359-364 doi:10.1038/nature10574
- Maggini, R., Guisan, A., Cherix, D., (2002). A stratified approach for modeling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2117-2141
- Mariano, C.S.F., Pompolo, C.G., Barros, L.A.C., Mariano-Neto, E., Campiolo, S., Delabie, J.H.C. (2008). A biogeographical study of the threatened ant *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) using a cytogenetic approach. *Insect Conservation and Diversity* 1: 161-168 doi: 10.1111/j.1752-4598.2008.00022.x
- Marini, M. A., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., Jiguet, F., (2009). Major current and future gaps of Brazilian reserves to protect Neotropical savanna birds. *Biological Conservation*, 142: 3039-3050
- McGlynn, T. P., (1999). The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography*, 26: 535-548
- Mikissa, J. B., Ndjomba, C. D., Mabaka, J. M., Delabie, J. H. C., Tindo, M., Fresneau, D., Mercier, J. L., (2016). Historical records and current distribution of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera: Formicidae), in Gabon. *African Journal of Ecology*. 1-4 doi: 10.1111/aje.12311
- Moo-Llanesa, D. A., Pech-Maya, A., Oca-Aguilarc, A. C. M., Salomónb, O. D., Ramseya, J. M., (2020). Niche divergence and paleo-distributions of *Lutzomyia longipalpis* mitochondrial haplogroups (Diptera: Psychodidae). *Acta Tropica* 211:105607 doi: 10.1016/j.actatropica.2020.105607
- Monahan WB (2009) A mechanistic niche model for measuring species' distributional responses to seasonal temperature gradients. *PLoS ONE* 4: e7921. doi: 10.1371/journal.pone.0007921 PMID:19936234

- Moreau, C. S., Bell, C. D., (2013). Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution* 67 (8): 2240-57 doi: 10.1111/evo.12105
- Morrison, L. W., Porter, S. D., Daniels, E., Korzukhin, M.D., (2004). Potential global range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*. *Biological Invasions* 6: 183-191
- Murphy, C. M., Breed, M. D., (2007). A predictive distribution map for the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Science*, 7 (8): 1-10 doi: 10.1673/031.007.0801
- Pearson, R. G., Dawson, T. E., (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeography*, 12: 361-371
- Pearson, R. G., (2010). Species distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Lessons in Conservation*, 3: 54-89
- Pereira, R. S., Siqueira, M. F., (2007). Algoritmo genético para produção de conjuntos de regras (GARP). *Megadiversidade*, 3(1-2): 46-55
- Peterson, T., Nakazawa, Y., (2007). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 135-144 doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). Ecological niches and geographic distributions (MPB-49). In *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.
- Peterson, A. T., Soberón, J., (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10 (2): 102-107. doi: 10.4322 / natcon.2012.019
- Peterson, A. T., Papeş, M., and Soberón, J. (2015). Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology*, 1(2): 28-38, doi: 10.1515/eje-2015-0014
- Peterson, A. T., Cobos, M. E., Jimenez-García, D., (2018). Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences* XXXX: 1-12. doi: 10.1111/nyas.13873
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E., (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349-361
- Resende, H. C., Yotoko, K. S. C., Delabie, J. H. C., Costa, M. A., Campiolo, S., Tavares, M. G., Campos, L. A. O., Fernandes-Salomão, T. M. (2010). Pliocene and Pleistocene events shaping the genetic diversity within the central corridor of the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101 (4): 949-960. doi: 10.1111 / j.1095-8312.2010.01534.x
- Rougier, T., Lassalle, G., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Lambert, P. (2015). The combined use of correlative and mechanistic species distribution models benefits low conservation status species. *PLoS One*, 10(10), e0139194.

- Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., Gomez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L., Peterson, A. T., (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2527-2534 doi:10.1098/rspb.2004.2898
- Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., MCnyset, K., Gomez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L., Gascon, F., Peterson, A. T., (2006). Niche differentiation and fine-scale projections for argentine ants based on remotely sensed data. *Ecological Applications*, 16 (5): 1832-1841
- Roura-Pascual, N., Suarez, A. V., (2008). The utility of species distribution models to predict the spread of invasive ants (Hymenoptera: Formicidae) and to anticipate changes in their ranges in the face of global climate change. *Myrmecological News* 11: 67-77
- Roura-Pascual, N., Brotons, L., Peterson, A. T., Thuiller, W., (2009). Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions*, 11:1017–1031 doi: 0.1007/s10530-008-9313-3
- Sánchez-Restrepo, A. F., Jiménez, N. L., Confalonieri, V. A., Calcaterra, L. A., (2019). Distribution and diversity of leaf-cutting ants in Northeastern Argentina: species most associated with forest plantations. *International Journal of Pest Management*, 1-14 doi: 10.1080/09670874.2018.1555343
- Sanders, N. J., Lessard, J. P., Fitzpatrick, M. C., Dunn, R. R., (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16 (5): 640–649 doi: 10.1111 / j.1466-8238.2007.00316.x
- Seifert, B., (2000). A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera, Formicidae). *Zoosystema* 22:517-568
- Senula, S. F., Scavetta, J. T., Banta, J. A., Mueller, U. G., Seal, J. N., Kellner, K., (2019). Potential distribution of six north american higher-attine fungus-farming ant (Hymenoptera: Formicidae) species. *Journal of Insect Science*, 19 (6): 24; 1-11 doi: 10.1093/jisesa/iez118
- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Araujo, E. S., Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F., (2020). Diversity of the ant genus *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae) in the north of the Brazilian Atlantic Forest, with new records of occurrence. *Sociobiology* 67 (3): 343-357 doi: 10.13102/sociobiology.v67i3.5083
- Simões-Gomes, F. C., Cardoso, D. C., Cristiano, M. P., (2017). Geographical distribution patterns and niche modeling of the iconic leafcutter ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science* 17 (2): 32; 1–5 doi: 10.1093/jisesa/ix006
- Siqueira, M. F., Peterson, A. T., (2003). Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species. *Biota Neotropica*, 3 (2): 1-14
- Soberón, J., Peterson, A.T. (2004) Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **359**, 689–698
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115–1123

- Solómon, S. E., Bacci, M. Jr., Martins, J. Jr., Vinha, G. G., Mueller, U. G., (2008). Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. PLoS ONE 3 (7): e2738 doi:10.1371/journal.pone.0002738
- Souza, H. J., Delabie, J. H. C., (2013). Modélisation de la distribution géographique de la fourmi *Basiceros scambognathus* (Brown, 1949) dans la région néotropicale (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). Bulletin de la Société Entomologique de France, 118 (1): 7-13.
- Steiner, F. M., Schlick-Steiner, B. C., VanDerWal, J., Reuther, K. D., Christian, E., Stauffer, C., Suarez, A. V., Williams, S. E., Crozier, R. H., (2008). Combined modelling of distribution and niche in invasion biology: a case study of two invasive *Tetramorium* ant species. Diversity and Distributions, 14: 538–545 doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00472.x
- Stockwell, D. R. B., Peters, D., (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. International Journal of Geographical Information Science, 13:143-158. doi:10.1080/136588199241391
- Ströher, P. R., Meyer, A. S. L., Zarza, E., Tsai, W. L. E., McCormack, J. E., Pie, M. R., (2019). Phylogeography of ants from the Brazilian Atlantic Forest. Organisms Diversity & Evolution, doi: 10.1007/s13127-019-00409-z
- Sung, S., Kwon, Y-S., Lee, D. K., Cho, Y., (2018). Predicting the potential distribution of an invasive species, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae), under climate change using species distribution models. Entomological Research 1-9 doi: 10.1111/1748-5967.12325
- Sutherst, R. W., Maywald, G. (2005). A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae): implications for invasion of new regions, particularly Oceania. Environmental Entomology, 34 (2): 317-335 doi: 10.1603/0046-225X-34.2.317
- Talavera, G., Espadaler, X., Vila, R., (2014). Discovered just before extinction? The first endemic ant from the Balearic Islands (*Lasius balearicus* sp. nov.) is endangered by climate change. Journal of Biogeography, 42 (3): 589-601 doi:10.1111/jbi.12438
- Teixeira, M. C., Schoederer, J. H., (2003). The effect of plant cover on *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae) distribution in restinga vegetation. Sociobiology. 41 (3): 615-623
- Teixeira, M. C, Schoederer, J. H, Mayhe-Nunes, A. J., (2003). Geographic distribution of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). Neotropical Entomology. 32 (4): 719-721
- Teixeira, M. C., Schoederer, J. H., Louzada, J. N. C., (2004). Occurrence of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae) in the north of Espírito Santo state, Brazil. Neotropical Entomology. 33 (2): 265-266
- Thuiller, W.; Lafourcade, L.; Engler, R., Araujo, M.B. (2009). BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. Ecology 32: 369-373
- Valles, S. M., Wetterer, J. K., Porter, S. D., (2015). The Red Imported Fire Ant (Hymenoptera: Formicidae) in the West Indies: Distribution of natural enemies and a possible test bed for release of self-sustaining biocontrol agents. Florida Entomologist. 98: 1101-1105 doi: 10.1653/024.098.0414

- Van Vuuren, D. P., Stehfest, E., Den Elzen, M.G.J., Kram, T., Van Vliet, J., Deetman, S.; Isaac, M., Goldewijk, K.K.; Hof, A.; Beltran, A.M., Oostenrijk, R., Van Ruijven, B., (2015). RCP2.6: Exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2°C. *Climate Change*, 109: 95-116
- Vásquez-Bolaños, M., Wetterer, J. K., (2021). Spread of the invasive old world long-legged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae), into Central and Southeastern Mexico. *Transactions of the American Entomological Society* 147 (1): 49-55 doi: 10.3157/061.147.0104
- Vinson, S. B., Sorenson A., (1986). *Imported Fire Ants: Life history and impact*. Texas Department of Agriculture, Texas, USA.
- Ward, D. F., (2007). Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions* 9 (6): 723-735 doi: 10.1007/s10530-006-9072-y
- Ward, P. S., Brady, S. G., Fisher, B. L., Schultz, T. R., (2014). The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40 (1): 61-81 doi: 10.1111/syen.12090
- Warren D. L., (2012). In defense of ‘niche modeling’. *Trends in Ecology and Evolution*, 27 (9): 497-500 10.1016/j.tree.2012.03.010
- Wetterer, J. K., (2005). Worldwide distribution and potential spread of the long-legged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 45 (1): 77-97
- Wisn, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and distributions*, 14(5), 763-773
- Zimmermann, N. E., Edwards Jr. T. C., Graham, C. H., Pearman, P. B., Svenning, J. C., (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33 (6): 985-989. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06953.x

Capítulo 2

Capítulo 2

**INFLUÊNCIA DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO QUATERNÁRIO PRÉ-
ANTROPOCÊNICO SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE *NEOPONERA* SPP.
(FORMICIDAE: PONERINAE) NO BRASIL**

Priscila Santos Silva^{1,4}, Alexandre Arnhold^{2,4}, Jacques Hubert Charles Delabie^{3,4}.

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil;

² Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), CEPLAC, Ilhéus, Bahia, Brasil;

³ Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA)/ Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil;

⁴Laboratório de Mirmecologia/ Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), CEPLAC, Itabuna, Bahia, Brasil.

*Correspondência: Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPLAC-CEPEC), 45600-970 Ilhéus, BA, Brasil. E-mail: priscilapitth@hotmail.com (P. Silva).

RESUMO

A história evolutiva das formigas Ponerinae é documentada desde o Cretáceo Superior. Pertencendo à subfamília Ponerinae, *Neoponera* é um gênero endêmico da região Neotropical. No Brasil, é representado por 36 espécies. Algumas dessas têm distribuição que cobre todo o território brasileiro enquanto outras são endêmicas de determinadas regiões do Brasil. No que diz respeito a estudos biogeográficos em Formicidae, poucos desses utilizaram a Modelagem de Distribuição de Espécies (*Species Distribution Modeling* – SDM) para analisar as distribuições passadas de espécies de formigas sob diferentes cenários climáticos. O Quaternário antigo, mais especificamente o período Pleistoceno, contribuiu significativamente para a distribuição atual das espécies. Os períodos glaciais ocasionaram a formação de refúgios de florestas que viabilizaram a especiação por isolamento de populações e/ou propiciaram regiões com taxa elevada de endemismo. O gênero *Neoponera* pode fornecer subsídios para o entendimento da evolução dos biomas no Brasil. O objetivo do presente estudo foi avaliar os caminhos/efeitos biogeográficos e condições climáticas do Quaternário sobre a distribuição de espécies do gênero *Neoponera* a partir de modelos bioclimáticos de paleodistribuição, para dois cenários passados, o Último Glacial Máximo (LGM, ~ -22.000 anos) e o Holoceno médio (~ -6.000 anos). Foram utilizados dados de ocorrência de espécies de *Neoponera* oriundos da literatura, bancos de dados de internet e coleções entomológicas. As variáveis bioclimáticas para o passado e o presente foram obtidas no banco de dados WorldClim. As mesmas foram selecionadas por importância biológica e pela análise de fator de inflação de variação (VIF). Os modelos de distribuição de espécies com distribuições restrita e disjunta foram gerados usando o Maxent 3.4.1. A paleodistribuição foi estimada para os dois períodos citados, com dois Modelos Climáticos Globais (GCM's): CCSM4 e MIROC-ESM. O desempenho dos modelos foi avaliado usando um método limite-independente, a análise da área sob curva (AUC) e um método limite-dependente TSS. Como resultado infere-se que a maioria das espécies do gênero tende a mudar sua faixa de distribuição atual, com diminuição na variação de áreas adequadas e com uma diminuição considerável da adequação climática.

Palavras-chave: Modelagem climática; Holoceno, Último Máximo Glacial, Paleodistribuição; Biogeografia Histórica, Maxent

ABSTRACT

The evolutionary history of Ponerinae ants is documented since the Late Cretaceous. Belonging to the Ponerinae subfamily, the genus *Neoponera* is endemic to the Neotropical region. In Brazil, it's represented by 36 species. Some of these have a distribution that covers the entire Brazilian territory while others are endemic to certain regions of Brazil. As far as biogeographic studies in Formicidae are concerned, few of them have used Species Distribution Modeling (SDM) to analyze past distributions of ant species under different climate scenarios. The Early Quaternary, more specifically the Pleistocene period, contributed significantly to the current distribution of species. The glacial periods led to the formation of forest refuges that made speciation possible by isolating populations and/or provided regions with a high rate of endemism. The *Neoponera* genus can provide subsidies for understanding the evolution of Brazilian biomes. The aim of the present study was to evaluate the Quaternary biogeographical pathways/effects and climatic conditions on the distribution of species of the *Neoponera* genus from bioclimatic paleodistribution models, for two past scenarios, the Last Glacial Maximum (LGM, ~ -22,000 years) and the middle Holocene (~ -6,000 years). Data on the occurrence of *Neoponera* species from the literature, internet databases and entomological collections were used. Bioclimatic variables for the past and present were obtained from the WorldClim database. They were selected by biological importance and by variance inflation factor (VIF) analysis. Species distribution models with restricted and disjoint distributions were generated using Maxent 3.4.1. The paleodistribution was estimated for the two mentioned periods, with two Global Climate Models (GCM's): CCSM4 and MIROC-ESM. Model performance was evaluated using a threshold-independent method, area under curve (AUC) analysis, and a threshold-dependent TSS method. As a result, it's understood that most species of the genus tend to change their current distribution range, with a decrease in the variation of suitable areas and with a considerable decrease in climate suitability.

Keywords: Climate modeling; Holocene, Last Glacial Maximum, Paleodistribution; Historical Biogeography, Maxent

INTRODUÇÃO

A história evolutiva das formigas Ponerinae é documentada com registros fósseis desde o Cretáceo Superior, sofrendo radiações contínuas durante o Cenozoico (Wilson e Hölldobler, 2005; Schmidt, 2013). Estudos sugerem que as mais antigas formigas conhecidas eram habitantes do solo e, somente depois, conquistaram outros estratos como a serrapilheira e a vegetação (Wilson e Hölldobler, 2005; Lucky et al., 2013). As ponerines derivariam da mais basal linhagem da família Formicidae e teriam coexistido com os dinossauros, resistindo à extinção em massa da transição Cretáceo-Paleoceno (Wilson e Hölldobler, 2005; Lapolla et al., 2013). É provavelmente no final do Cretáceo, mas mais provavelmente durante o Paleoceno e o Eoceno Inferior, que as ponerines sofreram a maior parte de sua radiação adaptativa em agrupamentos taxonômicos e tipos adaptativos que persistem até o tempo presente (Wilson e Hölldobler, 2005). Evidentemente monofilética, a subfamília Ponerinae é tão variável em termos de características anatômicas e padrões de organização de colônia quanto qualquer uma das demais subfamílias de formigas (Wilson e Hölldobler, 2005).

Pertencendo à subfamília Ponerinae, *Neoponera* é um gênero endêmico da região Neotropical, para o qual as informações biológicas ainda são incipientemente conhecidas. Sua distribuição estende-se do sul do Texas e norte do México ao norte da Argentina e sul do Brasil (Mackay e Mackay, 2010). No Brasil, o gênero é representado por 36 espécies (Silva et al., 2020). Algumas dessas, tais como *Neoponera villosa*, têm distribuição que cobre todo o território brasileiro e outras, tais como *Neoponera schultzi* e *Neoponera venusta*, endêmicas do Brasil, são restritas a determinadas regiões. *Neoponera* são formigas predadoras, que se distribuem preferencialmente em áreas com cobertura vegetal fechada (floresta ombrófila densa, florestas estacionais decíduais e semidecíduais) ou agroflorestas (Delabie et al., 2013; Campiolo et al., 2015; Silva et al., 2020). Algumas dessas forrageiam sobre o solo, mas uma grande parte das espécies apresenta hábitos arbóreos, com ninhos em galhos ocos, solos suspensos associados a epífitas (Lattke, 2015). O gênero se organiza em complexos de espécies, que podem ser definidos por critérios morfológicos, nos quais são inseridos diversos táxons, a princípio aparentados (MacKay e MacKay, 2010), onde podem coocorrer táxons crípticos (Delabie et al., 2008). A biologia destas espécies é bem diversa, mas apenas algumas espécies do grupo apicalis foram estudadas detalhadamente (Wild, 2005; Delabie et al., 2008; Lattke, 2015). No Brasil, além do grupo apicalis, ocorrem diversos outros complexos e que

podem incluir táxons simpátricos (espécies dos complexos Apicalis, Foetida e Crenata) ou alopátricos (complexo Emiliae), de grande amplitude geográfica (complexos Apicalis e Foetida) ou de distribuição restrita (complexo Emiliae) (Delabie et al., 2008; Mackay e Mackay, 2010; Fernandes et al., 2014). A descoberta de um complexo de espécies crípticas no grupo (ver caso do complexo de espécies Foetida, em Lucas et al., 2002; Fernandes et al., 2014), sugere que a taxonomia de muitos dos táxons reconhecidos pode ser refinada e que muitas espécies estão sujeitas à redefinição (Fernandes et al., 2014).

No que diz respeito a estudos biogeográficos em Formicidae, alguns focalizaram a biogeografia de formigas neotropicais de maneira geral (Latke, 2003; 2007; Mariano et al., 2008; Resende et al., 2010; Delabie et al., 1997; 2007; 2011). No entanto, poucos utilizaram a Modelagem de Distribuição de Espécies (*Species Distribution Modeling* – SDM) para analisar as distribuições passadas de espécies de formigas sob diferentes cenários climáticos: Solómon et al., 2008 para *Atta* spp., Cristiano et al., 2016 para *Amoimyrmex striatus* (Roger, 1863), Ströer et al., 2019 para *Odontomachus meinerti* Forel, 1905, *Octostruma* spp., e *Strumigenys* spp. (Silva et al., 2022). Dessa maneira, existem poucas informações sobre a história biogeográfica das espécies do gênero *Neoponera* que possam esclarecer sobre como os eventos climáticos passados afetaram sua distribuição, bem como se o espaço ambiental atual ocupado por estas espécies se calca nos ambientes pretéritos do início do Quaternário.

SDMs têm sido projetados para estimar paleodistribuições em diferentes épocas desde o Último Máximo Glacial (cerca de -21.000 anos) até o presente, com o propósito de investigar distribuições históricas sob diferentes climas (Nogués-Bravo, 2009; Peterson e Lieberman, 2012). As mudanças climáticas, como eventos naturais [não de origem antrópica], foram responsáveis pela alternância de ciclos de resfriamento e aquecimento (os períodos glaciais e interglaciais) acompanhados por intensa atividade geológica, uma vez que foram lançadas na atmosfera toneladas de gases responsáveis pelo efeito estufa natural (Leite, 2015). Acredita-se que tais fenômenos climáticos tenham provocado eventos de expansão/contração e, conseqüentemente, fragmentação/conexão de/entre diferentes tipos de vegetação (Ab'saber, 1977; Arakaki et al., 2011; Hughes et al., 2013). Em particular, o Pleistoceno tem contribuído significativamente para a distribuição atual das espécies (Haffer, 2008; VanDerWal et al., 2009). Por exemplo, períodos glaciais ocasionaram a formação de refúgios de vegetações florestais que viabilizaram a especiação por isolamento de populações e/ou propiciaram regiões com taxa elevada de endemismo (ver Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009; Arruda

e Schaefer, 2020). Por sua vez, os períodos mais quentes que seguiram as glaciações, favoreceram reconexão entre esses refúgios e podem representar diferenças significativas em uma comunidade (Arruda e Schaefer, 2020).

Para explicar as atuais formações vegetais brasileiras e os padrões de distribuição das espécies, algumas hipóteses têm sido discutidas. Uma delas, a Teoria de Refúgios Florestais (Haffer, 1969, na Amazônia; Vanzolini e Williams, 1981, na Mata Atlântica), propunha que houve fragmentação da floresta, com substituição parcial por vegetações abertas do tipo cerrado e caatinga durante o período de clima frio e seco do Último Máximo Glacial; foi confirmada por estudos posteriores, como o endemismo de borboletas (Brown Jr., 1972) e plantas (Prance, 1973). Outra proposta discutida foi a Teoria do Arco do Pleistoceno (Prado e Gibbs, 1993), que propõe que a atual distribuição fragmentada e em forma de arco (presentes na caatinga, em florestas decíduas do Sudeste e Brasil-Central, em Misiones na Argentina, e vales secos dos Andes), corresponde a relíquias de uma distribuição contínua de vegetações sazonais. Essa hipótese é utilizada para explicar a ocorrência de áreas de cerrados disjuntas ao norte da bacia amazônica (Ab'Saber, 2003).

