

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Modelagem de Nicho Ecológico de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*

Laisla Cagliari Costa

Vitória
Abril, 2024

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Modelagem de Nicho Ecológico de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*

Laisla Cagliari Costa

Orientador (a): Dr^a Leonora Pires Costa

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

Vitória

Abril, 2024

AGRADECIMENTOS

A Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) pelo financiamento integral ao desenvolvimento deste trabalho.

A Universidade Federal do Espírito Santo e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelo fornecimento da infraestrutura necessária para o desenvolvimento deste trabalho, pela oportunidade de poder desfrutar de uma qualidade de ensino extraordinária. Ao Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia (LAMAB) por proporcionar a maior troca de conhecimento, irmandade e coletivismo que eu vivenciei até hoje, em especial à Roger Guimarães, Victor Vale, Valéria Dallapícola e João Luiz da Fonseca que, mesmo com tempo e contato limitado, me aconselharam e me fizeram rir mesmo quando tudo parecia dar errado. Sem a colaboração dos meus colegas de laboratório nada disso seria possível.

Gostaria de agradecer a minha orientadora Leonora Pires Costa por ser um motivo de inspiração, por me fazer conhecer a Biogeografia e a tornar tal assunto uma ambição pessoal. Obrigada pelas partilhas, pelos ensinamentos, pelos conselhos e por ter me aceitado como orientanda.

Agradeço também à Renato Bérnils por sua constante motivação, pelas trocas rápidas, porém, de extrema importância na minha construção como bióloga e herpetóloga. Obrigada por estar sempre presente, algumas vezes mais do que outras, na minha caminhada e por me mostrar o tipo de profissional herpetólogo que eu almejo ser.

Agradeço meu companheiro de longa data Eduardo Dias por sua constante ajuda quanto a interpretar programação, pelo constante apoio, pelas risadas e por conseguir transformar momentos difíceis em momentos leves.

E por fim, agradeço a minha família por todo o suporte emocional, que não me fez duvidar da minha jornada em nenhum momento. Obrigada pelo apoio, pelo carinho, pelo amor e por me fazer sentir todo dia o orgulho que vocês têm de mim.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Pontos de Ocorrência de *Bothrops atrox* utilizados para a realização das análises do presente estudo, em função dos limites políticos geográficos sul-americanos..... 14
- Figura 2:** Pontos de Ocorrência de *Bothrops marajoensis* utilizados para a realização das análises do presente estudo, em função dos limites políticos geográficos sul-americanos..... 14
- Figura 3:** Curva de Resposta as variáveis bioclimáticas de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Pode-se notar que *B. atrox* apresenta uma resposta brusca a variações exacerbadas de temperatura e precipitação, aparentando possuir uma sensibilidade maior a mudanças nessas variáveis, quando comparado a *B. marajoensis* que, mesmo considerando os diferentes valores de respostas obtidas para cada variável, tende a estabilização em ao menos duas das variáveis selecionadas. Legenda: bio4: Sazonalidade da Temperatura; bio13: Precipitação do mês mais úmido, bio14: Precipitação do Mês mais Seco; bio15: Sazonalidade da Precipitação. 16
- Figura 6:** Mapa de adequabilidade de habitar gerado para *Bothrops atrox*. As áreas vermelhas indicam maior probabilidade da espécie ocorrer, enquanto áreas azuis escuras representam uma menor probabilidade de ocorrência dessa espécie..... 17
- Figura 7:** Mapa de adequabilidade de habitat gerado para *Bothrops marajoensis*. As áreas vermelhas indicam maior probabilidade da espécie ocorrer, enquanto áreas azuis escuras representam uma menor probabilidade de ocorrência dessa espécie..... 18
- Figura 10:** Mapa binários de adequabilidade climática gerados para *Bothrops atrox* (verde) e *Bothrops marajoensis* (vermelho). O modelo binário projetou uma probabilidade de distribuição para grande parte da Planície Amazônica, exceto a região central, Planalto das Guianas e Planície Costeira. Além disso, foi projetada condições ideais para ocorrência da espécie em porções da América Central e posteriores aos Andes. 19
- Figura 12:** Sobreposição das curvas de resposta em relação a Sazonalidade da Precipitação (bio15) de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Percebe-se o antagonismo quanto as respostas obtidas para cada espécie, ao passo que *B. marajoensis* tende a estabilização e *B. atrox* reage negativamente a

exacerbadas variações na Sazonalidade da Precipitação. **Legenda:** Linha Azul: Curva de Respostas de *Bothrops atrox*; Linha Verde: Curva de Respostas de *Bothrops marajoensis*..... 21

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Variáveis bioclimáticas utilizadas no estudo e seus estágios de acordo com os processos de triagem de dados. IN = Inicial: as variáveis brutas, sem passar por qualquer processo de triagem; IT = Intermediária: as variáveis selecionadas após o primeiro processo de triagem; FN = Final: as variáveis finais selecionadas para utilização nas análises deste estudo (ressaltadas em verde). 12