Por ser relativamente bem distribuído na região neotropical e, particularmente no Brasil, o gênero *Neoponera* pode fornecer subsídios para o entendimento da evolução dos biomas dessa região. Nossa hipótese é que durante o quaternário recente (fim do Pleistoceno, Holoceno pré-antropoceno) houve alteração (retração ou expansão) das áreas de ocorrência das espécies do gênero. Dessa maneira, nosso objetivo foi avaliar os caminhos/efeitos biogeográficos e condições climáticas do Quaternário sobre a distribuição de espécies do gênero *Neoponera* a partir de modelos bioclimáticos de paleodistribuição, para dois cenários passados: o Último Glacial Máximo (~ -22.000 anos atrás) e o Holoceno médio (~ -6.000 anos atrás), comparando-os com modelos de distribuição potencial atual.

MATERIAIS E MÉTODOS

Dados de ocorrência

Foram utilizados dados de ocorrência de espécies de *Neoponera* resultado da compilação da literatura, do material observado em coleções entomológicas (Tabela 1) e de dados encontrados em sites que fornecem dados de ocorrência: Global Biodiversity

Information Facility (GBIF) (<https://www.gbif.org/>) e AntWeb (<https://www.antweb.org/>).

Tabela 1: Coleções entomológicas onde é conservado o material biológico considerado no presente estudo.

<i>Sigla</i>	<i>Museu/coleção</i>
<i>BMNH</i>	The British Museum of Natural History, London, UK
<i>CPDC</i>	Coleção do Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, Brasil
<i>DZUP</i>	Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil
<i>INPA</i>	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil
<i>JTLC</i>	John T. Longino Collection, University of Utah, Salt Lake City, UT, USA
<i>MEPN</i>	Museo de História Natural “Gustavo Orcés V.”, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador
<i>MPEG</i>	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil
<i>MZSP</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
<i>UFVLAB</i> <i>ECOL</i>	Laboratório de Ecologia de Comunidades, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

As abreviaturas dos museus são baseadas em Arnett et al. (2019).

Verificações espaciais foram realizadas no Google Earth, filtrando apenas áreas florestais onde as espécies são susceptíveis de ocorrer. As espécies foram selecionadas com base em dois tipos de distribuição, restrita e disjunta, as quais foram comparadas com mapas de espécies de distribuição contínua no Brasil (por ex., *N. apicalis* e *N. villosa*).

Espécies com um pequeno número de registros (<6) não foram incluídas na análise, pois as previsões de distribuição são extremamente imprecisas (Van Proosdij et al., 2016). Pontos de ocorrência foram checados e validados, havendo remoção de duplicatas e correção de dados errados ou incompletos. Alguns pontos foram eliminados a fim de respeitar um intervalo de, pelo menos, 10km de distância entre pontos sucessivos, com o intuito de diminuir os efeitos da autocorrelação espacial na performance do modelo (Boria et al., 2014). A quantidade de ocorrências únicas para cada espécie modelada é

listada na Tabela 2. Em seguida, usamos os registros de ocorrência para selecionar a extensão da região de estudo usada para a modelagem.

Tabela 2: Quantidade de pontos de ocorrência das espécies selecionadas para a modelagem de distribuição

<i>Distribuição</i>	<i>Espécie / N° de pontos</i>	<i>Complexo de espécies (Mackay e Mackay, 2010)</i>
<i>Disjunta</i>	<i>Neoponera carinulata</i> (30 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera goeldii</i> (15 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera globularia</i> (28 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera latinoda</i> (53 pontos)	Crenata
<i>Restrita</i>	<i>Neoponera foetida</i> (11 pontos)	Foetida
	<i>Neoponera schultzi</i> (13 pontos)	Emiliae
	<i>Neoponera venusta</i> (19 pontos)	Emiliae
	<i>Neoponera oberthueri</i> (14 pontos)	Crenata
<i>Ampla</i>	<i>Neoponera apicalis</i> (137 pontos)	Apicalis

Variáveis ambientais

Variáveis bioclimáticas para o passado e o presente foram obtidas no banco de dados WorldClim (Hijmans et al., 2005) (<http://www.worldclim.org/>). Recortamos as variáveis de acordo com a extensão da região de estudo. Das 19 variáveis bioclimáticas disponíveis, oito foram inicialmente selecionadas baseadas por sua relevância biológica (Kearney et al., 2008; Rodder et al., 2009): “BIO2 Variação diurna média da temperatura”, “BIO 3 Isotermalidade”, “BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente”, “BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio”, “BIO7 Amplitude térmica anual”, “BIO12 Precipitação anual”, “BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso” e “BIO14 Precipitação do mês mais seco”. Posteriormente, essas variáveis foram submetidas a uma análise de fator de inflação de variação (VIF), para eliminar as com alta correlação (Naimi, 2014). Neste ponto, foram consideradas as variáveis com correlação menor que 0,6 e VIF menor que 4 (ver em Resultados Tabela 3).

Paleomodelagem

Modelos de distribuição de espécies foram gerados usando Maxent 3.4.1 (Phillips et al., 2017). O Maxent é um dos algoritmos que demonstra melhor desempenho quando são disponíveis poucos registros de ocorrência e produz resultados robustos com dados de distribuição esparsos, amostrados de forma irregular e com pequenos erros de localização (Elith et al., 2006).

Os modelos foram calibrados de acordo com o cenário climático para o presente, versão 2.1 (1970-2000). Após as projeções realizadas para o presente, estimamos a distribuição pretérita provável das espécies em dois cenários temporais: Último Máximo Glacial (LGM) (~ -22.000 anos) e o Holoceno Médio (~ -6.000 anos). As projeções do Último Glacial Máximo possuem resolução de 2,5 minutos de arco, a qual foi convertida para 30 segundos de arco, através da ferramenta Resample no software ArcGis 10.5, para torná-la compatível com as resoluções do Holoceno Médio e do presente, além de aumentar a qualidade das análises. Os Modelos Climáticos Globais (GCM's) utilizados foram CCSM4 (Sistema de Clima Comunitário) e MIROC-ESM (Modelo de Pesquisa Interdisciplinar sobre Clima) (Gent et al., 2011; Miranda et al., 2016). Os modelos climáticos globais associam diversos proxies, tais como alterações da concentração de CO₂ atmosférico, temperatura das superfícies terrestre e oceânica, ciclos hidrológicos, etc., para uma reconstrução climática (Flato et al., 2013; Eyring et al., 2016).

A distribuição de *Neoponera* spp. foi modelada usando 75% dos dados das espécies para treinamento e 25% para teste dos modelos. Uma combinação de características (por exemplo: quadrática + produto + limiar) foi usada para a construção dos modelos, com o multiplicador de regularização igual a 1 e um máximo de 500 iterações (Carvalho e Del Lama, 2015). O desempenho dos modelos foi avaliado usando um método limite-independente, a análise da área sob curva (AUC) – *Area Under the Receiver-Operator Curve* – característica operativa do receptor ROC – *Receiver-Operator Curve* (Fielding e Bell, 1997) e, um método limite-dependente, o True Skill Statistics (TSS) (Allouche, 2006), correspondente ao “Threshold Maximum training sensitivity plus specificity”, utilizando os *outputs* do Maxent.

A AUC indica a sensibilidade (medida de probabilidade do modelo prever corretamente a ocorrência da espécie) e a especificidade (medida de probabilidade do modelo prever a ausência da espécie em determinada área) (Liu et al., 2011). A avaliação de AUC fornece uma única medida de desempenho do modelo, independentemente de

qualquer escolha particular de limiar e é baseada no sucesso de previsão do modelo, avaliando erros de omissão e de sobreprevisão. Os valores de AUC variam de 0 a 1, onde valores menores e em torno de zero correspondem às distribuições aleatórias, enquanto valores próximos de 1 representam um excelente modelo (ver Phillips et al., 2006).

O TSS, por sua vez, é uma estatística limiar-dependente que varia de -1 a +1, onde valores negativos e em torno de zero correspondem às distribuições aleatórias, enquanto valores próximos de 1 representam perfeito ajuste entre a distribuição observada e a distribuição modelada. Seguindo esta estatística, modelos aceitáveis são aqueles que atingem pelo menos o valor de 0,5 e modelos excelentes têm o valor de TSS mínimo de 0,7 (Fielding e Bell, 1997). Além disso, foi utilizada a abordagem da taxa de omissão de treinamento de 10% (OR de 10%) (Pearson et al., 2007). Em suma, espera-se que o modelo de distribuição potencial mais confiável para a espécie apresente um alto valor de AUC e TSS (maior que 0,7) e o menor valor de OR 10%.

RESULTADOS

As estatísticas de avaliação (Tabela 3) sugerem boa performance de todos os modelos. As espécies com distribuição restrita, no geral, obtiveram melhor performance de acordo com as métricas quando comparadas com as espécies de distribuição disjunta. Os maiores valores de AUC foram para as espécies com distribuição restrita *N. schultzi* e *N. venusta*, 0,98 e 0,97, respectivamente. Para as espécies com distribuição disjunta, os maiores valores de AUC foram de *N. goeldii*, 0,94, e para *N. latinoda*, 0,96. As demais espécies apresentaram AUC entre 0,79 e 0,86. Assim, os valores de AUC se apresentam acima do recomendado (0,7) com altos valores de sensibilidade e especificidade, indicando alta eficiência dos modelos, sendo capaz de prever bem as áreas de adequabilidade climática para as espécies do gênero *Neoponera* no passado e no presente. O mesmo aconteceu com a estatística TSS (limiar-dependente), que apresentou valores acima de 0,5, modelos considerados aceitáveis e acima de 0,7, modelos considerados excelentes. Por sua vez, o modelo de *N. apicalis*, escolhido para representar as espécies com distribuição contínua, obteve o valor de AUC de 0,84.

Tabela 3: Estatísticas de avaliação dos modelos de distribuição das espécies de *Neoponera*: Área sob a curva (AUC), True Skill Statistics (TSS) com base no “Threshold

Maximum training sensitivity plus specificity” e taxa de omissão de treinamento de 10% (OR de 10%)

<i>ESPÉCIE</i>	<i>AUC</i>	<i>TSS</i>	<i>OR (10%)</i>
<i>N. carinulata</i>	0.83	0,74	0.09
<i>N. globularia</i>	0.84	0,75	0.09
<i>N. goeldii</i>	0.94	0,89	0.09
<i>N. latinoda</i>	0.96	0,88	0.08
<i>N. foetida</i>	0.85	0,83	0.1
<i>N. oberthueri</i>	0.79	0,65	0.08
<i>N. schultzi</i>	0.98	0,93	0.09
<i>N. venusta</i>	0.97	0,91	0.05
<i>N. apicalis</i>	0.84	0.77	0.09

Os valores de contribuição das variáveis bioclimáticas de cada espécie foram similares para todos os períodos (Tabela 4). Para as espécies com distribuição disjunta, as variáveis que mais contribuíram para os modelos foram: *N. carinulata* [Bio 7], *N. globularia* [Bio 14], *N. goeldii* [Bio 7], *N. latinoda* [Bio 6]. As variáveis que menos contribuíram foram: *N. carinulata* [Bio 5], *N. globularia* [Bio 5], *N. goeldii* [Bio 6], *N. latinoda*, [Bio 2] e [Bio 14]. Para as espécies com distribuição restrita, as variáveis que mais contribuíram para os modelos foram: *N. foetida* [Bio 13], *N. oberthueri* [Bio 13], *N. shultzi* [Bio 2], *N. venusta*, [Bio 3]. As variáveis que menos contribuíram foram: *N. foetida* [Bio 5], *N. oberthueri* [Bio 5], *N. shultzi* [Bio 5], *N. venusta*, [Bio 2] e [Bio 12] (ver Tabela 5). Para o modelo de *N. apicalis*, a variável de maior contribuição foi [Bio 14] e a de menor contribuição foi [Bio 5].

Tabela 4: Valores médios de contribuições das variáveis bioclimáticas por espécie do gênero *Neoponera*. "-" representa as variáveis que não foram inseridas nos modelos

ESPÉCIE		BIO2	BIO3	BIO5	BIO6	BIO7	BIO12	BIO13	BIO14
<i>N. carinulata</i>	Valor contribuição	-	-	185.477	-	657.296	213.672	-	-
	VIF	-	-	3.488	-	3.349	3.493	-	-
<i>N. globularia</i>	Valor contribuição	-	245.704	62.141	-	-	89.393	-	602.762
	VIF	-	1.490	1.736	-	-	1.701	-	1.656
<i>N. goeldii</i>	Valor contribuição	-	-	-	1.747	916.535	-	58.579	0.7417
	VIF	-	-	-	1.956	2.485	-	1.458	1.971
<i>N. latinoda</i>	Valor contribuição	17.326	-	265.242	386.282	-	-	18.654	156.562
	VIF	4.100	-	4.503	6.240	-	-	1.016	2.215
<i>N. foetida</i>	Valor contribuição	-	88.167	0	-	-	-	911.833	-
	VIF	-	1.446	1.390	-	-	-	1.226	-
<i>N. oberthueri</i>	Valor contribuição	-	-	0.2934	-	-	-	875.865	121.201
	VIF	-	-	2.261	-	-	-	1.742	1.482
<i>N. schultzi</i>	Valor contribuição	773.410	-	15.415	-	-	-	211.175	-
	VIF	1.051	-	1.041	-	-	-	1.038	-
<i>N. venusta</i>	Valor contribuição	114.121	-	771.324	-	-	114.555	-	-
	VIF	1.051	-	1.264	-	-	1.247	-	-
<i>N. apicalis</i>	Valor contribuição	-	-	128.782	19.276	-	-	118.175	560.283
	VIF	-	-	3.229	2.468	-	-	1.638	2.294

Dessa maneira, a variável de menor contribuição, no geral, foi a temperatura máxima do mês mais quente, a qual, em contrapartida, teve maior contribuição, no entanto, para o modelo de *N. venusta*. Por sua vez, as variáveis de maior contribuição, no geral, foram a precipitação do mês mais chuvoso e a precipitação do mês mais seco.

Tabela 5: Variáveis de maior e de menor contribuições por espécie

Espécie	Complexo	Variável > contribuição	Variável < contribuição
<i>N. carinulata</i>	Crenata	BIO7 Amplitude térmica anual	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. goeldii</i>	Crenata	BIO7 Amplitude térmica anual	BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio
<i>N. globularia</i>	Crenata	BIO14 Precipitação do mês mais seco	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. latinoda</i>	Crenata	BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio	BIO2 Variação diurna média da temperatura
<i>N. foetida</i>	Foetida	BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. oberthueri</i>	Crenata	BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. schultzi</i>	Emiliae	BIO2 Variação diurna média da temperatura	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. venusta</i>	Emiliae	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente	BIO12 Precipitação anual
<i>N. apicalis</i>	Apicalis	BIO14 Precipitação do mês mais seco	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente

Quanto à paleomodelagem, os modelos do período Quaternário evidenciaram um aumento gradativo da adequabilidade climática do período LGM em direção ao período Holoceno. Nos cenários atuais, foi observada uma redução de adequabilidade quando comparados aos períodos passados. Os modelos apresentaram adequabilidade ambiental concordante com o observado por meio dos pontos de ocorrência, uma vez os modelos preditivos (Figuras 1 a 9) apresentaram maior adequação na região onde estão localizados os dados de ocorrência das espécies incluídos no estudo.

Os dois modelos paleoclimáticos para as espécies disjuntas demonstraram para *N. carinulata* maior adequação, quando comparados com o modelo de distribuição atual, tanto para o LGM quanto para o Holoceno (Fig. 1), apontando que, nestes períodos, mais áreas de adequabilidade ambiental estavam disponíveis nas regiões Centro-Oeste e Sul do país. Em contrapartida, os modelos paleoclimáticos para *N. globularia*, demonstraram áreas de aptidão média, não indicando grandes áreas de adequabilidade para fora da

extensão das áreas previstas atualmente, as quais se intensificaram no bioma Amazônia, na região Norte do país (Fig. 2). Para *N. goeldii*, os modelos passados indicaram baixa adequabilidade ambiental na região da Mata Atlântica do sul da Bahia, na qual a espécie está presente atualmente, porém muito raramente observada. Na região Amazônica, a adequação também foi baixa, com exceção de pequenas áreas fragmentadas no LGM e Holoceno, em especial no cenário MIROC-ESM (Fig. 3). *N. latinoda* também demonstrou redução das áreas de aptidão nos cenários passados, comparados com o modelo de distribuição atual, com exceção do modelo Holoceno MIROC-ESM (Fig. 4), que demonstrou uma alta adequabilidade no bioma Pampa e média adequabilidade no bioma Amazônia.

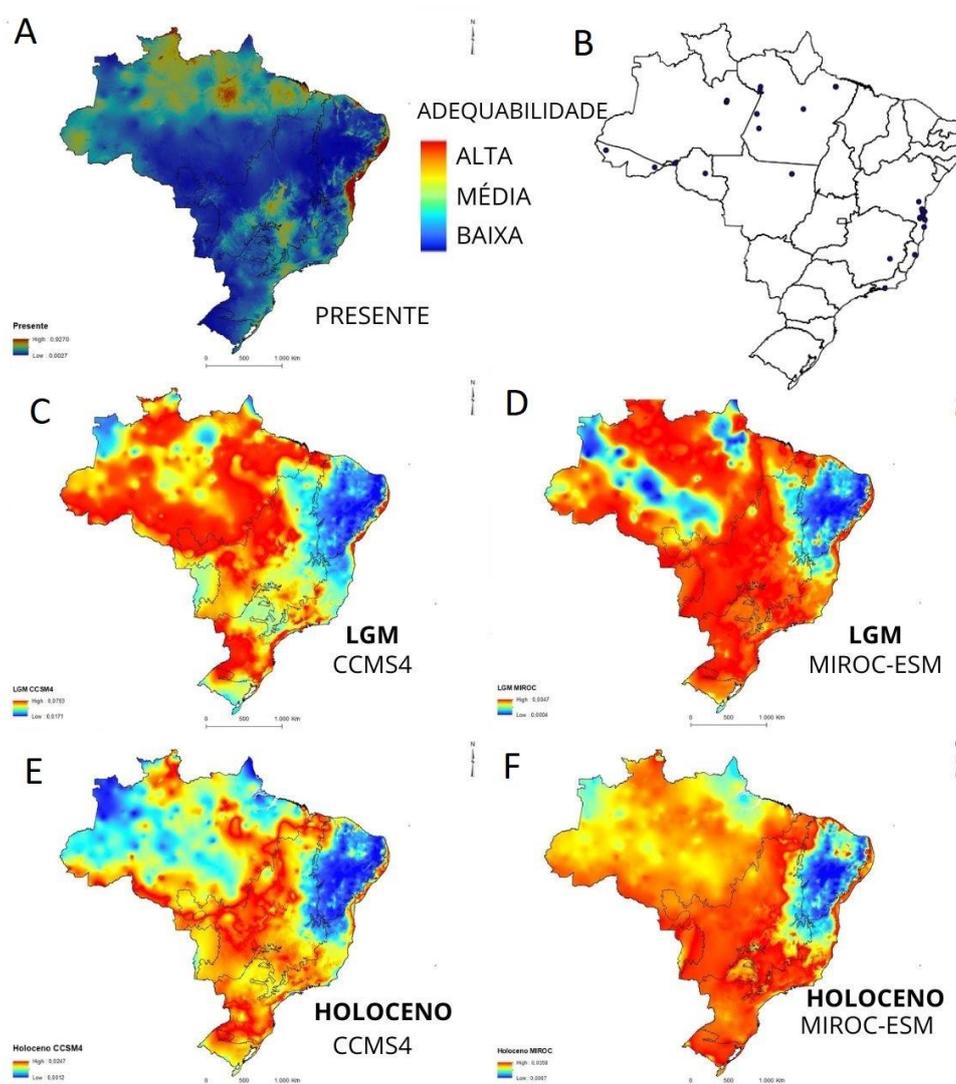


Figura 1. Paleomodagem de *Neoponera carinulata* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial

(LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

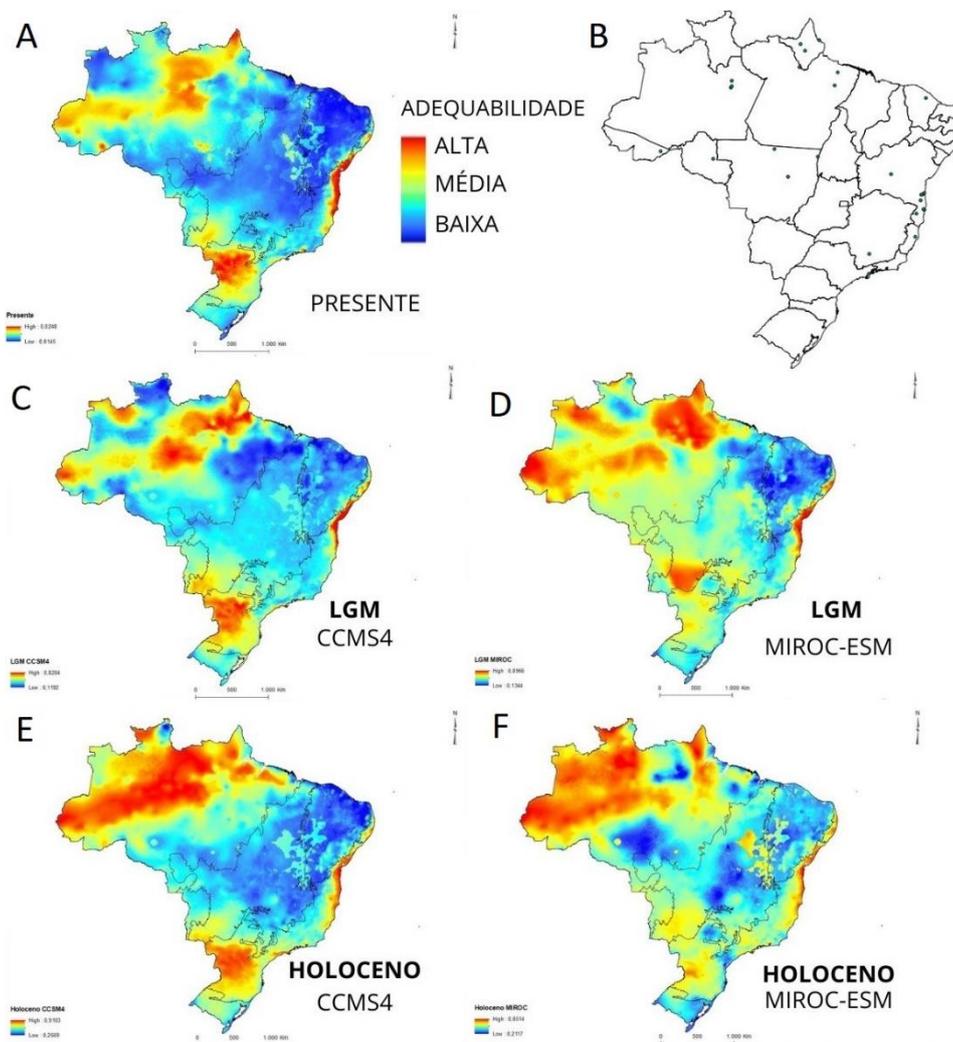


Figura 2: Paleomodelação de *Neoponera globularia* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

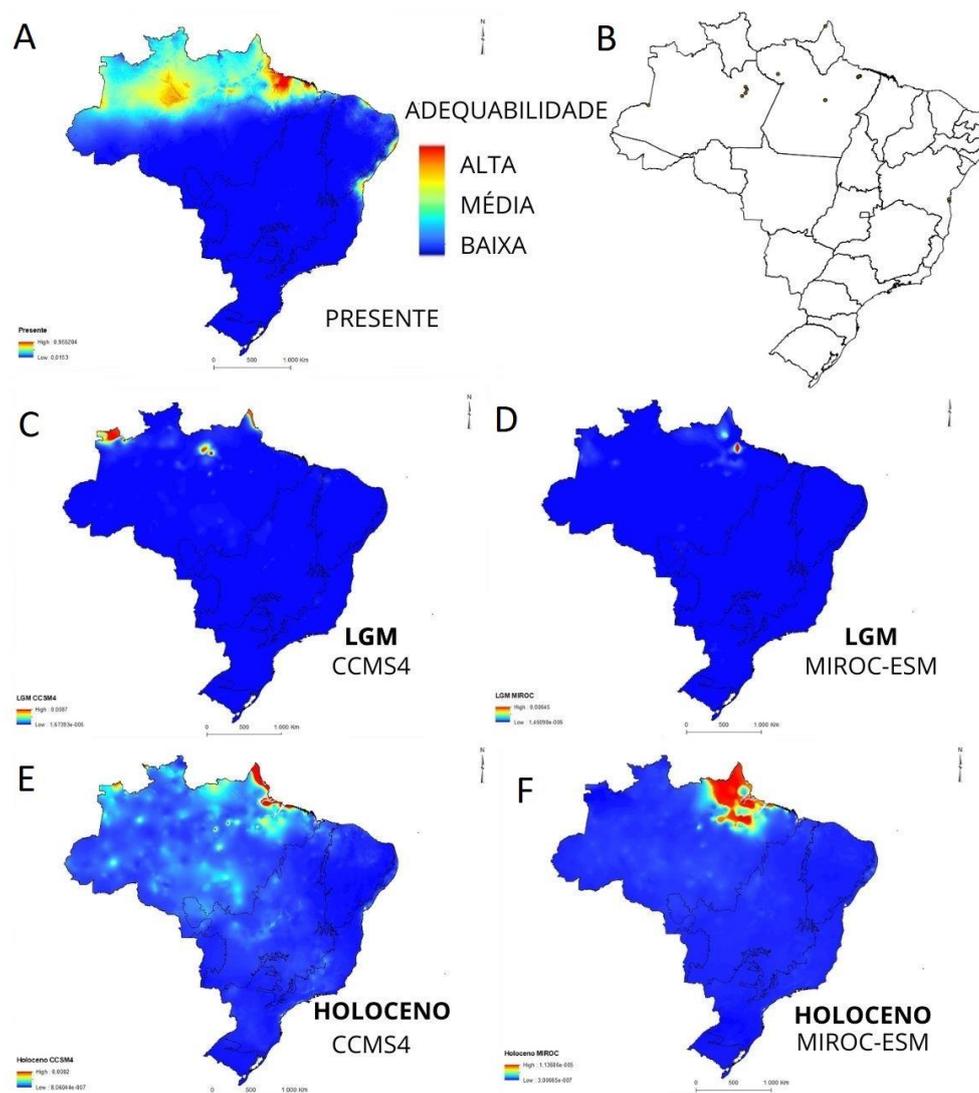


Figura 3: Paleomodelling de *Neoponer a goeldii* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B - registros de ocorrência; C - Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E - Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

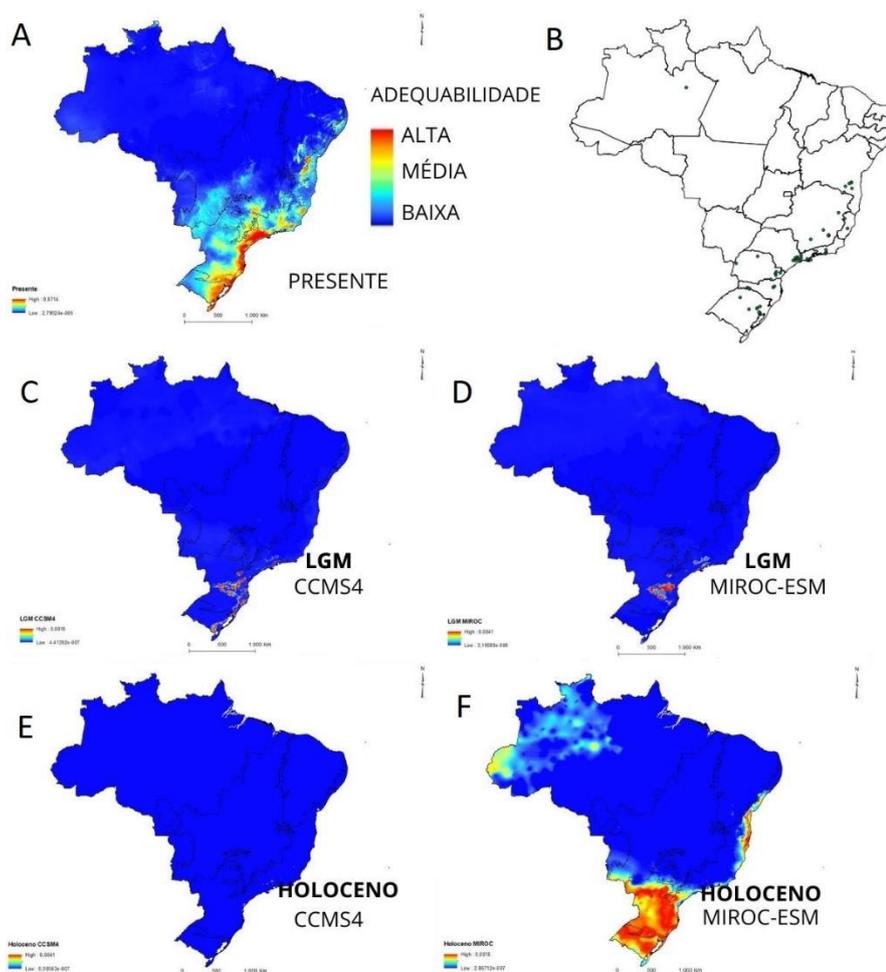


Figura 4: Paleomodelagem de *Neoponera latinoda* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

Quanto às espécies de distribuição restrita, *N. foetida* apresentou manutenção das áreas passadas na região do bioma Amazônia, quando comparadas com o modelo de distribuição atual, com exceção de uma discreta expansão no cenário MIROC-ESM, tanto no período LGM, quanto no período Holoceno (Fig. 5). Isso lembra o que está sendo observado com *N. oberthueri*, (Fig. 6) também restrita da região Amazônica, e sugere a manutenção das áreas de adequação climática durante os cenários e períodos passados, com exceção do período LGM, cenário MIROC-ESM. Este demonstrou áreas fragmentadas de média adequabilidade, em uma porção de Cerrado, no Centro-Oeste, no Pampas, no Sul do país e em áreas de restinga no norte da Mata Atlântica. Os modelos paleoclimáticos de *N. schultzi* (Fig 7) indicaram expansão de áreas de adequação climática, quando comparadas ao cenário atual. Todos os modelos para a referida espécie

demonstraram alta adequabilidade em áreas dos biomas Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado, na região Nordeste, e média a alta adequabilidade no Sul do país. Já *N. venusta*, restrita à Mata Atlântica do sul da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro, se expandiu para outras áreas de Mata Atlântica, São Paulo e Paraná, e no bioma Pantanal, no período LGM (ambos cenários) (Fig. 8). Além disso, para o período Holoceno, a espécie indicou áreas de alta adequação no Centro-Oeste do país, bioma Cerrado.

O modelo paleoclimático para *N. apicalis*, espécie escolhida para representar as demais espécies que possuem distribuição contínua pelo Brasil, manteve o padrão de distribuição das áreas de ocorrência real da espécie, no entanto, foram observadas áreas de alta adequação no cenário MIROC para os períodos LGM e Holoceno, comparados com a distribuição potencial da espécie (Fig. 9).

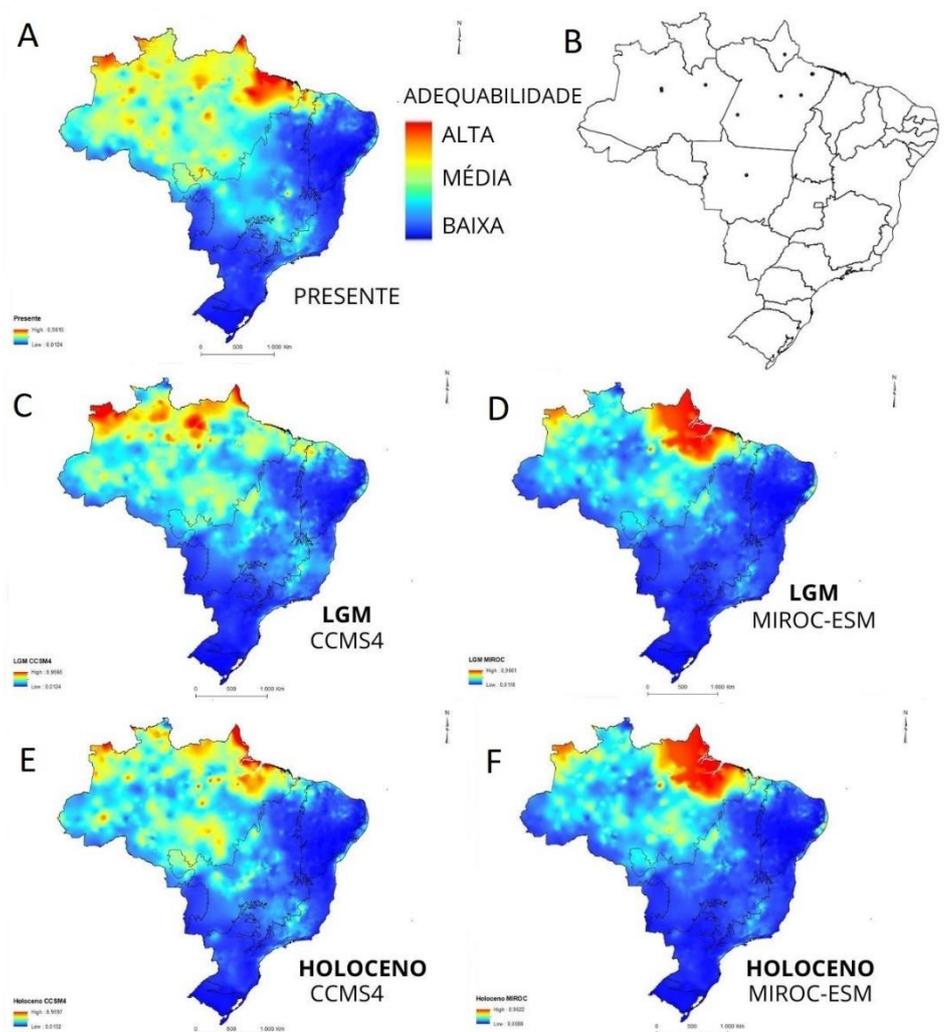


Figura 5: Paleomodelagem de *Neoponera foetida* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial

(LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

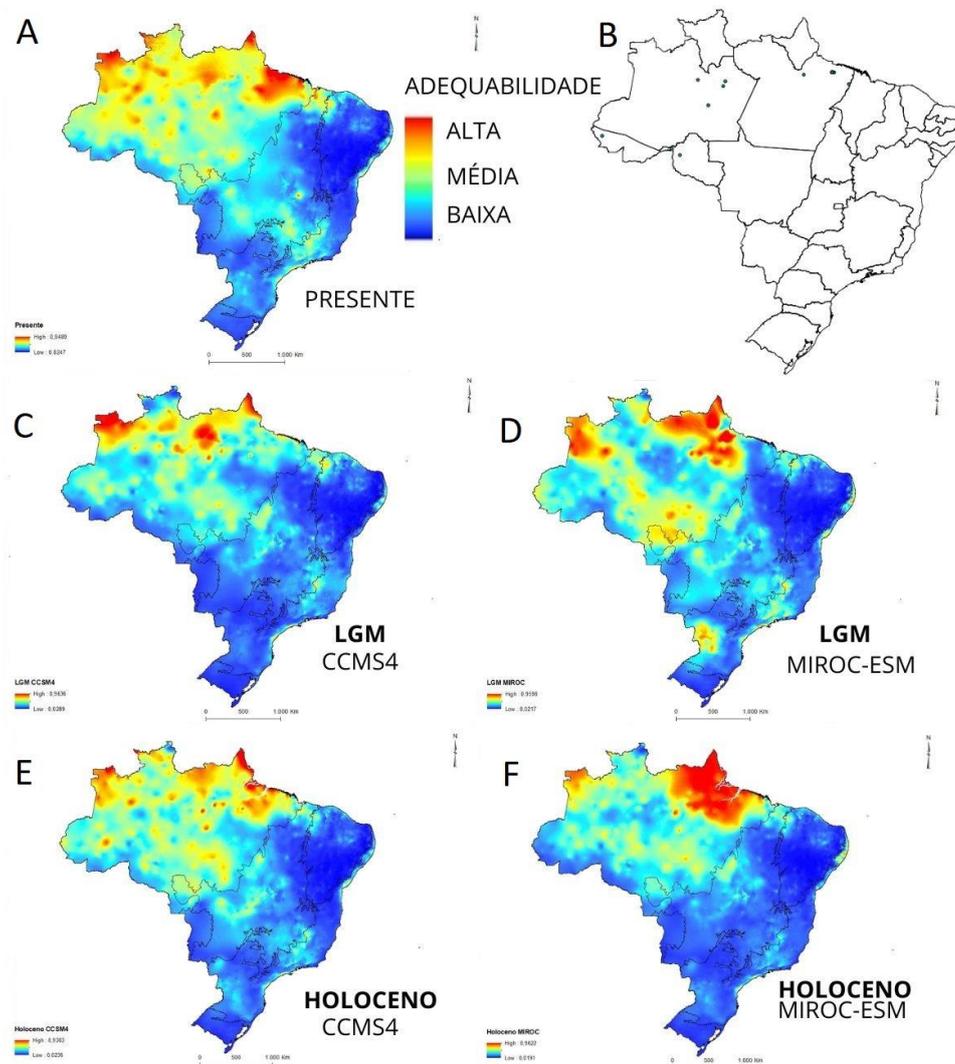


Figura 6: Paleomodelling de *Neoponera oberthueri* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

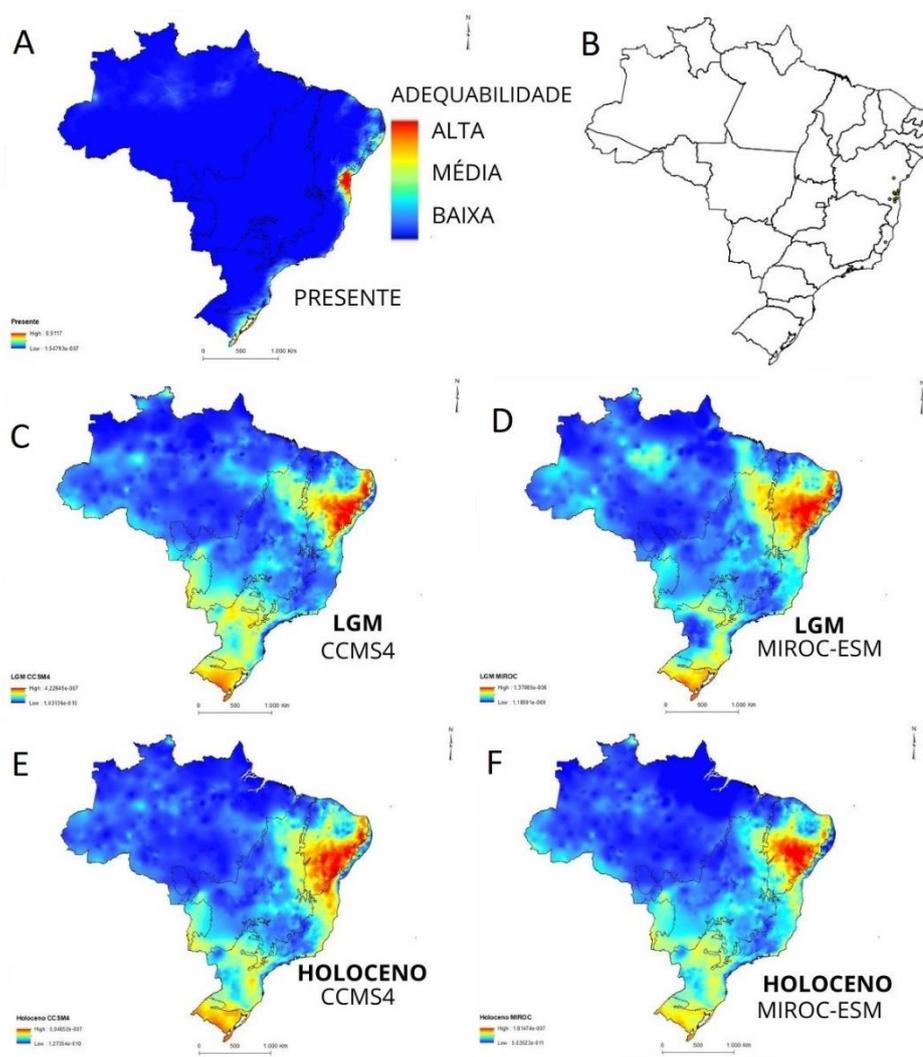


Figura 7: Paleomodelling de *Neoponera schultzi* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

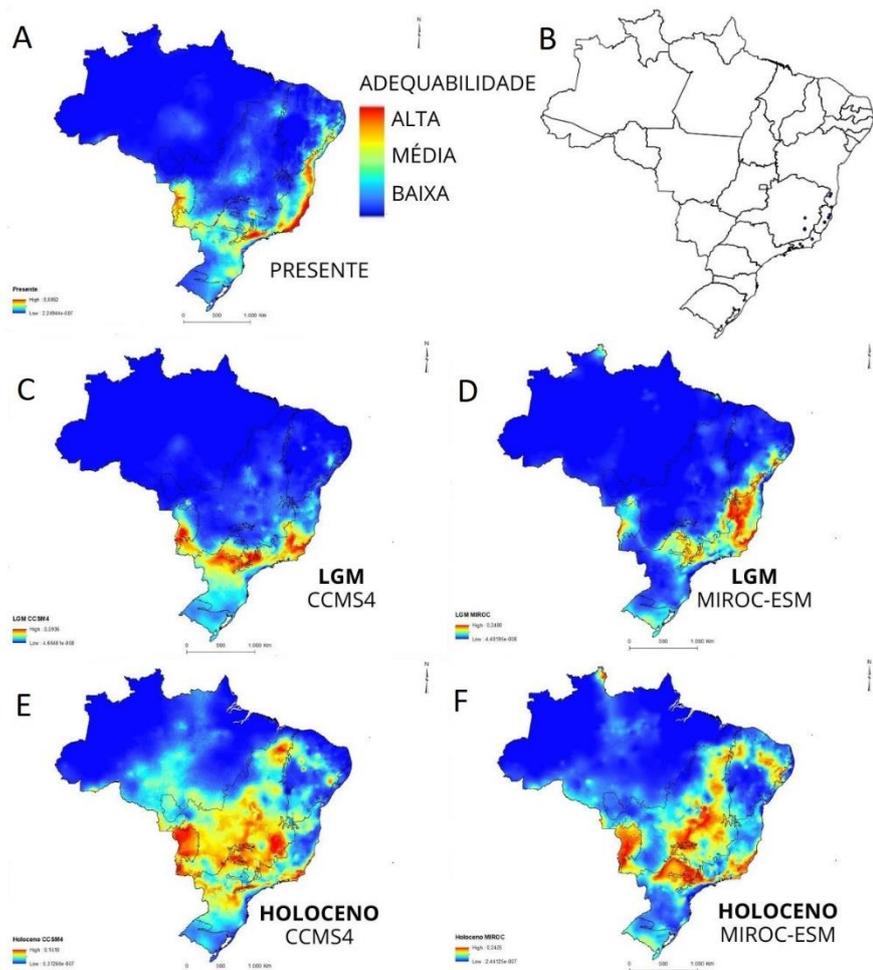


Figura 8: Paleomodelling de *Neoponera venusta* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCSM4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCSM4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

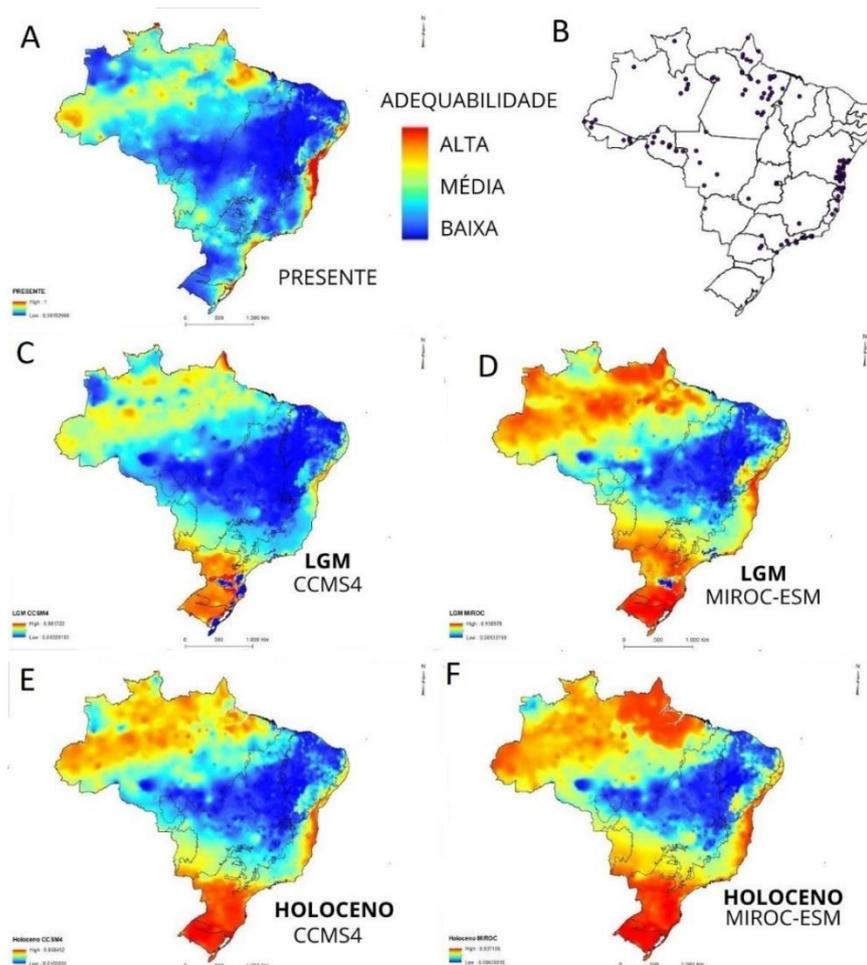


Figura 9: Paleomodelling de *Neoponera apicalis* em diferentes períodos e cenários: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – Último Máximo Glacial (LGM)/ CCMS4; D - Último Máximo Glacial (LGM)/ MIROC-ESM; E – Holoceno Médio/ CCMS4/ Holoceno Médio/ MIROC-ESM

DISCUSSÃO

Nesse estudo, foi possível analisar a Biogeografia Histórica de espécies do gênero *Neoponera* que ocorrem no Brasil, com distribuições disjunta e restrita, por meio da técnica de modelagem correlativa demonstrando bom desempenho, dado os valores de AUC obtidos.