Tabela 2: Resultado das 3 variáveis climáticas que mais contribuíram para a geração dos modelos de adequabilidade de nicho ecológico para *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Legenda: bio4 = Sazonalidade da Temperatura; bio13 = Precipitação do mês mais úmido; bio14 = Precipitação do mês mais seco; bio15 = Sazonalidade da precipitação. 14

SUMÁRIO GERAL

AGRADECIMENTOS	3
LISTA DE FIGURAS	4
RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO	9
METODOLOGIA	10
Registros de Ocorrência	10
Variáveis Bioclimáticas	11
Modelagem de Nicho Ecológico	12
RESULTADOS	13
Registros de ocorrência e variáveis bioclimáticas	13
Modelagem de Nicho Ecológico	17
DISCUSSÃO	20
CONCLUSÃO	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25

RESUMO

A evolução de nichos ecológicos acontece de forma mais lenta que processos de especiação, fazendo com que espécies intimamente relacionadas possam acabar compartilhando dos mesmos parâmetros ecológicos. Por conseguinte, complexos de espécies intimamente relacionados podem gerar diversas dúvidas quando as relações de especificidade dada a suas convergências ecológicas. Para melhor entender os efeitos destes parâmetros ecológicos em espécies intimamente relacionadas, caracterizamos o nicho ecológico de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*, duas serpentes amazônicas pertencentes ao Complexo *atrox*, que se diferenciam por um pequeno número de características morfológicas, mas ocorrem em simpatria em algumas localidades. Atualmente, *Bothrops marajoensis* é endêmica a porção leste da Planície Amazônica, enquanto *Bothrops atrox* se distribui por toda a Planície Amazônica, Planície do Pantanal e Planalto das Guianas. Através da modelagem de nicho ecológico, investigamos as áreas de maior adequabilidade ambiental para ambas as espécies. Nossa pesquisa mostrou que *B. atrox* e *B. marajoensis* compartilham de um nicho ecológico semelhante, porém com diferentes densidades de ocupação, além de responderem de formas bastante distintas a diferentes variações de temperatura e precipitação. Concluimos que, apesar de nichos ecológicos semelhantes, as respostas das espécies para temperatura e precipitação expõe diferentes feições de adequabilidade entre as espécies. Também concluimos que o efeito da distribuição das espécies pode afetar as respostas das mesmas, já que espécies de distribuições mais restritas, como *B. marajoensis*, estão sujeitas a diferentes pressões seletivas, quando comparado a espécies de distribuições mais amplas, como é o caso de *B. atrox*.

Palavras-chave: *Bothrops*; simpatria; adequabilidade de habitat, Amazônia

ABSTRACT

The evolution of climatic niches happens more slowly than speciation processes, meaning that closely related species may end up sharing the same ecological parameters. Therefore, complexes of closely related species can generate several doubts about specificity given to their ecological convergences. To better understand the effects of these ecological parameters on closely related species, we characterized the ecological niche of *Bothrops atrox* and *Bothrops marajoensis*, two Amazonian snakes belonging to the *atrox* Complex, in which the species in question differ in a small number of morphological characteristics but occur in sympatry in some locations. Currently, *Bothrops marajoensis* is endemic to the eastern portion of the Amazon Plain, while *Bothrops atrox* is distributed throughout the Amazon Plain, Pantanal Plain and Guiana Plateau. Through ecological niche modeling, we investigated the areas of greatest environmental suitability for both species. Our research showed that *B. atrox* and *B. marajoensis* share a similar ecological niche, but with different occupancy densities, in addition to responding in very different ways to different variations in temperature and precipitation. We conclude that, despite similar ecological niches, species responses to temperature and precipitation expose different features of suitability between them. We also concluded that the effect of species distribution can affect their responses, since species with more restricted distributions, such as *B. marajoensis*, undergo to different selective pressures, when compared to species with wider distributions, such as *B. atrox*.

Keywords: *Bothrops*; sympatry, Habitat Suitability, Amazonia

INTRODUÇÃO

O gênero neotropical de víboras *Bothrops* possui uma vasta distribuição pela América Latina, ocorrendo desde o México à Argentina (Martins, Otavio & Sazima, 1996). Grande parte das espécies presentes nesse gênero habitam florestas úmidas, como a Floresta Amazônica, porém algumas espécies se adaptam melhor a habitats com formações vegetais mais abertas, como o Cerrado e a Caatinga (Campbell & Lamar, 1989). Entender como *Bothrops* se distribui levando em consideração o ambiente de inserção, requer diversos componentes, desde sua ocupação espacial geográfica à requisitos ecológicos necessários para sua sobrevivência, visto que esse gênero, além da grande diversidade de habitats ocupados, demonstra diferentes hábitos, desde espécies exclusivamente terrestres à arborícolas (Duelman, 1978; Dixon & Soini, 1986, Machado et al., 2019; Pearson, 2010; Sazima, 1992).