No que diz respeito aos períodos do Último Máximo Glacial (LGM) e do Médio Holoceno, bem como os cenários modelados para cada um deles (CCMS4 e MIROC), todos os modelos de cada espécie modelada tenderam para um mesmo padrão de distribuição, seja para expansão, redução ou manutenção. Fenômenos climáticos de maior amplitude, tais como resfriamento ou aquecimento global, ocasionaram uma alternância

abrupta entre períodos quentes e frios do Quaternário (Ab'saber, 1977; Arakaki et al., 2011; Hughes et al., 2013). Tal alternância de climas úmidos e secos nas regiões tropicais provocaram a retração e expansão dos principais biomas brasileiros.

Os resultados demonstraram que a adequabilidade climática era reduzida para duas das espécies disjuntas, *N. goeldii* e *N. latinoda*, durante o Último Máximo Glacial (LGM), o que está de acordo com estudos que demonstraram que as florestas se contraíram e/ou se fracionaram neste período (Graham et al., 2006; Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009). Nos períodos mais frios e secos, há cerca de 22.000 anos, a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica ficaram restritas às áreas hoje conhecidas como Refúgios do Quaternário (Brown Jr e Ab'Saber, 1979; Conti e Furlan, 2003; Carnaval e Moritz, 2008).

No presente estudo, a amplitude térmica anual e a precipitação foram as variáveis que possivelmente exerceram maior influência sobre as áreas adequadas a essas espécies, causando expansão, retração ou manutenção das áreas de adequação e direcionando mudanças nas populações. Por outro lado, foi verificado que a temperatura máxima foi a variável que exerceu menor influência sobre a maioria dos modelos. Além disso, o cenário MIROC obteve mais áreas adequadas nos períodos LGM e Holoceno do que o cenário CCSM, possivelmente por este caracterizar-se por condições climáticas mais frias em comparação com o cenário MIROC-ESM (Menezes et al., 2017). Embora o LGM seja caracterizado por padrões climáticos mais frios e secos, não foi um período de aridez acentuada (Mosblech et al., 2012; Barbosa e Fernandes, 2016), o que explica a alta adequabilidade climática apresentada para o modelo *N. carinulata*. Nos modelos LGM, ainda, *N. latinoda*, por exemplo, não obteve áreas de grande adequabilidade ambiental, se comparado ao período Holoceno, um período quente e úmido, com a atmosfera constantemente aquecida (Masson-Delmotte et al., 2010). As mudanças climáticas observadas durante o Holoceno favoreciam o estabelecimento de vegetações mais abertas e adaptadas às condições de aridez, principalmente para regiões de semiárido (Moraes et al., 2020). O Médio-Holoceno, especificamente, foi tão quente quanto o Último Interglacial Máximo (LIG), variável que influenciou a expansão da vegetação do Cerrado e, conseqüentemente, a distribuição da fauna existente durante este período (Bueno et al., 2016). Dessa maneira, os modelos que apresentaram alta adequabilidade no Holoceno são decorrentes do padrão de clima mais quente e úmido no período (Barbosa e Fernandes, 2016).

Neoponera goeldii é um exemplo clássico de espécie com a distribuição atual

disjunta. Silva et al. (2020) encontraram registros de *N. goeldii* (distribuição passada conhecida apenas do bioma amazônico) no estado da Bahia pelo menos 1.500 km mais a leste do registro mais próximo. Alguns estudos, com a Hipótese do Arco Pleistocênico e com a Hipótese dos Refúgios Florestais, sugerem que as áreas nas quais ocorrem atualmente espécies com a distribuição disjunta, foram conectadas durante o Quaternário (Prado e Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000) e que houve um longo período sem conexões entre os biomas Amazônia e Mata Atlântica (Haffer, 1969; Vanzolini e Williams, 1981). Entre a Mata Atlântica, faixa que vai do sul da Bahia até o norte do estado do Espírito Santo (“Corredor Central do Mata Atlântica - CCMA”) e o bioma Amazônia existem aspectos fisiográficos, florísticos, faunísticos e climáticos semelhantes (Pereira, 2009). A ocorrência de espécies típicas da região amazônica na Mata Atlântica do sul da Bahia, como *N. goeldii*, atesta que esses biomas tem passado por processos de expansão e retração durante as flutuações climáticas do Pleistoceno (Joly et al., 1999). Assim, flutuações climáticas, que ocasionaram expansão e retração do bioma Cerrado, tem também possibilitado a conexão das populações de espécies de formigas entre os dois biomas. Ou seja, o Cerrado foi uma barreira biogeográfica para espécies de floresta úmida como *N. goeldii* quando se expandiu e, em um período mais quente e úmido, sua retração culminou na expansão das florestas úmidas (Mata Atlântica e Floresta Amazônica) que entraram em conexão, o que representa um fator importante para a compreensão dos padrões de distribuição das espécies disjuntas.

Dos modelos paleoclimáticos para as espécies com distribuição restrita, dois apresentaram manutenção das áreas de adequação (*N. foetida* e *N. oberthueri*) e dois demonstraram maior adequação climática nos períodos passados LGM e Holoceno, quando comparados aos modelos atuais (*N. schultzi* e *N. venusta*). Espécies com menores faixas de distribuição são mais vulneráveis as pressões climáticas e, além disso, têm maior risco de extinção devido à falta de estabilidade da sua adequação climática (Peterson et al., 2002; Medina et al., 2020). A área de ocorrência para *N. schultzi*, particularmente, está incluída em um refúgio florestal da Mata Atlântica no sul da Bahia (Carnaval e Moritz, 2008), o que pode ter favorecido a viabilidade das populações desta espécie durante o Último Máximo Glacial.

Nos dias atuais, a fragmentação florestal representa uma enorme mudança no contexto biogeográfico dos sistemas florestais aos quais as espécies vegetais e animais se adaptaram (Hewitt, 2010). O Corredor Central da Mata Atlântica (CCMA) é uma área geográfica definida pelo número de áreas protegidas, tipos de uso do solo, diversidade de

espécies, presença de espécies-chave representativas, espécies ameaçadas e endêmicas, entre outros critérios (Aguiar et al., 2005; Ayres et al., 2005). Sua finalidade é reduzir ou prevenir a fragmentação de florestas, manejando a conectividade da paisagem, facilitando o fluxo gênico entre populações (MMA, 2023). Na região entre os estados da Bahia e do Espírito Santo, o CCMA destaca-se pela presença de diversos táxons tipicamente amazônicos associados à costa atlântica (Aguiar et al., 2005), a exemplo das espécies aqui modeladas. No entanto, das espécies em estudo, apenas *N. shultzi* e *N. venusta* encontram-se endêmicas da Mata Atlântica, sendo a primeira endêmica restrita ao CCMA. Dessa maneira, ainda que tenha sofrido transformações naturais e antrópicas e esteja atualmente reduzida a 12,4% da floresta original (SOS Mata Atlântica/ INPE, 2018), a conservação da Mata Atlântica deve-se ser priorizada, não somente em função de seu alto grau de fragmentação, mas também da sua riqueza notável de espécies e elevado índice de endemismo (Cordeiro, 2003; Brasil, 2006; SOS Mata Atlântica/ INPE 2018).

Com os resultados paleoclimáticos obtidos, a partir da análise sobre as flutuações climáticas do Quaternário, podemos inferir que a maioria das espécies do gênero *Neoponera* tendeu a mudar sua faixa de distribuição atual, com diminuição na variedade de áreas adequadas locais e até com uma considerável diminuição da adequação climática. Tendo em vista que outros fatores podem limitar a ocupação dessas áreas de adequação, como dispersão ou ausência de algum recurso, considera-se que a existência de áreas adequadas não necessariamente indica ocupação efetiva pelas espécies modeladas. Porém, a indicação de adequabilidade pode auxiliar na escolha de áreas prioritárias para futuras investigações acerca da ocupação destas áreas pelas espécies focais, uma das aplicações da modelagem preditiva (Elith e Leathwick, 2009; Peterson e Soberón, 2012).

CONCLUSÃO

A compreensão da dinâmica climática do passado é necessária para o conhecimento dos atuais padrões de distribuição das espécies. Neste sentido, no presente estudo foi constatada uma redução de adequabilidade climática nos modelos de distribuição potencial atual em comparação com os modelos do Quaternário. Possivelmente, essa baixa adequabilidade, além de causas naturais paleoclimáticas, nas quais os períodos quentes e úmidos ocasionaram expansão das florestas, e nos períodos

mais frios e secos ocorreu retração das mesmas, pode ter causa nas grandes pressões antrópicas sobre os ecossistemas. Dessa maneira, acredita-se que a antropização dos biomas pode estar provocando e acentuando atualmente os mesmos fenômenos observados durante o Quaternário antigo. Todavia, desta vez, ao contrário do que ocorria, a fragmentação está relacionada ao aumento da temperatura.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos às seguintes instituições e agências de fomento: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela bolsa PSS concedida, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de pesquisa JHCD, e Coordenação De Aperfeiçoamento De Pessoal De Nível Superior (CAPES).

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. N. (1977). Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* (Instituto de Geografia – USP), (3): 1-19.
- Ab'Saber, A. N. (2003). *Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. São Paulo: Ateliê Editorial.
- Aguiar, A. P., Chiarello, A. G., Mendes, S. L., Matos, E. N. (2005). Os Corredores Central e da Serra do Mar na Mata Atlântica brasileira. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I. G. (Eds.). *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Belo Horizonte: Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional e Centro de Ciências Aplicadas à Biodiversidade. cap. 11, p. 119-132.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223-1232. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Arakaki, M., Christin, P. A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M., Spriggs, E., Moore, M. J., Edwards, E. J. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (20): 8379-8384. Doi:10.1073/pnas.1100628108
- Arnett, R., Samuelson, A. G., Nishida, G. M. (2019). *The Insect and Spider Collections of the World*. CRC Press, Boca Raton: 316 pp.
- Arruda, D. M., Schaefer, C. E. G. R. (2020). Dinâmica climática e biogeográfica do Brasil no Último Máximo Glacial: o estado da arte. *Estudos Avançados*, 34 (98), 187-198. Doi: 10.1590/s0103-4014.2020.3498.012
- Ayres, J. M., Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Queiroz, H. L., Pinto, L. P., Masterson, D., Cavalcanti, R. B. (2005). *Os corredores ecológicos das florestas tropicais do Brasil*. Belém: Sociedade Civil Maminaurá. 256p.

- Barbosa, N. P. U., Fernandes, G. W. (2016). Rupestrian grassland: past, present and future distribution. In: Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil. Fernandes, G. W. (Ed.). Doi: [10.1007/978-3-319-29808-5_22](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_22)
- Boria, R.A.; Olson, L.E.; Goodman, S. M.; Anderson, R.P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73-77. Doi: [10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012)
- Brasil. (2006). Ministério do Meio Ambiente. O corredor central da mata atlântica: uma nova escala de conservação da biodiversidade / Ministério do Meio Ambiente, Conservação Internacional e Fundação SOS Mata Atlântica. – Brasília: Ministério do Meio Ambiente; Conservação Internacional.
- Brown J, K. S. (1972). The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. III. Ecology and biology of *Heliconius nattercri*, a key primitive species near extinction and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eucides*. *Zoológica*. (57): 41-69.
- Brown Jr., K. S., Ab'Saber, A. N. (1979). Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas*, (5): 1-30.
- Bueno, M. L., Pennington, R. T., Dexter, K. G., Kamino, L. H. Y., Pontara, V., Neves, D. M., Oliveira-Filho, A. T. (2016). Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography*, (40): 403-414. Doi: [10.1111/ecog.01860](https://doi.org/10.1111/ecog.01860)
- Campiolo, S., Rosario, N. A., Strenzel, G. M. R., Feitosa, R. M., Delabie, J. H. C. (2015). Conservação de Poneromorfas no Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J. (2015). *As formigas poneromorfas do Brasil*. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp.
- Carnaval, A., Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 35: 1187-1201. Doi:[10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x)
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J.; Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, 323:785-789. Doi:[10.1126/science.1166955](https://doi.org/10.1126/science.1166955)
- Carvalho, A. F., Del Lama, M. A. (2015). Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. *Journal of insect conservation*, 19 (3): 581-587. Doi: [10.1007/s10841-015-9780-7](https://doi.org/10.1007/s10841-015-9780-7)
- Conti, J. B., Furlan, S. A. (2003). Geoeecologia: O Clima, os Solos e a Biota. In: ROSS, J. S. (Org.). *Geografia do Brasil*. 4. ed. 1 reimp. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.
- Cordeiro, P. H. C. (2003). Análise dos padrões de distribuição geográfica das aves endêmicas da Mata Atlântica e a importância do Corredor da Serra do Mar e do Corredor Central para conservação da biodiversidade brasileira. In: Prado P. I.; Landau E. C., Moura R. T., Pinto L. P. S., Fonseca G. A. B, Alger K. N. (Orgs.). *Corredor de biodiversidade da Mata Atlântica do sul da Bahia*. CD-ROM. Ilhéus: IESB/CI/CABS/UFGM/UNICAMP.

- Cristiano, M. P., Cardoso, D. C., Salomão, T. M. F., Heinze, J. (2016). Integrating paleodistribution models and phylogeography in the grass-cutting ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) in southern lowlands of South America. *Plos One*, 6: 1-16. Doi:10.1371/journal.pone.0146734
- Delabie, J. H. C., Nascimento, I. C., Fonseca, E. C., Sgrillo, R. B. Soares, P. A. O., Casimiro, A. B., Furst, M. (1997). Biogeografia das formigas cortadeiras (Hymenoptera; Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importância econômica no leste da Bahia e nas regiões periféricas dos Estados vizinhos. *Agrotropica*, 9 (2): 49-58.
- Delabie, J. H. C., Alves, H. S. R., França, V. C., Martins, P. T. A., Nascimento, I. C. (2007). Biogeografia das formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) no leste da Bahia e regiões vizinhas. *Agrotropica*, 19: 13-20.
- Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F., Mendes, L. F., Pompolo, S. G., Fresneau, D. (2008). Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na Região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: E.F. Vilela, I. A. Santos; J. H. Schoereder; J. E. Serrão; L. A. O. Campos, J. Lino Neto (Org.). *Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação*. Viçosa, Minas Gerais, Brasil: Editora da Universidade Federal de Viçosa, 196-222. ISBN 978-85-7269-322-6.
- Delabie, J. H. C., Alves, H. S. R., Reussstrenzel, G. M., Carmo, A. F. R. Nascimento, I. C. (2011). Distribuição das formigas cortadeiras dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* no Novo Mundo. In: Della Lucia, T. M. C. (Org.). *Formigas Cortadeiras: da Bioecologia ao Manejo*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, p. 80-101.
- Delabie, J. H. C., Santos, R. J., Carmo, A. F. R., Matos, I. S., Strenzel, G. M. R., Mariano, C. S. F. (2013). Regional diversity and resource use in the ant genus *Pachycondyla* in southeastern Bahia, Brazil (Hymenoptera; Formicidae: Ponerinae). In: 5th Central European Workshop of Myrmecology, Abstract. Áustria, 2013. p. 72
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudi K. M.; Ferrier, S.; Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A.; Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. C. C., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. Doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.
- Elith, J., Leathwick, J. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677-697. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Eyring, V., Bony, S., Meehl, G. A., Sênior, C. A., Stevens, B., Stouffer, R. J., Taylor, K. E. (2016). Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geoscientific Model Development*, 9: 1937-58. Doi: 10.5194/gmd-9-1937-2016, 2016
- Fernandes, I. O., Oliveira, M. L., Delabie, J. H. C. (2014). Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. *Myrmecological News*, (19): 133-163.
- Fielding, A. H., Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1): 38-49.

- Flato, G., J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S.C. Chou, W. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason, M. Rummukainen (2013). Evaluation of Climate Models. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Gent, P.R., Danabasoglu, G., Donner, L.J., Holland, M.M., Hunke, E.C., Jayne, S.R., Lawrence, D.M., Neale, R.B., Rasch, P.J., Vertenstein, M. Worley, P.H., Yang, Z., Zhang, M. (2011). The community climate system model version 4. *Journal of Climate*. 24: 4973-4991. Doi: 10.1175/2011JCLI4083.1
- Graham, C.H., Moritz, C., Williams, S. E. (2006). Habitat history improves prediction 1136 of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1137 USA, 103: 632–636.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science*. 165 (3889): 131–137.
- Haffer J. (2008). Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68: 917-947.
- Hewitt, N. (2010). Forest Fragmentation. *Encyclopedia of Geography*.
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Hughes C. E, Pennington R. T, Antonelli A. (2013). Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal Linnean Society* 171: 1-18. Doi: 10.1111/boj.12006
- Joly, C. A., Aidar, M. P. M., Klink, C. A., MCgrath, D. G., Moreira, A. G., Moutinho, P., Nepstad, D. C., Oliveira, A. A., Pott, A., Rodal, M. J. N., Sampaio, E.V. S. B. (1999). Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*, 51: 331-348
- Kearney, M., Phillips, B. L., Tracy, C. R., Christian, K. A., Betts, G., Porter, W.P. (2008). Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, 31: 423–434. Doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.05457.x
- Lapolla, J. S., Dlussky, G. M., Perrichot, V. (2013). Ants and the fossil record. *Annual Review of Entomology*, 58:609-630. Doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100600
- Lattke, J. E. (2003). Biogeografía de las hormigas neotropicales. In: Fernández, F. (Org.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recurso Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p 65-85.
- Lattke, J. E. (2007). Retos biogeográficos de las hormigas del trópico Americano. *Biológico*, v. 69, suplemento 2, p. 213-216.
- Lattke, J. E. (2015). Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J. (2015). *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 55-73.
- Leite, J.C. (2015). Do mistério das eras do gelo às mudanças climáticas abruptas. *Scientia*

Zudia, São Paulo, 13 (4): 811-839. Doi: 10.1590/S1678-31662015000400005

Liu, C., White, M., Newell, G. (2011). Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, 34(2): 232–243. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06354.x

Lucas, C., Fresneau, D., Kolmer, K., Heinze, J., Delabie, J.H.C., D. B. PHO. (2002). A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 249-259. Doi: 10.1046/j.1095-8312.2002.00017.x

Lucky, A., Trautwein, M. D., Guénard, B., Weiser, M. D., Dunn, R. R. (2013). Tracing the rise of the ants - out of the ground. *Plos One*, 8 (12): e84012. Doi: 10.1371/journal.pone.0084012

Mackay, W. P., Mackay, E. E. (2010). *The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellen Press, Lewiston.

Mariano, C. S. F., Pompolo, C. G., Barros, L. A. C., Mariano-Neto, E., Campiolo, S., Delabie, J. H. C. (2008). A biogeographical study of the threatened ant *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) using a cytogenetic approach. *Insect Conservation and Diversity*, 1: 161-168. Doi: 10.1111/j.1752-4598.2008.00022.x

Masson-Delmotte, V., Stenni, B. Pol, K., Braconnot, P., Cattani, O., Falourd, S., Kageyama, M., Jouzel, J., Landais, A., Minster, B., Barnola, J.M., Chappellaz, J., Krinner, G., Johnsen, S., Ro`thlisberger, R., Hansen, J., Mikolajewicz, U., Otto-Bliesner, B. (2010). Epica Dome C record of glacial and interglacial intensities. *Quaternary Science Reviews*, (29): 113-128. Doi: 10.1016/j.quascirev.2009.09.030

Medina, R. G., Lira-Noriega, A., Aráoz, E., Ponssa, M. L. (2020). Potential effects of climate change on a Neotropical frog genus: changes in the spatial diversity patterns of *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) and implications for their conservation. *Climatic Change*, 161 (4): 535-553. Doi:10.1007/s10584-020-02677-7

Menezes, R. S., Brady, S. G., Carvalho, A. F., Del Lama, M. A., Costa, M. A. (2017). The roles of barriers, refugia, and chromosomal clines underlying diversification in Atlantic Forest social wasps. *Scientific reports*, 7 (1): 76-89. Doi: 10.1038/s41598-017-07776-7

Miranda, E. A., Batalha-Filho, H., Congrains, C., Carvalho, A. F., Ferreira, K. M., Del Lama, M. A. (2016). Phylogeography of *Partamona rustica* (Hymenoptera, Apidae), an endemic stingless bee from the Neotropical dry forest diagonal. *Plos One*, 11 (10): 1-19. Doi: 10.1371/journal.pone.0164441

MMA (Ministério do Meio Ambiente) (2018). Mata Atlântica. Acessado em 02 de março de 2023. Disponível em: <https://antigo.mma.gov.br/areas-protegidas/instrumentos-de-gestao/corredoresecolgicos.html>

Moraes, C. A., Oliveira, M. A. T; Behling, H. (2020). Late Holocene climate dynamics and human impact inferred from vegetation and fire history of the Caatinga, in Northeast Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, (282): 104-299. Doi: 10.1016/j.revpalbo.2020.104299

Mosblech, N. A. S., Bush, M. B., Gosling, W. D., Hodell, D., Thomas, L., Calsteren, P., Correa-Metrio, A., Valencia, B. G., Curtis, J., Woesik, R. (2012). North Atlantic forcing

- of Amazonian precipitation during the last ice age. *Nature Geoscience*, (5): 817-820. Doi: 10.1038/ngeo1588
- Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37 (2): 191-203.
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 521–531. Doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117. Doi: 0.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Pennington, R. T., Prado, D. E., Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, (27): 261-73.
- Pereira, A.B. (2009). Mata Atlântica: Uma abordagem geográfica. *Nucleus*, 6: 27-52. Doi: 10.3738/1982.2278.152
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H., Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, (416): 626-629.
- Peterson, A. T., Soberón, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10(2): 102-107
- Peterson, A. T., Lieberman, B. S. (2012). Species' geographic distributions through time: playing catch-up with changing climates. *Evolution: Education and Outreach*, 5: 569–581. Doi:10.1007/s12052-012-0385-2
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S., Anderson, R., Dudík, M., Schapire, R., Blair, M. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40, 887-893. Doi:10.1111/ecog.03049
- Prado, D. E., Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-27.
- Prance, G. T. (1973). Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazônica*, 3: 5-28.
- Resende, H. C., Yotoko, K. S. C., Delabie, J. H. C., Costa, M. A., Campiolo, S., Tavares, M.G., Campos, L. A. O., Fernandes-Salomão T. M. (2010). Pliocene and Pleistocene events shaping the genetic diversity within the Central Corridor of Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(4): 949-960. Doi: 10.1111/j.1095-8312.2010.01534.x
- Rodder, D., Schmidlein, S., Veith, M., Lotters, S. (2009). Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: a matter of niche shift or of predictors studied? *PlosOne*, 4: e7843. Doi: 10.1371/journal.pone.0007843
- Schmidt, C. (2013). Molecular phylogenetics of Ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa*, 3647: 201-250. Doi: 10.11646/zootaxa.3647.2.1

- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Araujo, E. S., Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F. (2020). Diversity of the ant genus *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae) in the north of the Brazilian Atlantic Forest, with new records of occurrence. *Sociobiology* 67 (3): 343-357 doi: 10.13102/sociobiologyv67i3.5083
- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Delabie, J. H. C. (2022). A Review of Distribution Modeling in Ant (Hymenoptera: Formicidae) Biogeographic Studies. *Sociobiology* 69(4): e7775. Doi: 10.13102/sociobiology.v69i4.7775
- Solómon, S. E., Bacci, M. Jr., Martins, J. Jr., Vinha, G. G., Mueller, U. G. (2008). Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. *Plos One*, 3 (7): e2738. Doi:10.1371/journal.pone.0002738
- SOS Mata Atlântica-Fundação SOS Mata Atlântica; INPE-Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica– Período 2016-2017. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, 2018. Disponível em: <https://www.sosma.org.br/nossas-causas/mata-atlantica/>
- Ströher, P. R., Meyer, A. S. L., Zarza, E., Tsai, W. L. E., McCormack, J. E., Pie, M. R., (2019). Phylogeography of ants from the Brazilian Atlantic Forest. *Organisms Diversity and Evolution*, Doi: 10.1007/s13127-019-00409-z
- VanDerWal J, Shoo L. P, Whilliams S. E. (2009). New approaches to understanding late Quaternary climate fluctuations and refugial dynamics in Australian wet tropical rain forests. *Journal Biogeography* 36: 291-301. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01993.x
- Van Proosdij, A. S. J., Sosef, M. S. M., Wieringa, J. J., Raes, N. (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 39 (6), 542-552. Doi:10.1111/ecog.01509
- Vanzolini, P. E., Williams, E. E. (1981). The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 34 (23), 251 -255.
- Wild, A. L. (2005) Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 834: 1–25. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.834.1.1>
- Wilson, E. O, Hölldobler, B. (2005). The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (21): 7411-7414. doi:10.1073/pnas.0502264102

Capítulo 3

Capítulo 3

**MODELAGEM BIOCLIMÁTICA PARA PREDIÇÃO DE ÁREAS
PRIORITÁRIAS À CONSERVAÇÃO DAS FORMIGAS *NEOPONERA* SPP.
(FORMICIDAE: PONERINAE) NO BRASIL**

Priscila Santos Silva^{1,4}, Alexandre Arnhold^{2,4}, Jacques Hubert Charles Delabie^{3,4}.

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil;

² Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), CEPLAC, Ilhéus, Bahia, Brasil;

³ Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais (DCAA)/ Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil;

⁴Laboratório de Mirmecologia/ Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), CEPLAC, Itabuna, Bahia, Brasil.

*Correspondência: Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPLAC-CEPEC), 45600-970 Ilhéus, BA, Brasil. E-mail: priscilapitth@hotmail.com (P. Silva).

RESUMO

Analizamos variações na distribuição potencial atual e futura (2050) de espécies de *Neoponera* no Brasil. Nossa hipótese é que seria possível observar padrões de distribuição geograficamente distintos das espécies de *Neoponera* como resultado das mudanças climáticas em dois Modelos de Circulação Global (GCMs) (CCMS4 e MIROC) e com duas vias de concentração representativa, os RCPs 4.5 e 8.5. Usamos variáveis bioclimáticas para elaborar modelos preditivos com espécies de distribuição restrita e disjunta. Foram encontradas alterações não homogêneas nos padrões de distribuição, algumas espécies tendendo para se manter em áreas onde ocorrem atualmente e outras para aumento ou deslocamento da faixa de distribuição. Não foram encontradas diferenças em relação ao efeito negativo das mudanças climáticas sobre espécies disjuntas ou estritas, pelo contrário, a maior parte das espécies do gênero tende a responder positivamente a altas temperaturas. Por outro lado, a variável precipitação foi a mais importante (correlação positiva entre previsões de chuvas e expansão geográfica) para espécies associadas à floresta, em especial as espécies arborícolas.

Palavras-chave: Modelagem de distribuição; Distribuição potencial; Cenários futuros; RCPs; Modelos de Circulação Global (GCMs); MaxEnt

ABSTRACT

We analyzed variations in the current and future (2050) potential distribution of *Neoponera* species in Brazil. Our hypothesis is that it would be possible to observe geographically distinct distribution patterns of *Neoponera* species as a result of climate change in two Global Circulation Models (GCMs) (CCMS4 and MIROC-ESM) and with two representative concentration pathways, RCPs 4.5 and 8.5. We use bioclimatic variables to build predictive models with species of restricted and disjunct distribution. Non-homogeneous changes in distribution patterns were found, with some species tending to remain in areas where they currently occur and others tending to increase or shift their distribution range. No differences were found regarding the negative effect of climate change on disjunct or strict species, on the contrary, most species of the genus tend to respond positively to high temperatures. On the other hand, the precipitation variable was the most important (positive correlation between rainfall forecasts and geographic expansion) for forest-associated species, especially arboreal species.

Keywords: Distribution modeling; Potential distribution; Future scenarios; RCPs; Global Circulation Models (GCMs); MaxEnt

INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas têm sido uma questão preocupante em nível mundial. Atualmente a manutenção da biodiversidade e da segurança humana está ganhando importância à medida que as populações são afetadas pelos produtos do aquecimento global e suas perspectivas (Gleick, 2010). A mudança climática pode se referir a uma mudança nas condições climáticas médias ou na variação temporal do clima em torno das condições médias de longo prazo (ou seja, mais ou menos eventos climáticos extremos) (Nehra, 2016). Mudanças na temperatura e precipitação alteram a distribuição espacial de climas adequados para organismos e seus habitats e podem resultar em transições locais na escala de paisagem de um bioma para outro (Donoghue e Edwards, 2014). As mudanças climáticas são causadas por uma variedade de fatores, incluindo mudanças naturais do clima, em consequência da atividade solar, vulcanismo e movimentos tectônicos, bem como mudanças de origem antrópica, como a queima de combustíveis fósseis como petróleo e carvão, que emitem gases de efeito estufa na atmosfera – principalmente dióxido de carbono –, além do desmatamento e da agricultura intensiva (Nehra, 2016).

O Painel Internacional para Mudanças Climáticas, ou *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC) é considerado a maior autoridade mundial sobre o aquecimento global. O IPCC, responsável, entre outras determinações, pela criação de Modelos de Circulação Geral ou *General Circulation Models* (GCMs) – que representam os processos físicos da atmosfera, criosfera, oceano e superfície terrestre e simulam o sistema climático global em resposta às emissões de gases de efeito estufa –, realiza previsões da temperatura média da Terra para um aumento de 1,5 °C para o século XXI (IPCC, 2018).

O número de estudos sobre mudanças climáticas tem crescido acentuadamente nos últimos anos, em especial, os que se baseiam em modelos atuais de distribuição de espécies e fazem projeções futuras a partir de suas características ecológicas (Hijmans e Graham, 2006; Santana et al., 2008). Os modelos de distribuição de espécies (*Species Distribution Modeling* – SDM) estimam a relação entre os registros de espécies em determinados locais com as características ambientais e/ou espaciais desses locais, apontando áreas climaticamente adequadas segundo vários cenários climáticos (Franklin, 2009; Taylor et al., 2020). Esses são amplamente utilizados para muitos propósitos em biogeografia, biologia da conservação e ecologia (Elith e Leathwick, 2009; Sillero et al.,

2021). Previsões de distribuição de espécies baseadas em modelos correlativos podem ajudar a compreender os padrões espaciais da diversidade biológica (Jiménez-Valverde et al., 2008). Nos últimos anos, se desenvolveram estudos em modelagem correlativa, com a produção de uma grande quantidade de dados de ocorrência e novos métodos com os algoritmos disponíveis (Silva et al., 2022). Embora haja particularidades quanto aos tipos de modelos e variáveis utilizadas, as técnicas atuais de modelagem de distribuição de espécies são mais confiáveis para avaliar, em ampla escala geográfica, a distribuição geográfica das espécies em cenários de mudanças climáticas futuros (Peterson et al., 2011; Hof et al., 2012).

A região neotropical contém a maior diversidade e a mais alta taxa de endemismo entre todas as regiões biogeográficas (Fisher, 2010). As formigas tropicais, particularmente, são previsivelmente sensíveis à mudança climática global em curso, que pode estar relacionada às alterações nos habitats da floresta primitiva após a fragmentação (Diamond et al., 2012; Bieber et al., 2014).

Atualmente, treze espécies de formigas constam na Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, entre elas duas da subfamília Ponerinae (ICMBio, 2022). No entanto, estes dados certamente subestimam a real situação, uma vez que o conhecimento da distribuição atual das formigas ainda está incipiente. *Neoponera*, um gênero estritamente neotropical, faz parte da subfamília Ponerinae, um dos grupos globalmente mais ameaçados pela fragmentação florestal e pelas mudanças climáticas (Capiolo et al., 2015). Das 57 espécies que compõem o gênero (Schmidt e Shattuck, 2014), até o momento são conhecidas 36 espécies no Brasil (Silva et al., 2020). São formigas predadoras que podem ser encontradas em todo o país, preferencialmente em florestas úmidas, que se distribuem desde o solo (serrapilheira), como as espécies do complexo Apicalis, até as árvores, como as espécies dos complexos Crenata, Foetida e Emiliae (Delabie et al., 2008; Mackay e Mackay, 2010; Lattke, 2015). As formigas são organismos fiéis para determinado tipo de habitat, permitindo a realização de inferências sobre o processo de degradação ou recuperação de determinada área (Schmidt et al., 2013). Dessa maneira, o desenvolvimento de modelos de distribuição pode ser uma ferramenta importante para estudos que visam investigar padrões e processos biogeográficos em áreas com crescente desmatamento tais como o bioma Mata Atlântica. Tais modelos podem permitir antecipar áreas onde a distribuição geográfica das espécies seja mais provável, relacionando os registros de ocorrência conhecidos aos efeitos de variáveis ambientais, além de direcionar levantamentos futuros (Guisan e Thuiller, 2005;

Pearson et al., 2007; Araújo et al., 2013).

Alguns estudos com formigas utilizaram a modelagem de distribuição como ferramenta: distribuição potencial da formiga argentina invasora *Linepithema humile* (Roura-Pascual et al., 2006), de *Solenopsis* spp, (Peterson e Nakazawa, 2007) e de *Gracilidris pombero* (Koch et al., 2018). Essa mesma modelagem ainda permitiu trabalhos sobre paleodistribuição de *Acromyrmex striatus* (Cristiano et al., 2016) e *Atta* spp. (Solómon et al., 2008) e com predições para formigas da América do Norte (Fitzpatrick et al., 2011). No entanto, estudos com a finalidade de prever áreas prioritárias à conservação dessas espécies ainda são incipientes (Silva, et al., 2022).

Em resposta às flutuações climáticas, as distribuições de algumas espécies podem sofrer contrações, expansões ou as espécies podem se deslocar para habitats climaticamente mais favoráveis (Ab'Saber, 2003; Parmesan e Yohe, 2003). Nossa premissa é que as formigas, organismos ectotérmicos, de alto valor ecológico e econômico, respondem a uma série de perturbações ambientais, influenciando o ambiente em que se encontram (regulação das populações de outros organismos, ventilação do solo, etc.) (Ribas et al., 2012; Nakano et al., 2013). Diante disso, questiona-se se a distribuição das espécies do gênero *Neoponera* poderá ser afetada pelas mudanças climáticas futuras e se haverá redução, aumento ou manutenção das áreas de adequabilidade ambiental ao longo do tempo. Uma vez que essas formigas ocorrem preferencialmente em florestas úmidas, com o aumento da temperatura e redução das precipitações, espera-se que os modelos mostrem redução das áreas de adequabilidade e que ocorram mudanças em sua área original de distribuição. Além disso, espera-se que a capacidade de dispersão de espécies arborícolas seja maior do que a capacidade de dispersão de espécies do solo. Dessa maneira, espécies do solo devem ser mais afetadas negativamente pelas mudanças climáticas do que as espécies arborícolas.

Para responder a essas indagações, o presente estudo utilizou a abordagem de modelagem correlativa onde as condições ambientais das espécies são estimadas pela intersecção espacial entre pontos de ocorrência e variáveis ambientais (Elith e Leathwick 2009). Neste estudo, a Modelagem de Distribuição de Espécies (SDM) foi utilizada para estimar a área de distribuição potencial para as espécies do gênero *Neoponera* e projetar como alterações climáticas futuras podem impactar na distribuição das espécies. Assim, o presente estudo teve os seguintes objetivos: (i) Avaliar os cenários presente e futuros para as espécies de *Neoponera* no Brasil com base em diferentes projeções das mudanças climáticas previstas, segundo o quinto relatório do IPCC; (ii) comparar o efeito das

mudanças climáticas sobre espécies arborícolas e espécies do solo; (iii) inferir possíveis locais de extinção de *Neoponera* e apontar áreas prioritárias à conservação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Registros de ocorrência

Dados de ocorrência de *Neoponera* spp. foram obtidos a partir do material de coleções entomológicas (Tabela 1), literatura e a partir das redes ANTWEB (www.antweb.org) e Global Biodiversity Information Facility (GBIF - <http://www.gbif.org>).

Tabela 1: Coleções entomológicas onde é conservado o material biológico considerado no presente estudo.

<i>Sigla</i>	<i>Museu/coleção</i>
<i>BMNH</i>	The British Museum of Natural History, London, UK
<i>CPDC</i>	Coleção do Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, Brasil
<i>DZUP</i>	Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil
<i>INPA</i>	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil
<i>JTLC</i>	John T. Longino Collection, University of Utah, Salt Lake City, UT, USA
<i>MEPN</i>	Museo de Historia Natural “Gustavo Orcés V.”, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador
<i>MPEG</i>	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil
<i>MZSP</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
<i>UFVLAB</i> <i>ECOL</i>	Laboratório de Ecologia de Comunidades, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

As abreviaturas dos nomes de museus são baseadas em Arnett et al. (2019).

As espécies foram selecionadas com base em dois tipos de distribuição: restrita e disjunta. Espécies com um número insuficiente de registros (<6) não foram incluídas na análise, pois as previsões de mudanças de distribuição permanecem imprecisas (Van Proosdij et al., 2016). Estes pontos foram checados e validados, havendo remoção de duplicatas e correção de dados errados ou incompletos. Foi realizada a remoção de dados

imprecisos ou redundantes (ou seja, que estão na mesma localidade ou próximo e que caem dentro do mesmo pixel de dados ambientais). A filtragem de dados das ocorrências disponíveis foi necessária para evitar estimativas de probabilidade enviesada (Kramer-Schadt et al., 2013; Boria et al., 2014), uma vez que foi observado um padrão de agregação espacial na região sul da Bahia, restando, assim, ocorrências únicas georreferenciadas listadas na Tabela 2. Esse viés, conhecido como Viés de Seleção da Amostra, Viés de Levantamento ou Efeito Museu, pode afetar a qualidade do modelo (Phillips et al., 2009), uma vez que a modelagem com aglomerados de pontos (Clusters) em áreas superamostradas produz valores mais altos de AUC (estatística de avaliação do modelo - Área sob a curva). Em seguida, usamos os registros de ocorrência para selecionar a extensão da região de estudo usada para a modelagem.

Tabela 2: Quantidade de pontos de ocorrência das espécies selecionadas para a modelagem de distribuição

<i>Distribuição</i>	<i>Espécie / N° de pontos</i>	<i>Complexo de espécies (Mackay e Mackay, 2010)</i>
<i>Disjunta</i>	<i>Neoponera carinulata</i> (30 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera goeldii</i> (15 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera globularia</i> (28 pontos)	Crenata
	<i>Neoponera latinoda</i> (53 pontos)	Crenata
<i>Restrita</i>	<i>Neoponera foetida</i> (11 pontos)	Foetida
	<i>Neoponera schultzi</i> (13 pontos)	Emiliae
	<i>Neoponera venusta</i> (19 pontos)	Emiliae
	<i>Neoponera oberthueri</i> (14 pontos)	Crenata
<i>Ampla</i>	<i>Neoponera apicalis</i> (137 pontos)	Apicalis

Variáveis bioclimáticas

Os dados ambientais foram obtidos através da base de dados do WorldClim 1.4 (<http://www.worldclim.org/>; Hijmans et al., 2005), a qual dispõe de 19 variáveis bioclimáticas derivadas da interpolação das médias mensais dos dados de precipitação e temperaturas coletados por estações meteorológicas. Das 19 variáveis bioclimáticas disponíveis, oito foram inicialmente selecionadas baseadas por sua relevância biológica

Kearney et al., 2008; Rodder et al., 2009): “BIO2 Variação diurna média da temperatura”, “BIO 3 Isotermalidade”, “BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente”, “BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio”, “BIO7 Amplitude térmica anual”, “BIO12 Precipitação anual”, “BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso” e “BIO14 Precipitação do mês mais seco”. Posteriormente, as variáveis foram submetidas a uma análise de fator de inflação de variação (VIF), para eliminar variáveis mais correlacionadas (Naimi, et al., 2014). Neste ponto, foram consideradas as variáveis com correlação menor que 0,6 e VIF menor que 4 (ver em Resultados Tabela 3). Os arquivos “rasters” tinham resolução espacial de 30 arc-sec equivalente a 1 km².

Modelagem bioclimática

A modelagem bioclimática foi realizada utilizando o algoritmo de *Maximum Entropy* (MaxEnt - Phillips et al., 2006; 2017) versão 3.4.1. Os modelos foram calibrados de acordo com o cenário climáticos para o presente (1970-2000) e projetados para cenários climáticos futuros, para os anos de 2050 (média de 2041-2060). Foi utilizado um conjunto de dados descritos no 5º relatório do Painel Intergovernamental para mudanças no Clima (Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC, 2014), os Representative Concentration Pathways (RCPs), que representam diferentes vias de concentração dos gases de efeito estufa no clima futuro (Van Vuuren et al., 2011; Taylor et al., 2012, Aguilar et al., 2015). Assim, os dados climáticos futuros consistiram de extrapolações derivadas dos dois Modelos de Circulação Global, CCSM4 (Sistema de Clima Comunitário) e MIROC-ESM (Modelo de Pesquisa Interdisciplinar sobre Clima) (Gent et al., 2011; Miranda et al., 2016), em duas vias de concentração representativas (RCPs), 4.5 e 8.5 (Meinshausen et al., 2011). O cenário RCP 8.5 corresponde a altos valores de emissões, seria um cenário pessimista com elevação da temperatura global em até 3°C; e o cenário RCP 4.5 corresponde a emissões média-baixas, um cenário intermediário, porém é mais otimista, com elevação da temperatura global em até 1,5°C.

A modelagem foi realizada usando 75% dos dados das espécies para treinamento e 25% para teste dos modelos. Foram utilizados dois parâmetros do MaxEnt, o multiplicador de regularização (RM) e de classes de recursos (CR), a fim de selecionar o modelo que melhor estima a adequabilidade ambiental para cada espécie, melhorando a transferabilidade espacial e temporal dos modelos. Foi utilizada uma combinação de caracteres: linear (L), quadratic (Q), product (P), hinge (H) e threshold (T), para

construção dos modelos, com o multiplicador de regularização igual a 1 e no máximo 500 iterações (Carvalho e Del Lama, 2015).

O desempenho dos modelos foi avaliado analisando-se a área sob a curva (AUC) – *Area Under the Receiver-Operator Curve* – característica operativa do receptor ROC – *Receiver-Operator Curve* (Fielding e Bell, 1997) e o True Skill Statistics (TSS) (ver Allouche, 2006), correspondente ao “Threshold Maximum training sensitivity plus specificity”, utilizando os *outputs* do Maxent. A avaliação de AUC fornece uma única medida de desempenho do modelo, independentemente de qualquer escolha particular de limiar (método limite-independente) e é baseada no sucesso de previsão do modelo, avaliando erros de omissão e de sobreprevisão (Peterson et al., 2008). Os valores de AUC variam de 0 a 1, onde valores menores e em torno de zero correspondem às distribuições aleatórias, enquanto valores próximos de 1 representam um excelente modelo (ver Phillips et al., 2006). Os valores de TSS (método limite-dependente) variam de -1 a +1, e sua interpretação assemelha-se à do AUC, uma vez que, modelos que atingem TSS de pelo menos 0,5 são considerados aceitáveis enquanto modelos com o valor de TSS mínimo de 0,7 são considerados excelentes (Fielding e Bell, 1997). Outra abordagem utilizada foi uma taxa de omissão de treinamento de 10% (OR de 10%) (Pearson et al., 2007). Dessa maneira, o modelo de distribuição potencial mais confiável para a espécie deverá apresentar um alto valor de AUC e TSS (maior que 0,7) e o menor valor de OR 10%.

RESULTADOS

As estatísticas de avaliação mostraram um bom desempenho para os modelos (Tabela 3). Comparando as métricas das espécies restritas e disjuntas, pode-se dizer que foram equilibradas. Os maiores valores de AUC foram para as espécies *N. schultzi* (restrita) e *N. latinoda* (disjunta), 0,98 e 0,96, respectivamente. As demais espécies apresentaram AUC entre 0,79 e 0,94. Assim, os valores de AUC se apresentam acima do recomendado (0,7) com altos valores de sensibilidade e especificidade, indicando alta eficiência dos modelos, sendo capaz de prever bem as áreas de adequabilidade climática para as espécies do gênero *Neoponera* no futuro e no presente. O mesmo aconteceu com a estatística TSS (limiar-dependente), que apresentou valores acima de 0,5, modelos considerados aceitáveis e acima de 0,7, nesse caso, considerados excelentes. Assim, os

melhores modelos foram selecionados pelas estatísticas supracitadas e pelos menores valores das taxas de omissão (OR10%).

Tabela 3: Estatísticas de avaliação dos modelos de distribuição das espécies de *Neoponera*: Área sob a curva (AUC), True Skill Statistics (TSS) com base no “Threshold Maximum training sensitivity plus specificity” e taxa de omissão de treinamento de 10% (OR de 10%)

<i>ESPÉCIE</i>	<i>AUC</i>	<i>TSS</i>	<i>OR (10%)</i>
<i>N. carinulata</i>	0.83	0,74	0.09
<i>N. globularia</i>	0.84	0,75	0.09
<i>N. goeldii</i>	0.94	0,89	0.09
<i>N. latinoda</i>	0.96	0,88	0.08
<i>N. foetida</i>	0.85	0,83	0.1
<i>N. oberthueri</i>	0.79	0,65	0.08
<i>N. schultzi</i>	0.98	0,93	0.09
<i>N. venusta</i>	0.97	0,91	0.05
<i>N. apicalis</i>	0.84	0.77	0.09

Os valores de contribuição das variáveis bioclimáticas de cada espécie foram similares para todos os períodos (Tabela 4). Para as espécies com distribuição disjunta, as variáveis que mais contribuíram para os modelos foram: *N. carinulata* [Bio 7], *N. globularia* [Bio 14], *N. goeldii* [Bio 7], *N. latinoda* [Bio 6]. As variáveis que menos contribuíram foram: *N. carinulata* [Bio 5], *N. globularia* [Bio 5], *N. goeldii* [Bio 6], *N. latinoda*, [Bio 13]. Para as espécies com distribuição restrita, as variáveis que mais contribuíram para os modelos foram: *N. foetida* [Bio 13], *N. oberthueri* [Bio 13], *N. shultzi* [Bio 2], *N. venusta*, [Bio 3]. As variáveis que menos contribuíram foram: *N. foetida* [Bio 5], *N. oberthueri* [Bio 5], *N. shultzi* [Bio 5], *N. venusta*, [Bio 2] (ver Tabela 5). Para o modelo de *N. apicalis*, a variável de maior contribuição foi [Bio 14] e a de menor contribuição foi [Bio 5].

Tabela 4: Valores médios de contribuições das variáveis bioclimáticas por espécie do gênero *Neoponera*. "----" representa as variáveis não inseridas nos modelos

ESPÉCIE		BIO2	BIO3	BIO5	BIO6	BIO7	BIO12	BIO13	BIO14
<i>N. carinulata</i>	Valor contribuição	-	-	185.477	-	657.296	213.672	-	-
	VIF	-	-	3.488	-	3.349	3.493	-	-
<i>N. globularia</i>	Valor contribuição	-	245.704	62.141	-	-	89.393	-	602.762
	VIF	-	1.490	1.736	-	-	1.701	-	1.656
<i>N. goeldii</i>	Valor contribuição	-	-	-	1.747	916.535	-	58.579	0.7417
	VIF	-	-	-	1.956	2.485	-	1.458	1.971
<i>N. latinoda</i>	Valor contribuição	17.326	-	265.242	386.282	-	-	18.654	156.562
	VIF	4.100	-	4.503	6.240	-	-	1.016	2.215
<i>N. foetida</i>	Valor contribuição	-	88.167	0	-	-	-	911.833	-
	VIF	-	1.446	1.390	-	-	-	1.226	-
<i>N. oberthueri</i>	Valor contribuição	-	-	0.2934	-	-	-	875.865	121.201
	VIF	-	-	2.261	-	-	-	1.742	1.482
<i>N. schultzi</i>	Valor contribuição	773.410	-	15.415	-	-	-	211.175	-
	VIF	1.051	-	1.041	-	-	-	1.038	-
<i>N. venusta</i>	Valor contribuição	114.121	771.324	-	-	-	114.555	-	-
	VIF	1.051	1.264	-	-	-	1.247	-	-
<i>N. apicalis</i>	Valor contribuição	-	-	128.782	19.276	-	-	118.175	560.283
	VIF	-	-	3.229	2.468	-	-	1.638	2.294

Tabela 5: Variáveis de maior e de menor contribuições por espécie de *Neoponera* spp. Analisadas no presente estudo.

Espécie	Complexo	Variável > contribuição	Variável < contribuição
<i>N. carinulata</i>	Crenata	BIO7 Amplitude térmica anual	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. goeldii</i>	Crenata	BIO7 Amplitude térmica anual	BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio
<i>N. globularia</i>	Crenata	BIO14 Precipitação do mês mais seco	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. latinoda</i>	Crenata	BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio	BIO2 Variação diurna média da temperatura
<i>N. foetida</i>	Foetida	BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. oberthueri</i>	Crenata	BIO13, Precipitação do mês mais chuvoso	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. schultzi</i>	Emiliae	BIO2 Variação diurna média da temperatura	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente
<i>N. venusta</i>	Emiliae	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente	BIO12 Precipitação anual
<i>N. apicalis</i>	Apicalis	BIO14 Precipitação do mês mais seco	BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente

Assim, a variável de menor contribuição, no geral, foi a temperatura máxima do mês mais quente (BIO5). Enquanto as variáveis de maior contribuição, no geral, estão relacionadas à precipitação (BIO13 e BIO14).

Quanto modelagem bioclimática, as áreas em vermelho nos modelos (Fig. 1-9) representam locais com alta adequabilidade climática para a ocorrência das espécies. Os cenários futuros evidenciaram aumento ou manutenção da adequabilidade climática em relação ao cenário atual, salvo exceções nas quais poderão ocorrer redução ou deslocamento nas áreas de adequação, em função das mudanças climáticas, comentadas adiante. Além disso, os resultados demonstraram que os modelos para o cenário atual, em sua maioria, apresentaram áreas de alta adequabilidade ao longo da distribuição conhecida. Os modelos de circulação global, CCMS4 e MIROC-ESM, apresentaram, resultados com tendências gerais semelhantes entre os cenários. Individualmente, as espécies responderam de forma diferente às mudanças climáticas potenciais de acordo com GCMs e RCPs. No geral, as espécies ganharam áreas de adequabilidade para 2050. Para as projeções consideradas pessimistas (RCP 8.5), os resultados demonstraram um ganho considerável em áreas de adequação climática em relação ao presente e até mesmo ao RCP 4.5.

Para as espécies com distribuição disjunta *N. carinulata* (Fig. 1) e *N. globularia* (Fig. 2), os resultados demonstraram expansão das áreas de adequabilidade climática, quando comparados com os modelos de distribuição atual e com as áreas de distribuição conhecida destas espécies, para ambos GCMs e RCPs. Em contrapartida, os modelos para *N. goeldii* (Fig. 3), indicaram baixa adequabilidade ambiental na região da Mata Atlântica do sul da Bahia, na qual a espécie está presente atualmente. Além disso, demonstraram manutenção das áreas de distribuição na região Amazônica para os modelos CCMS4, com leve redução dessas áreas, nos modelos MIROC-ESM e aptidão média na região Centro-Oeste, no cenário RCP 4.5 modelo CCMS4, não indicando grandes áreas de adequabilidade fora da extensão das áreas previstas atualmente, as quais se intensificaram mais no bioma Amazônia, na região Norte do país (Fig. 4). *N. latinoda* demonstrou manutenção das áreas de adequação onde a espécie ocorre atualmente, com adequabilidade média para algumas áreas no bioma Amazônia nos modelos CCMS4 (ambos RCPs) e MIROC-ESM (RCP 8.5), com exceção do modelo MIROC-ESM no cenário RCP 4.5, para o qual não foram apontadas áreas de adequabilidade para a espécie (Fig. 4).

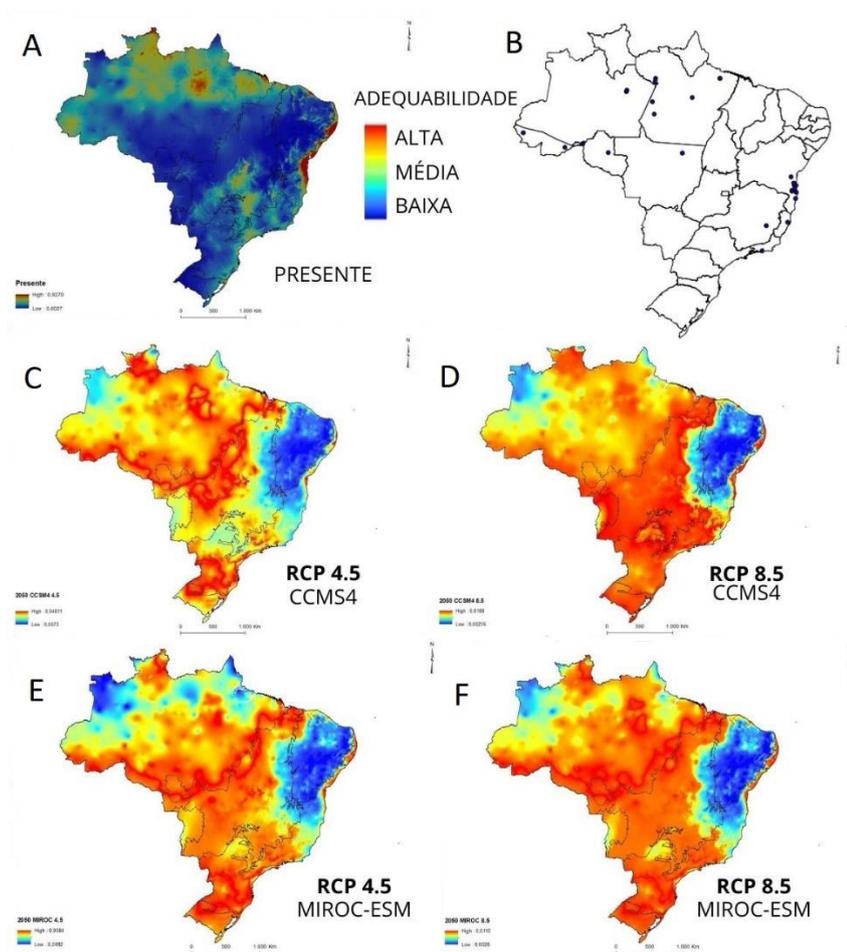


Figura 1. Distribuição potencial futura de *Neoponera carinulata* em 2050, em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

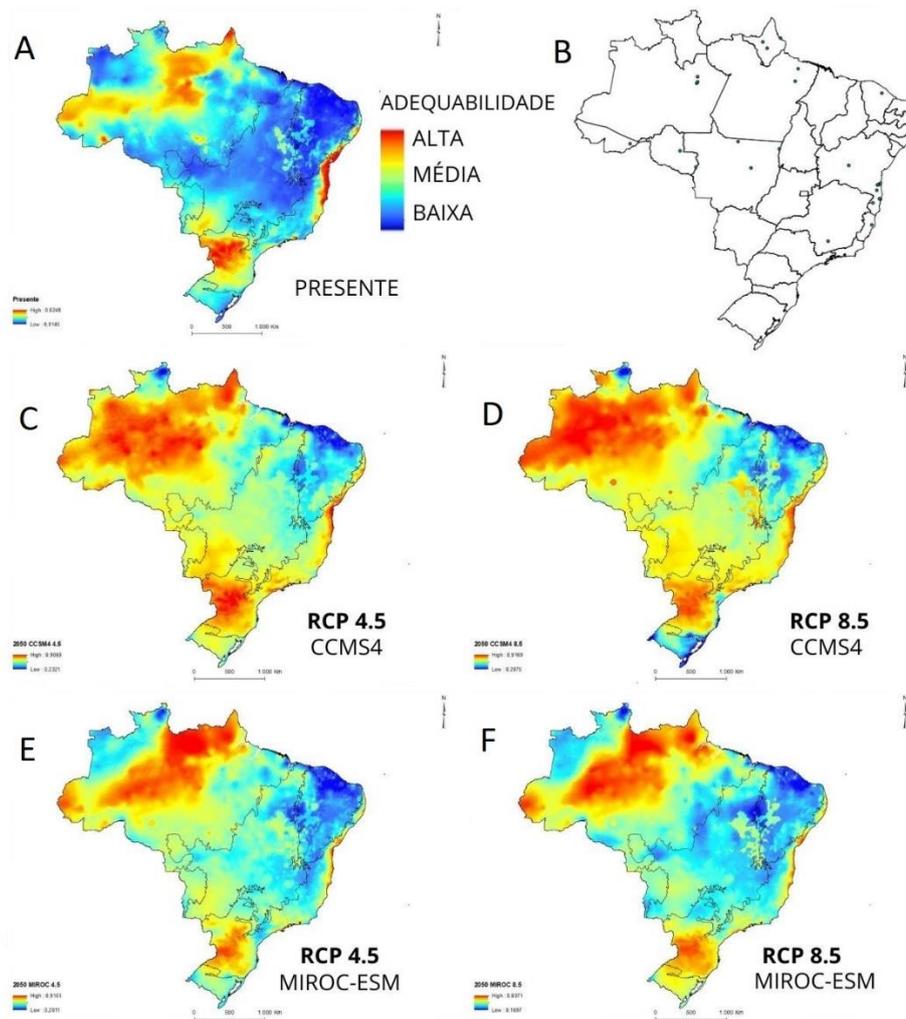


Figura 2. Distribuição potencial futura de *Neoponera globularia* em 2050, em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

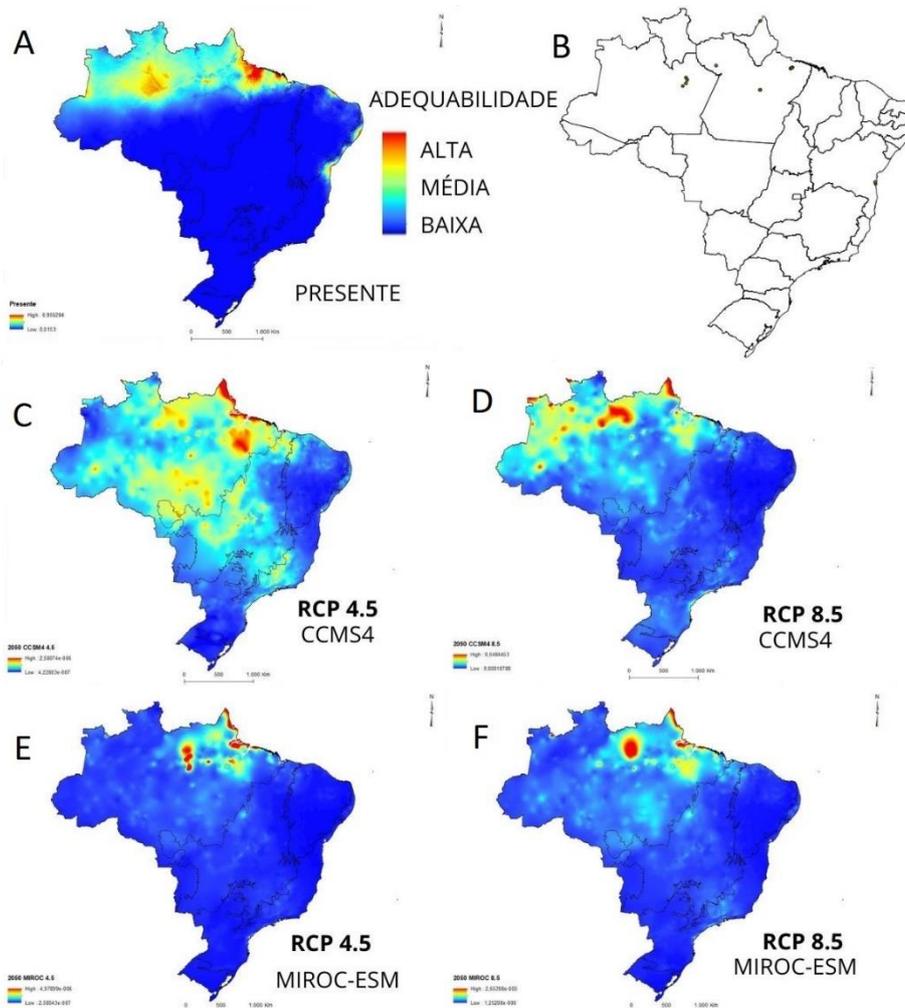


Figura 3. Distribuição potencial futura de *Neoponera goeldii* em 2050, em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B - registros de ocorrência; C - CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E - MIROC-ESM/ RCP 4.5/ F - MIROC-ESM/ RCP 8.5

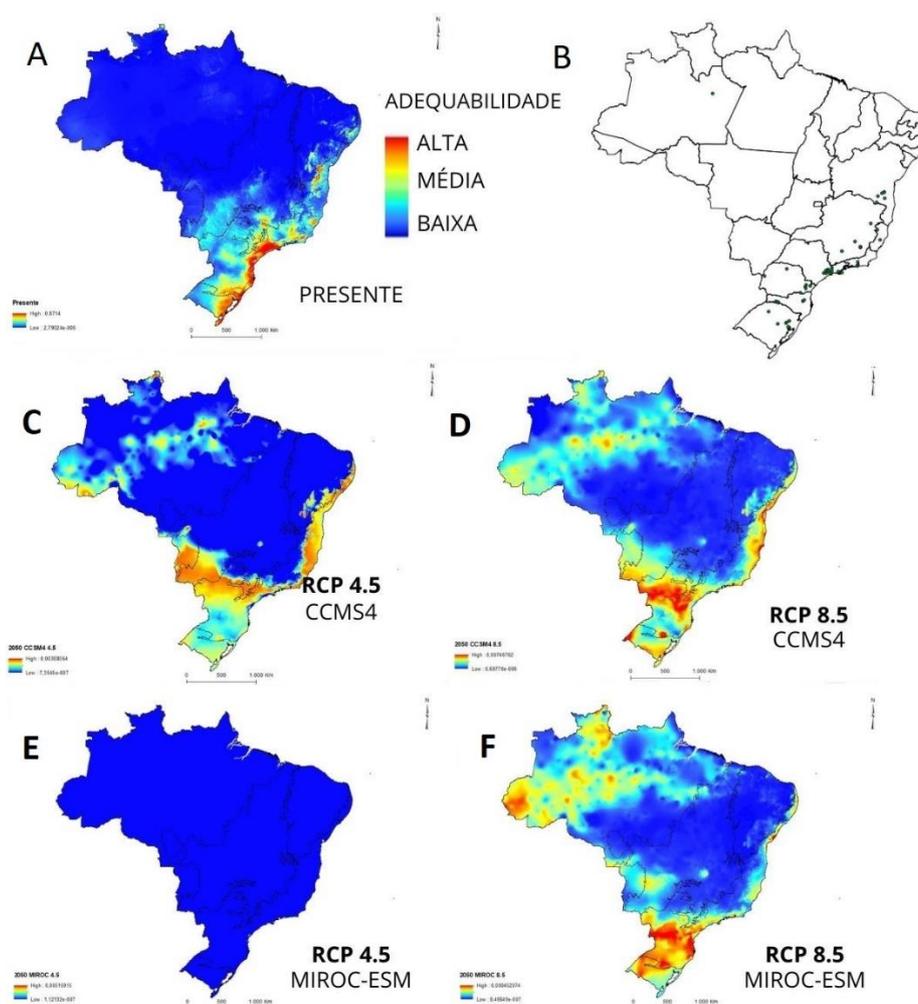


Figura 4. Distribuição potencial futura de *Neoponera latinoda* em 2050, em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

Quanto às espécies restritas, *N. foetida* (Fig. 5) e *N. oberthueri* (Fig. 6) mantêm suas áreas de adequabilidade no bioma Amazônico, onde possuem distribuição conhecida, quando comparadas com o modelo de distribuição potencial atual, com exceção de uma discreta expansão nos modelos CCMS4, tanto no cenário presente, 4.5 e 8.5. Esses cenários demonstraram pequenas áreas fragmentadas de média adequabilidade, em uma porção de Cerrado, no Centro-Oeste, e em uma pequena área de Mata Atlântica.

Os modelos para *N. schultzi* indicaram expansão de áreas de adequação climática, quando comparadas ao cenário atual. Todos os modelos para a referida espécie demonstraram alta adequabilidade em áreas dos biomas Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado, na região Nordeste, e média adequabilidade no Sul do país (Fig. 7). Já *N. venusta*, restrita à Mata Atlântica do sul da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de

Janeiro, demonstrou diminuição da alta adequabilidade na projeção de 2050, comparando com áreas onde se verificou que ocorre atualmente assim como com seu modelo de distribuição potencial atual. Além disso, a espécie indicou mudanças de áreas de alta adequação, sendo estas previstas para o sul do país (Fig. 8).

Os modelos para *N. apicalis* (Fig. 9), espécie escolhida como exemplo para representar o conjunto de espécies que possuem distribuição contínua pelo Brasil, mantiveram o mesmo padrão de distribuição das áreas de ocorrência atual da espécie.

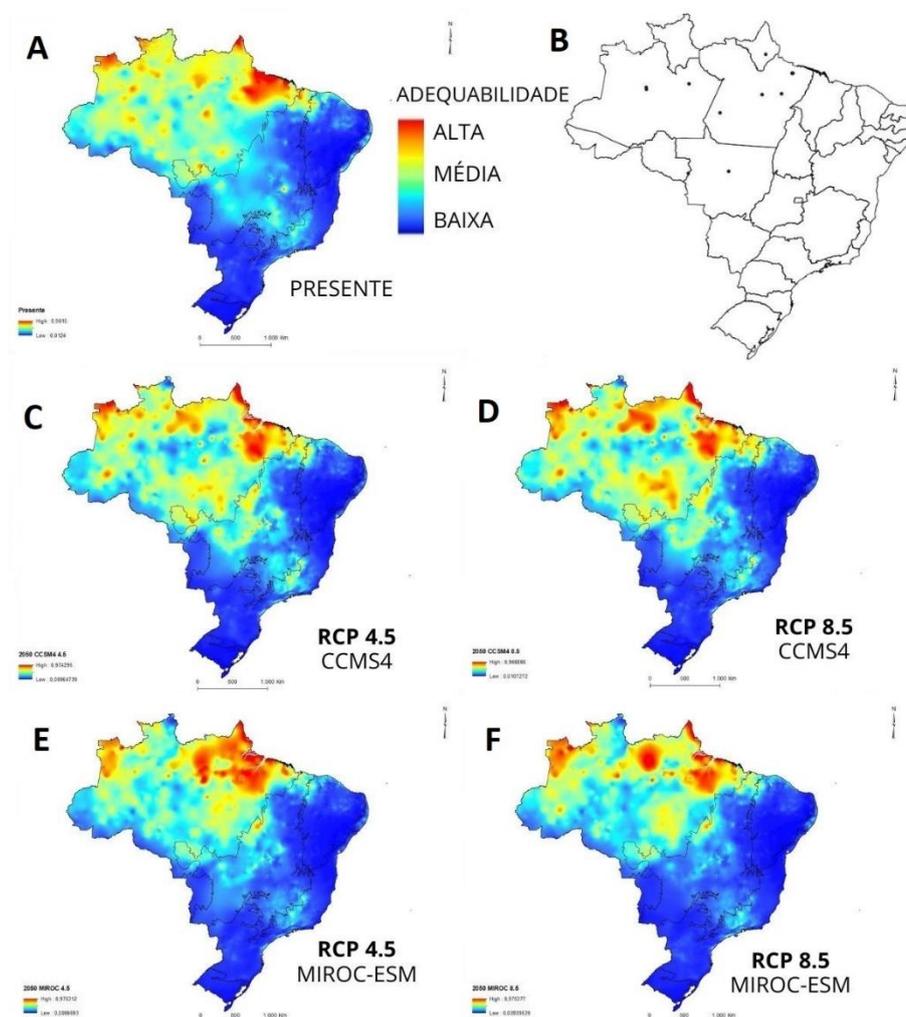


Figura 5. Distribuição potencial futura de *Neoponera foetida* em 2050 em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

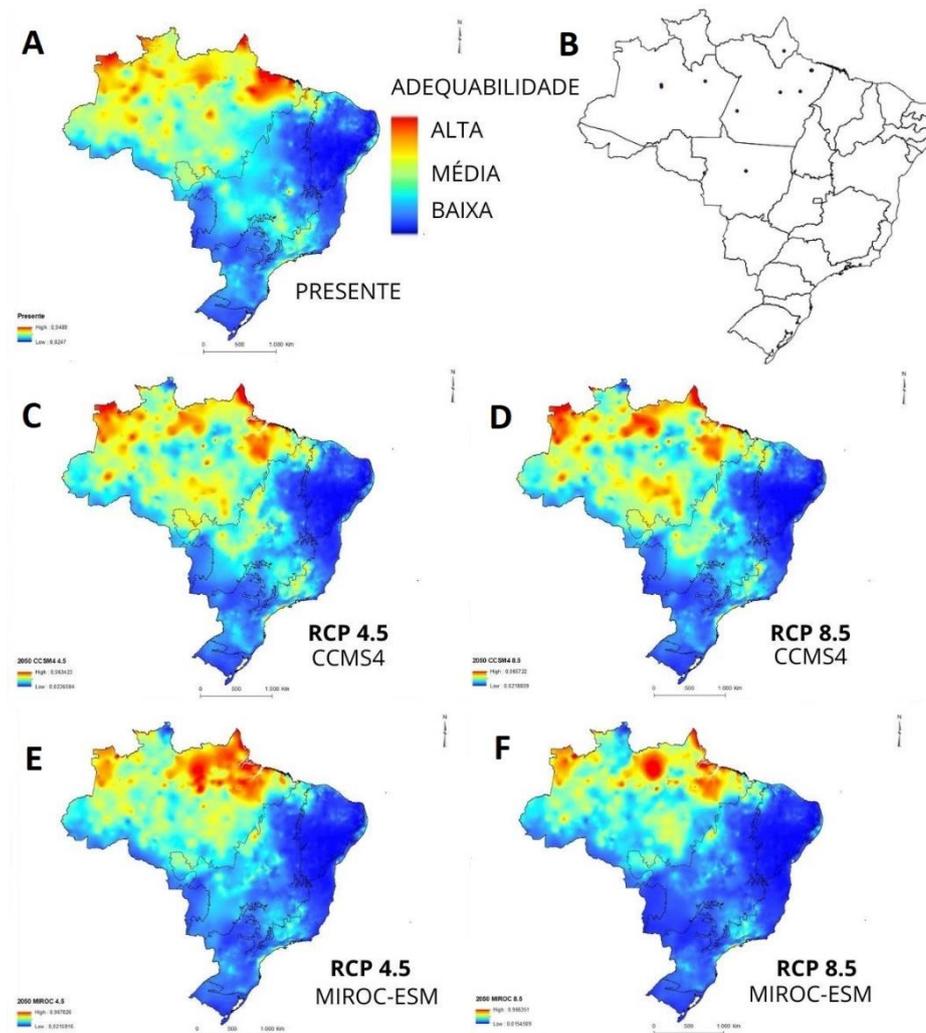


Figura 6. Distribuição potencial futura de *Neoponera oberthueri* em 2050 em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

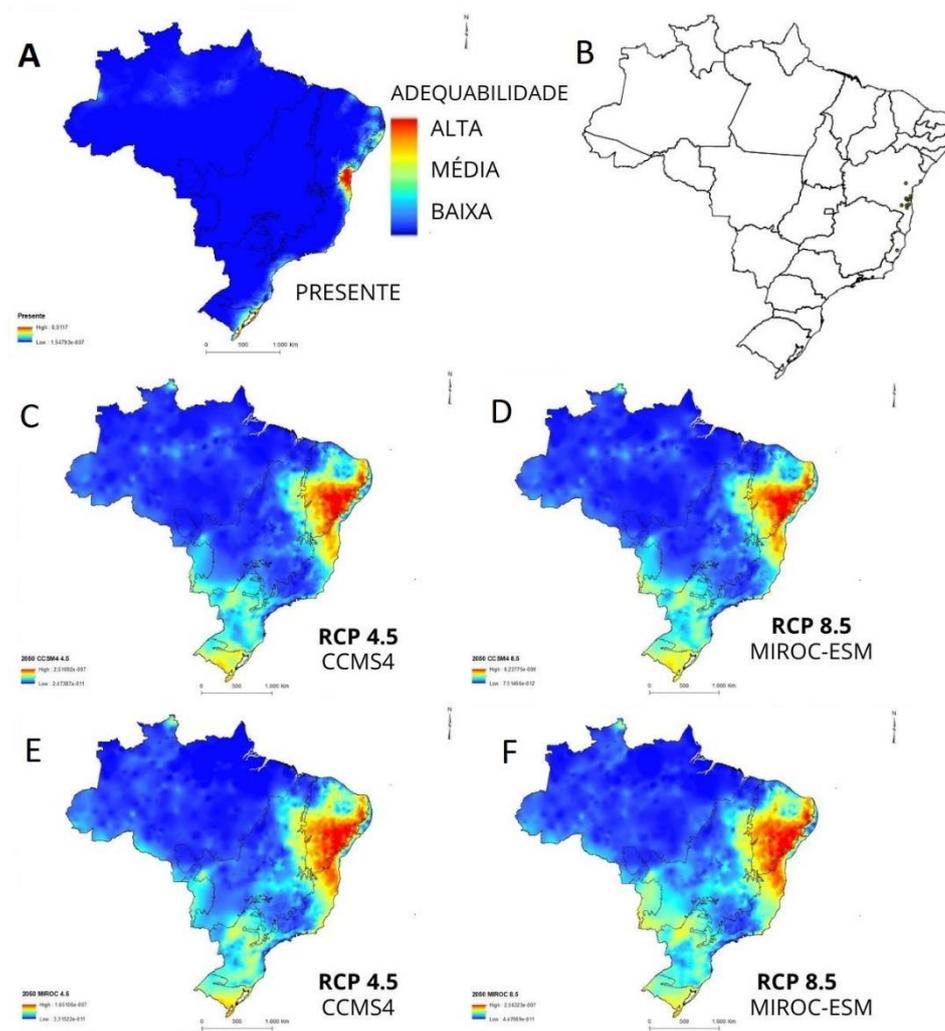


Figura 7. Distribuição potencial futura de *Neoponera shultzi* em 2050 em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

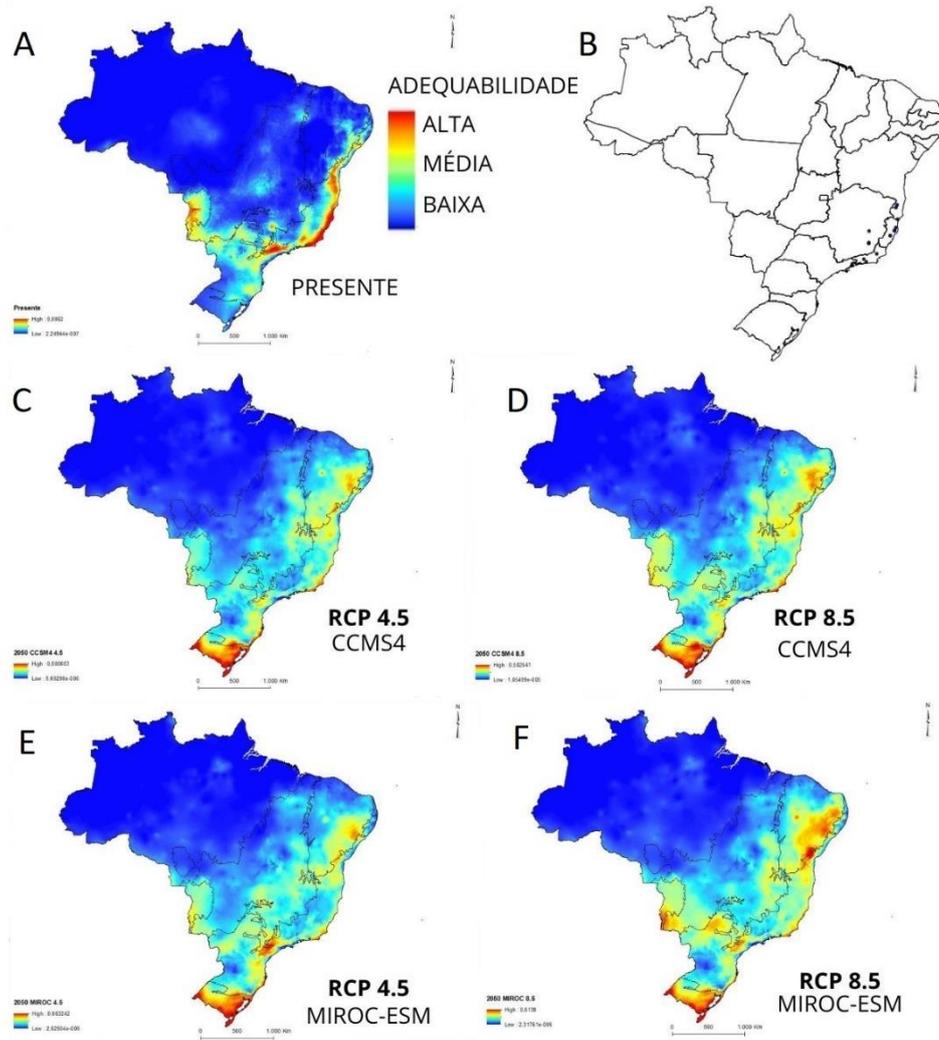


Figura 8. Distribuição potencial futura de *Neoponera venusta* em 2050 em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-EMS/ RCP 4.5/ F - MIROC-EMS/ RCP 8.5

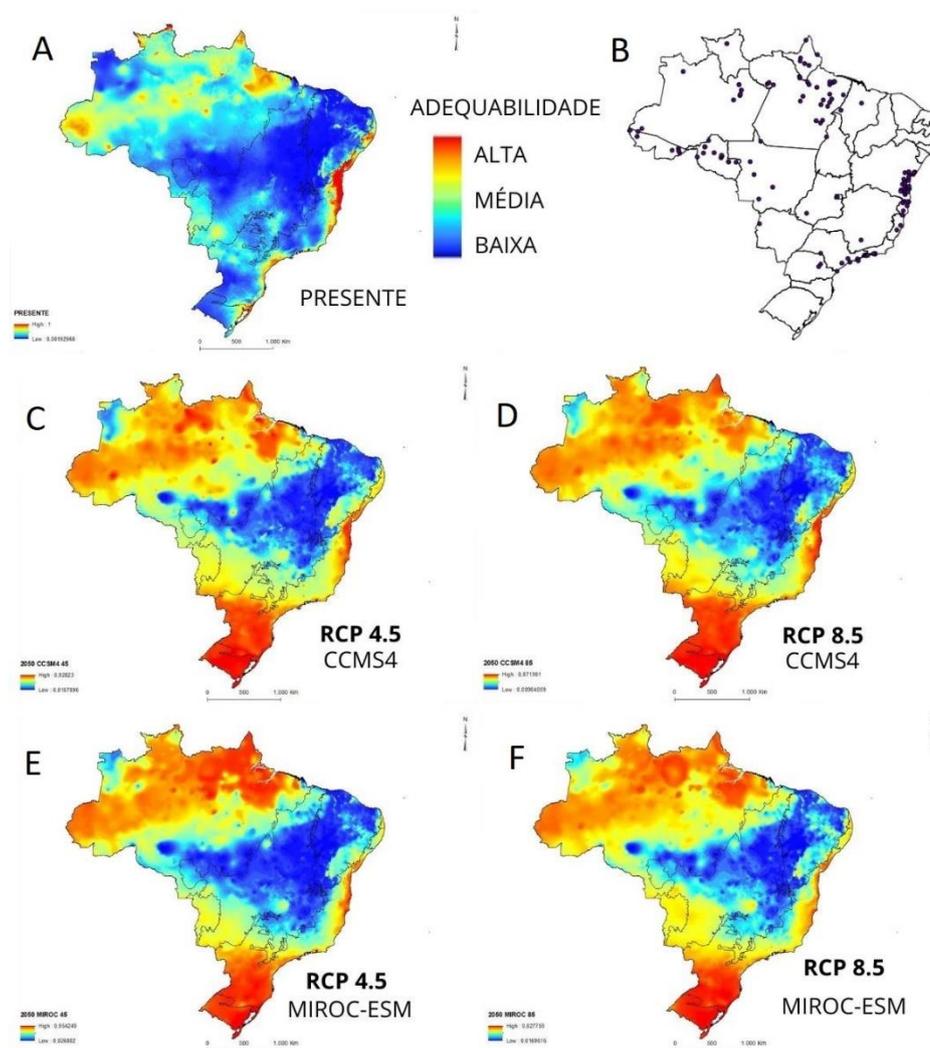


Figura 9. Distribuição potencial futura de *Neoponera apicalis* em 2050 em diferentes cenários e RCPs: A - Distribuição potencial atual; B – registros de ocorrência; C – CCSM4/ RCP 4.5; D - CCSM4/ RCP 8.5; E – MIROC-ESM/ RCP 4.5/ F - MIROC-ESM/ RCP 8.5

DISCUSSÃO

A projeção da distribuição atual das espécies foi semelhante à distribuição conhecida. Os elevados valores de AUC e TSS mostram o quanto o modelo foi capaz de prever com precisão as áreas de adequabilidade climática para as espécies. Além da distribuição potencial, foram utilizados cenários futuros para avaliar as áreas adequadas às espécies, com base nas emissões de gases do efeito estufa, de acordo

com o IPCC. Estes efeitos resultam em possíveis mudanças climáticas, a qual têm sido fator de risco de extinção de muitas espécies (Loyola et al., 2008; Cassemiro et al., 2012).

As informações sobre a ecologia e outros aspectos específicos da biologia de *Neoponera* ainda são limitadas. Mas, no geral, como a maioria das espécies de formigas tem colônias sedentárias, esses insetos são sensíveis às mudanças no ambiente (Santos et al, 2006; Schmidt et al., 2013). Além disso, sua qualidade ectotérmica (são dependentes da temperatura do ambiente para o desempenho de suas funções vitais) as tornam vulneráveis às variações sazonais nos ambientes que ocupam (Viana-Silva e Jacobi, 2012). Comparando-se as projeções para o cenário presente com os cenários intermediário (RCP4.5) e pessimista (RCP8.5), pode-se observar a influência das mudanças climáticas, resultando, no geral, em aumento das áreas climaticamente favoráveis para a distribuição das espécies. Além disso, ao contrário do que se esperava, as projeções para os cenários pessimistas (RCP 8.5) foram mais promissoras em relação aos cenários mais otimistas (RCP. 4.5). Assim, como esperado, com o aumento da temperatura e redução das precipitações, ocorrerão mudanças na área original de distribuição das formigas estudadas. No entanto, também ao contrário do esperado, a maior parte dos modelos apontou aumento das áreas de adequabilidade, demonstrando que essas espécies podem reagir positivamente às mudanças climáticas. A variável precipitação foi a mais importante (correlação positiva entre previsões de chuvas e expansão geográfica) para espécies associadas à floresta, em especial as espécies arborícolas. É provável que a mudança climática afete as formigas mais através das mudanças na distribuição de precipitações que influenciam no desenvolvimento e na estrutura da vegetação e, portanto, na disponibilidade de micro-habitats térmicos, do que por meio de mudanças diretas na distribuição de temperatura (Nowrouzi et al., 2018).

A distribuição geográfica do gênero *Neoponera* ocupa uma diversidade de ecossistemas, biomas, altitudes e habitats. Assim, esse gênero bastante diverso, inclui espécies generalistas, especialistas, arborícolas ou de solo, com distribuição restrita, disjunta ou ampla. Os padrões de distribuição atuais foram estabelecidos a partir de processos de dispersões históricas e contemporâneas, e dependem das características de cada espécie (Carnaval e Moritz, 2008). No entanto, além dessas características, é fundamental considerar os limites geográficos que determinam sua dispersão e sua distribuição (Gaston, 1991). Assim, nos casos em que ocorreram áreas de adequabilidade isoladas, não existindo vínculo com as áreas atuais de ocorrência, dificilmente haverá colonização pela espécie, uma vez que esta, *a priori*, não deveria conseguir dispersar-se

para essa área, independentemente de ser uma área de adequabilidade. Mas, ainda assim, embora não tendo distribuição conhecida para algumas das áreas indicadas, são áreas possíveis de estabilidade ambiental para a espécie. Assim, considera-se importante a conservação dessas áreas que demonstraram uma maior estabilidade climática.

Entre as espécies arborícolas, *N. apicalis*, de distribuição contínua, tendeu a manter suas áreas atuais de adequação. As demais espécies arborícolas, tanto de distribuições disjuntas e restritas, dos complexos Foetida e Crenata (com exceção de *N. carinulata*), tenderam ao aumento de suas áreas de adequação. Não obstante, as espécies de solo (serrapilheira), *N. carinulata* (distribuição disjunta) e as espécies do complexo Emiliae, *N. schultzi* e *N. venusta*, também tenderam ao aumento de suas áreas de adequabilidade no horizonte de 2050. Sendo assim, ao contrário do esperado, as espécies de solo não deverão ser mais afetadas negativamente pelas mudanças climáticas do que as espécies arborícolas. Isso pode ser explicado pela possível plasticidade comportamental das formigas, no que diz respeito ao rastreamento de condições ambientais favoráveis para tolerar o aquecimento do ar, movendo seus locais de nidificação, por exemplo, em resposta às mudanças climáticas (Diamond et al., 2012). Tal plasticidade nas respostas a altas temperaturas pode permitir que as espécies persistam em habitats mais quentes (Yela, et al., 2020).

Além disso, foi constatada a tendência de deslocamento das áreas de adequação de *N. venusta* para o sul do país. Espécies com distribuição restrita, em particular, tendem a ser mais vulneráveis e, conseqüentemente, podem enfrentar declínio populacional e risco de extinção (Chown et al., 2010; Moritz et al., 2012; Rodrigues et al., 2004; Valiente-Banuet et al., 2015). Isso significa que se, em 2050, a espécie, por algum motivo, não conseguir ocupar suas áreas de média adequabilidade, que tenham ligação com a sua distribuição atual, poderá ocorrer a extinção de populações. Considera-se, assim, relevante o estabelecimento de planos de conservação a fim de manter essas populações viáveis, uma vez que é provável que em áreas onde o modelo faz previsão para sua ocorrência, mesmo que não existam registros verificados, as condições ambientais sejam propícias para desenvolvimento e manutenção de suas populações (Lopes et al., 2007). Dessa maneira, este cenário demonstra a necessidade de pensar em estratégias de criação e manutenção de áreas florestais que permitam que certas espécies possam viver em áreas de adequabilidade climática na Mata Atlântica. Isso pode ter implicações importantes para o futuro da conservação do bioma, uma vez que as florestas secundárias conservam

um importante conjunto de espécies que, diante das mudanças climáticas, podem contribuir para a resiliência do gênero na região (Silva et al., 2020).

As espécies de Cerrado e Floresta (Amazônica e Atlântica) podem responder diferentemente às alterações climáticas (Vasconcelos et al., 2017). No Brasil, a Mata Atlântica e o Cerrado, considerados *Hotspots de Diversidade* (Myers et al., 2000), são altamente ameaçados pela fragmentação e pelas mudanças climáticas (Klink e Machado, 2005; Ribeiro et al., 2009; Bellard et al., 2014). Dessa maneira, entende-se que o desenvolvimento de modelos de distribuição pode ser uma ferramenta importante para estudos que visam investigar padrões e processos biogeográficos em áreas com crescente desmatamento como o bioma Mata Atlântica. A ocorrência de muitas espécies do gênero *Neoponera* na Mata Atlântica brasileira está relacionada à vegetação densa, como matas secundárias ou vegetação em clímax (Silva et al., 2020) e todas as espécies modeladas no presente estudo apresentaram áreas de adequabilidade na Mata Atlântica.

Neoponera schultzi é uma espécie endêmica do Corredor Central da Mata Atlântica. A taxa elevada de endemismo que caracteriza os *Hotspots* está fortemente relacionada à estabilidade climática destas regiões (Harrison e Noss, 2017). A Mata Atlântica brasileira, um dos três *Hotspots* do país mais vulneráveis aos efeitos do aquecimento global (Bellard et al., 2014), é uma área prioritária para a conservação, uma vez que possui uma heterogeneidade de solos, topografia e climas (Myers, 2000; Ribeiro et al., 2009; Ferreira et al., 2018). Silva et al. (2020) reforçam a importância da conservação das formigas do gênero no Corredor Central da Mata Atlântica. Nesse sentido, espécies com menores faixas de distribuição, tais como *N. goeldii* que ocupa uma pequena faixa no município de Marau/BA, na Mata Atlântica, e que em 2050 poderá perder essa faixa de adequabilidade, estão mais vulneráveis às pressões climáticas, uma vez que o risco de extinção pode ser maior, por ausência de estabilidade climática (Silva et al., 2020; Medina et al., 2020).

Os resultados demonstram que os padrões atuais e futuros de *Neoponera* estão diretamente relacionados às variáveis bioclimáticas associadas à temperatura e precipitação, corroborando as características biológicas das espécies. No entanto, a mudança climática provavelmente afetará as espécies de formigas diferentemente (Nowrouzi et al., 2018). É provável que algumas espécies sejam capazes de manter populações estáveis dentro de condições climáticas bastante diferentes em relação ao presente. Nesse sentido, a permanência das espécies de sua faixa de ocorrência atual para sua faixa futura é diretamente dependente da sua plasticidade. Importante lembrar que as

mudanças climáticas não são as únicas ameaças à biodiversidade. Vários outros fatores como, degradação do habitat, fragmentação dos biomas, poluição, alterações ambientais, expansão humana, serão certamente responsáveis pelo aumento da perda de espécies e influenciarão diretamente ou indiretamente a distribuição futura de numerosas espécies de formigas.

Este é o primeiro estudo que propõe avaliar as consequências das mudanças climáticas para o gênero *Neoponera*. Assim, a partir dos resultados obtidos, podemos inferir que a maioria das espécies do gênero tende a manter ou aumentar sua faixa de distribuição, com algumas exceções no que tange à diminuição ou deslocamento de áreas adequadas locais. Uma vez que existam lacunas acerca de parâmetros populacionais para o real estado de conservação de *Neoponera* spp., as informações provenientes desta modelagem são importantes para entender a dinâmica e as características gerais de distribuição geográfica da espécie. Isso poderá ser de grande interesse em pesquisas de campo, permitindo localização da espécie em seu habitat, podendo, então, embasar estudos posteriores na área. Além disso, a modelagem pode se tornar uma ferramenta importante na avaliação do grau de ameaça de extinção de populações, particularmente em espécies com poucas informações disponíveis sobre sua biogeografia, como no caso das formigas aqui estudadas.

CONCLUSÕES

Estudos sobre distribuição potencial das espécies podem contribuir para a construção de cenários de adequabilidade ambiental onde a ocorrência de determinada espécie seja provável. Verificou-se nesse estudo a variação na distribuição potencial de uma seleção de espécies de *Neoponera* spp. ao longo do tempo em função das mudanças climáticas, demonstrando locais potenciais de ocorrência atual e futura, que podem ser utilizados para direcionamento de novas amostragens e conservação de áreas para manutenção de populações. Foi constatado que as distribuições potenciais não são homogêneas, uma vez que algumas espécies tenderam a manter, outras a ganhar e/ou deslocar seu alcance geográfico nos próximos anos. Por fim, partindo do pressuposto que há escassez de dados disponíveis, é indicado empreender maior esforço de coletas nessas áreas a fim de obter dados sobre a distribuição atual dessas formigas. É somente a partir desse esforço que poderão ser sugeridos novos estudos para entender os mecanismos

ecológicos e/ou evolutivos associados aos padrões de distribuição de *Neoponera* spp. em respostas às adversidades climáticas previstas para o futuro próximo.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos às seguintes instituições e agências de fomento: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela bolsa PSS concedida, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de pesquisa JHCD, e Coordenação De Aperfeiçoamento De Pessoal De Nível Superior (CAPES).

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. N. (2003). Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial.
- Aguilar, G., Blanchon, D., Foote, H., Pollonais, C., Mosee, A. (2015). Queensland fruit fly invasion of New Zealand: predicting area suitability under future climate change scenarios. *Perspectives in biosecurity research series*, 2: 1-12. Doi: 10.34074/pibs.rs22015
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223-1232. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Antweb – Disponível em: <https://www.antweb.org>, acessado em 08 de julho de 2022.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F., Chown, S. L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16 (9): 1206-1219. Doi: 10.1111/ele.12155
- Arnett, R., Samuelson, A. G., Nishida, G. M. (2019). *The Insect and Spider Collections of the World*. CRC Press, Boca Ratón: 316 pp.
- Bellard, C., Leclerc, C., Leroy, B., Bakkenes, M., Veloz, S., Thuiller, W., Courchamp, F. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12): 1376-1386. Doi: 10.1111/geb.12228
- Bieber, A. G.; Silva, P. S. D.; Sendoya, S. F.; Oliveira, P. S. (2014). Assessing the impact of deforestation of the Atlantic rainforest on ant-fruit interactions: A field experiment using synthetic fruits. *Plos One*, 9(2): e90369. Doi: 10.1371/journal.pone.0090369
- Boria, R.A.; Olson, L.E.; Goodman, S. M.; Anderson, R.P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73-77. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012
- Brasil (2022). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Portaria MMA nº 148 de 07 de julho de 2022. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/cepsul/destaques-e-eventos/704-atualizacao-da-lista-oficial-das-especies-ameacadas-de-extincao.html>. Acessado em: 16 de dezembro de 2022.

- Campiolo, S., Rosario, N. A., StrenzeL, G. M. R., Feitosa, R. M., Delabie, J.H.C. (2015). Conservação de Poneromorfas no Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J. (2015). As formigas poneromorfas do Brasil. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp.
- Casemiro, F. A. S., Gouveia, S. F.; Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Distribuição de *Rhinella granulosa*: integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas. Revista da Biologia, 8: 38-44. Doi: 10.7594/revbio.08.07
- Carnaval, A., Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. Journal of Biogeography, 35: 1187-1201. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x
- Carvalho, A. F., Del Lama, M. A. (2015). Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. Journal of insect conservation, 19 (3): 581-587. Doi:10.1007/s10841-015-9780-7
- Chown, S. L., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Angilletta Jr, M.J., Stenseth, N. C., Pertoldi, C. (2010). Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. Climate Research, 43: 3-15. Doi: 10.3354/cr00879
- Cristiano, M. P., Cardoso, D. C., Salomão, T. M. F., Heinze, J., (2016). Integrating paleodistribution models and phylogeography in the grass-cutting ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) in southern lowlands of South America. Plos One, (6): 1-16. Doi:10.1371/journal.pone.0146734
- Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F., Mendes, L. F., Pompolo, S. G., Fresneau, D. (2008). Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na Região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: E.F. Vilela, I. A. Santos; J. H. Schoereder; J. E. Serrão; L. A. O. Campos, J. Lino Neto (Org.). Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação. Viçosa, Minas Gerais, Brasil: Editora da Universidade Federal de Viçosa, 196-222. ISBN 978-85-7269-322-6.
- Diamond, S. E., Sorger, D. M. Hulcr, J., Pelini, S. L., Del Toro, I., Hirsch, C., Oberg, E., Dunn, R. R. (2012). Who likes it hot? A global analysis of the climatic, ecological, and evolutionary determinants of warming tolerance in ants. Global Change Biology, 18: 448-456. Doi: 10.1111/j.1365- 2486.2011.02542.x
- Donoghue, M. J., Edwards, E. J. (2014). Biome shifts and niche evolution in plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45(1): 547-572. Doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905
- Elith, J., Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 40: 677-697. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Ferreira, C. R, Correia, M. E. F., Camara, R., Resende, A. S., Anjos, L. H. C., Pereira, M. G. (2018). Soil fauna changes across Atlantic Frest succession. Comunicata Scientiae, 9: 162-174. Doi: 10.14295/cs.v9i2.2388
- Fielding, A. H., Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation, 24(1): 38-49.
- Fisher, B. L. (2010). Biogeography. Ant ecology. Oxford University Press, Oxford.

- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Ferrier, S., Longino, J. T., Weiser, M. D., Dunn, R. (2011). Forecasting the future of biodiversity: a test of single - and multi-species models for ants in North America. *Ecography*, (34): 836-847. Doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06653.x
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Doi: 10.1017/CBO9780511810602
- Gaston, K. J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos*, 61: 434-438
- Gent, P.R., Danabasoglu, G., Donner, L.J., Holland, M.M., Hunke, E.C., Jayne, S.R., Lawrence, D.M., Neale, R.B., Rasch, P.J., Vertenstein, M. Worley, P.H., Yang, Z., Zhang, M. (2011). The community climate system model version 4. *Journal of Climate*. 24: 4973-4991. Doi: 10.1175/2011JCLI4083.1
- Gleick, P.H. (2010). Climate change and the integrity of science. *Science*, Nova York, 328: 689-690. Doi: 10.1126/science.328.5979.689
- Guisan, A., Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 93-109.
- Harrison, S., Noss, R. (2017). Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*, 119 (2): 207-214. Doi: 10.1093/aob/mcw248
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hijmans, R.J., Graham, C. H. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12(12): 2272-2281.
- Hof, A. R., Jansson, R., Nilsson, C. (2012). The usefulness of elevation as a predictor Variable in species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 246: 86-90. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.07.028
- IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report IPCC. Geneva: IPCC. Disponível em: https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full.pdf, acessado em: 20 de dezembro de 2022
- IPCC (Ed.), 2018. *Aquecimento Global de 1.5°C. Painel Intergovernamental das Mudanças Climáticas. Resumo Para Decisores*. Organized by Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.-O., Skea, J., Zhai, P., Roberts, D., Shukla, P.R., Pirani, A., Pidcock, R., Chen, Y., Moufouma-Okia, W., Connors, S., Zhou, X., Péan, C., Matthews, J.B.R., Gomis, M.I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield, T.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14: 885-890. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00496.x
- Loyola, R. D., Becker, C. G., Kubota, U., Haddad, C. F. B., Lewinsohn, T. M. (2008). Hung out to dry, choice of priority ecoregions for conserving threatened Neotropical anurans depends on life-history traits. *Plos One*, 3: e2120. Doi: 10.1371/journal.pone.0002120
- Kearney, M., Phillips, B. L., Tracy, C. R., Christian, K. A., Betts, G., Porter, W.P. (2008). Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, 31: 423-434. Doi:

10.1111/j.0906-7590.2008.05457.x

Klink, C. A., Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3): 707-713.

Koch, E. B. A., Correia, J. P. S. O., Menezes, R. S. T., Silvestrini, R. A., Delabie, J. H. C., Vasconcelos, H. L. (2018). New records and potential distribution of the ant *Gracilidris pombero* Wild & Cuzzo (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 65: 375-382. doi: 10.13102/sociobiology.v65i3.2744

Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19: 1366-1379. Doi: 10.1111/ddi.12096

Lattke, J. E. (2015) Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: Delabie, J. H. C., Feitosa, R., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F., Majer, J., (2015). As formigas poneromorfas do Brasil. Ilhéus: Editus, 2015. p. 55-73

Lopes, T. S., Leite, V. R.; Leite, G. R. (2007). Modelagem de nicho ecológico e conservação de *Dalbergia nigra*, espécie ameaçada de extinção. *Revista Brasileira de Biociências*, 5: 438-440.

Mackay, W. P., Mackay, E. E. (2010). The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellon Press, Lewiston.

Medina, R. G., Lira-Noriega, A., Aráoz, E., Ponssa, M. L. (2020). Potential effects of climate change on a Neotropical frog genus: changes in the spatial diversity patterns of *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) and implications for their conservation. *Climatic Change*, 161, (4): 535-553. Doi: 10.1007/s10584-020-02677-7

Meinshausen, M., Smith, S. J., Calvin, K., Daniel, J. S., Kainuma, M. L., Lamarque, J. F., Matsumoto, K., Montzka, S. A., Raper, S. C. B, Riahi, K., Thomson, A., Velders, G. J.M, Van VUuren, D. P. P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic change*, 109 (1): 213- 241. Doi: 10.1007/s10584-011-0156-z

Miranda, E. A., Batalha-Filho, H., Congrains, C., Carvalho, A. F., Ferreira, K. M., Del Lama, M. A. (2016). Phylogeography of *Partamona rustica* (Hymenoptera, Apidae), an endemic stingless bee from the Neotropical dry forest diagonal. *Plos One*, 11 (10): 1-19. Doi: 10.1371/journal.pone.0164441

Moritz, C., Langham, G., Kearney, M., Krockenberger, A., Vanderwal, J., Williams, S. (2010). Integrating phylogeography and physiology reveals divergence of thermal traits between central and peripheral lineages of tropical rainforest lizards. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367 (1596): 1680-1687. Doi: 10.1098/rstb.2012.0018

Myers, N., Mittermeier, R. A, Mittermeier, C. G, Fonseca, G. A. B, Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.

Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37 (2): 191-203.

Nakano, M. A., Miranda, V. F. O., Souza, D. R., Feitosa, R. M., Morini, M. S. C. (2013). Occurrence and natural history of *Myrmelachista* Roger (Formicidae: Formicinae) in the

Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 169-179. Doi: 10.4067/S0716-078X2013000200006

Nehra, V. (2016). An Introduction to Biogeography and Climate Change. *International Journal of Research and Scientific Innovation (IJRSI) | Volume III, Issue VI, June 2016 | ISSN 2321–2705*

Nowrouzi, S., Andersen, A. N., Bishop, T. R., Robson, S. K. A. (2018). Is thermal limitation the primary driver of elevational distributions? Not for montane rainforest ants in the Australian Wet Tropics. *Oecologia*, 188: 333-342. Doi: 10.1007/s00442-018-4154-y

Parmesan, C., Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, (421): 37-42.

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x

Peterson, T., Nakazawa, Y. (2007). Environmental data sets matter in ecological niche modeling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 135-144. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x

Peterson, A. T., Papes, M., Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213 (1): 63–72. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008

Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G.; Anderson, R.P., Martínezmeyer, E., Makamura, M., Araújo, M.B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton: Princeton University Press. 328 p. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt7stnh>

Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190 (3): 231-259.

Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19 (1): 181-197. Doi: <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>

Phillips, S. J.; Anderson, R. P., Dudík, M.; Schapire, R. E.; Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 40 (7): 887-893. Doi: 10.1111/ecog.03049

Ribas, C. R, Schmidt, F. A, Solar, R. R. C., Campos, R. B. F., Valentim, C. L, Schoederer, J. H. (2012). Ants as indicators in Brazil: A review with suggestions to improve the use of ants in environmental monitoring programs. *Restoration Ecology*: 23p. Doi: 10.1155/2012/636749

Ribeiro, M. C; Metzger, J. P; Martensen, A. C; Ponzoni, F. J; Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6): 1141-1153. Doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021

Rodder, D., Schmidlein, S., Veith, M., Lotters, S. (2009). Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: a matter of niche shift or of predictors studied? *Plos One*, 4: e7843. Doi: 10.1371/journal.pone.0007843

- Rodrigues, A. S. L., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M., Fishpool, L. D. C., Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Long, J. S., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., Yan, X. (2004). Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428: 640-643.
- Roura-Pascual, N, Suarez, A. V., MCnyset, K. Gomez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A. L., Gascon, F., Peterson, A. T. (2006). Niche differentiation and fine-scale projections for Argentine ants based on remotely sensed data. *Ecological Applications*, 16(5): 1832-1841. Doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[1832:ndafpf]2.0.co;2
- Santana, F. S., Siqueira, M. F., Saraiva, A. M., Correa, P. L. P. (2008). A reference business process for ecological niche modelling. *Ecological Informatics*, 3(1): 75-86. Doi: 10.1016/j.ecoinf.2007.12.003
- Santos, M.; Louzada, J. N. C., Dias, N; Zanetti, R.; Delabie, J.H.C., Nascimento, I. C. (2006). Riqueza de formigas (Hymenoptera, Formicidae) da serapilheira em fragmentos de floresta semidecídua da Mata Atlântica na região do Alto do Rio Grande, MG, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica, Porto Alegre* 96 (1): 95-101.
- Schmidt, F. A., Ribas, C. R., Schoederer, J. H. (2013). How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications of their use as bioindicators. *Ecological Indicators* 24: 158-166. Doi: 10.1016/j.ecolind.2012.05.031
- Schmidt, C. (2013). Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa*, 3647: 201-250. Doi: 10.11646/zootaxa.3647.2.1
- Schmidt, C. A., Shattuck, S. O. (2014). The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa* 3817: 1-242. Doi: 10.11646/zootaxa.3817.1.1
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C. G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., Barbosa, M. (2021). Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modeling*, 456:109671. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109671
- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Araujo, E. S., Delabie, J. H. C., Mariano, C. S. F. (2020). Diversity of the ant genus *Neoponera* Emery, 1901 (Formicidae: Ponerinae) in the north of the Brazilian Atlantic Forest, with new records of occurrence. *Sociobiology* 67 (3): 343-357. Doi: 10.13102/sociobiologyv67i3.5083
- Silva, P. S., Koch, E. B. A., Arnhold, A., Delabie, J. H. C. (2022). A Review of Distribution Modeling in Ant (Hymenoptera: Formicidae) Biogeographic Studies. *Sociobiology* 69(4): e7775. Doi: 10.13102/sociobiology.v69i4.7775
- Solómon, S. E., Bacci, M. J., Martins, J. J., Vinha, G. G., Mueller, U. G. (2008). Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. *Plos One* 3: e2738. doi:10.1371/journal.pone.0002738
- Taylor, K. E., Stouffer, R. J., Meehl, G. A. (2012). An overview of CMIP5 and the experiment design. *American Meteorological Society*, 93(4): 485-498. Doi:10.1175/bams-d-11-00094.1
- Taylor, E. N., Diele-Viegas, L. M., Gangloff, E. J., Hall, J. M., Halpern, B., Massey, M. D., Rödder, D., Rollinson, N., Spears, S., Sun, B., Telemeco, R. S. (2020). The thermal

ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. *Journal of Experimental Zoology: Ecological and Integrative Physiology*, 335: 13-44. Doi: 10.1002/jez.2396

Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcantara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M. Garcia, M. B., Garcia, D., Gomez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramirez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdu, M., Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29(3): 299-307. Doi: 10.1111/1365-2435.12356

Van Proosdij, A. S. J., Sosef, M. S. M., Wieringa, J. J., Raes, N. (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 39(6): 542–552. Doi: 10.1111/ecog.01509

Van Vuuren, D. P., Stehfest, E., Den Elzen, M. G. J., Kram, T, Van Vliet, J., Deetman, S., Isaac, M., Goldewijk, K. K., Hof, A., Beltran, A.M., Oostenrijk, R., Van Ruijven, B. (2011). RCP2.6: Exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2°C. *Climate Change*, 109: 95-116. Doi: 10.1007/s10584-011-0152-3

Vasconcelos, H. L.; Maravalhas, J. B.; Feitosa, R. M.; Pacheco, R.; Neves, K. C.; Andersen, A. (2017). Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. *Journal of Biogeography*, 45: 248-258. Doi: 10.1111/jbi.13113

Viana-Silva, F. E. C, Jacobi, C. M. (2012). Myrmecofauna of ironstone outcrops: composition and diversity. *Neotropical Entomology*, 41: 263-271. Doi: 10.1007/s13744-012-0045-9

Yela, N. I, Calcaterra, L. A., Aranda-Rickert, A. (2020). Coping with temperature extremes: thermal tolerance and behavioral plasticity in desert leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) across an altitudinal gradient. *Myrmecological News*, 30: 139-150. Doi: 10.25849/myrmecol.news_030:139.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A distribuição geográfica de uma espécie está relacionada a suas habilidades, às suas preferências ambientais e à disponibilidade de habitats adequados para sua sobrevivência. Baseado nas informações de ocorrência de uma espécie, é possível conhecer os limites geográficos e descrever as particularidades dessa distribuição, tais como a tolerância a determinadas variáveis ambientais.

Na presente tese, descrevemos as características dos estudos em modelagem de distribuição de espécies dos últimos 20 anos. Este levantamento foi de suma importância para podermos focalizar as abordagens utilizadas em estudos em Formicidae. A partir dessa análise, aplicamos a modelagem correlativa, utilizando o Maxent, para gerar modelos de paleodistribuição e cenários futuros (no horizonte de 2050), para espécies com distribuição restrita e com distribuição disjunta do gênero *Neoponera*. Em nossos resultados com os modelos paleoclimáticos, constatamos redução de adequabilidade climática nos modelos de distribuição potencial atual em comparação com os modelos do Quaternário. Possivelmente, essa baixa adequabilidade, além de causas naturais paleoclimáticas, nas quais os períodos quentes e úmidos ocasionaram expansão das florestas, e nos períodos mais frios e secos ocorreu retração das mesmas, pode ser explicada pela enorme pressão antrópica atual sobre os ecossistemas. Em contrapartida, para cenários futuros, constatamos que as distribuições potenciais não são homogêneas, uma vez que algumas espécies tenderam a manter, outras a ganhar e/ou deslocar seu alcance geográfico nos próximos anos. No entanto, a capacidade de migrar vai além das características individuais das espécies, pois também tem relação com a estrutura da paisagem sobre a qual a dispersão ocorre, incluindo a presença de barreiras naturais (como montanhas) ou a fragmentação artificial de habitats (desmatamento, por exemplo).

Consideramos que o conhecimento sobre a distribuição geográfica de uma espécie aliado ao seu potencial de ocorrência, é indispensável para estudos de conservação e complementar ao conhecimento sobre a sua história natural e sua biologia. Sugerimos que maior esforço de coleta seja empreendido nas áreas de adequabilidade indicadas, para subsidiar futuros estudos que ajudarão a melhor entender os mecanismos ecológicos e/ou evolutivos associados aos padrões de distribuição de *Neoponera*.