Wüster et al. (1997), ao analisar a origem e a evolução de *Bothrops* sul-americanas, através de análises multivariadas a partir de DNA mitocondrial, utilizou pela primeira vez o termo “complexo *Bothrops atrox*” para se referir um agrupamento composto por *Bothrops asper*, *Bothrops atrox*, *Bothrops marajoensis*, *Bothrops moojeni*, *Bothrops leucurus*, sendo a monofilia do complexo *Bothrops atrox* bem suportada em diversos estudos (Costa et al., 2021); Martins et. al., 2001; Rivas et al., 2012; Salomão et. al., 1997, 1999; Werman, 1992, Wüster, Thorpe et. al., 1996; Wüster, Salomão, Thorpe et. al., 1997). Ao todo, o grupo se distribui em quatro regiões distintas: *B. asper* ocorre na América Central e na região costeira da Colômbia, Equador e Venezuela; *B. atrox* e *B. marajoensis* ocorrem na Amazônia; *B. moojeni* ocorre no Cerrado; e *B. leucurus* possui ocorrência na Mata Atlântica (Nogueira et. al., 2019).

Em função de habitarem o bioma amazônico, a relação sistemática e taxonômica de *B. atrox* e *B. marajoensis* é fruto de uma incessante discussão. Cunha e Nascimento (1989) analisaram exemplares de *B. marajoensis* e *B. atrox*, e não conseguiram encontrar diferenças significativas para a identificação de exemplares como duas espécies distintas. Campbell & Lamar (1989) também levantaram dúvidas quanto a especificidade taxonômica de ambas as serpentes, propondo que elas, na verdade, se tratavam da mesma espécie. Em artigo publicado no Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Cunha & Nascimento

(1993) voltaram a tratar do assunto, afirmando que “Em nosso conceito, essa espécie é um sinônimo de *Bothrops atrox*”.

Apesar dos questionamentos, hoje *B. atrox* e *B. marajoensis* são consideradas espécies distintas (Costa et. Al, 2021; Nogueira et. Al., 2019). *Bothrops atrox* possui vasta distribuição pelo norte da América do Sul, ocupando desde as fronteiras da Floresta Amazônica com a Caatinga, Cerrado e Pantanal, até o sopé da Cordilheira do Andes (Nogueira et. Al., 2019). Acreditava-se que *B. marajoensis* seria endêmica à Ilha de Marajó (Campbell & Lamar, 2003); porém, dados recentes indicam que há ocorrências de *B. marajoensis* nas regiões continentais do Pará, no norte do Maranhão e norte do Tocantins (Nogueira et al., 2019).

Nesse contexto, tendo como base o conceito de nicho ecológico proposto por Hutchinson (1957) que afirma que o nicho é um hipervolume n-dimensional, do qual cada uma das n-dimensões é um dos fatores ecológicos atuantes (biótico e/ou abióticos), a Modelagem de Nicho Ecológico (MNE) vem como uma importante ferramenta para se analisar a distribuição potencial dessas duas espécies (Bueno, 2012). A geração de mapas de adequabilidade de habitat pode ajudar a elucidar as semelhanças e diferenças dos nichos ecológicos ocupados por ambas as espécies e corroborar ou não hipóteses de coespecificidade ente *B. atrox* e *B. marajoensis*.

Dessa forma, no presente trabalho buscou-se: (1) Analisar os nichos ecológicos de *B. atrox* e *B. marajoensis* em função de um conjunto de variáveis bioclimáticas delimitado; (2) Verificar quais as áreas ecologicamente mais adequadas para *B. atrox* e *B. marajoensis* dentro do universo possível para as variáveis utilizadas.

METODOLOGIA

Registros de Ocorrência

Os dados de registros utilizados nesse estudo, foram obtidos a partir dos bancos de dados *online* SpeciesLink (<http://specieslink.net>), VertNet (<http://vertnet.org>), Global Biodiversity Information Facility (GBIF: <http://gbif.org>) e por revisão bibliográfica (NOGUEIRA et al, 2019).

Todos os registros tiveram suas coordenadas verificadas manualmente, de forma a garantir a precisão das localidades e qualidade das informações. Além disso, foram removidos pontos duplicados, registros de espécies efetuados sem informações georreferenciadas e pontos considerados duvidosos, como registros de ocorrência que extrapolam de forma exacerbada a atual distribuição reconhecida das espécies. Este trabalho de verificação foi feito através do uso das ferramentas QGIS 3.28.6, R versão 4.3.0 (R Core Team, 2023), Google Earth e sob a consulta do Atlas de Serpentes Brasileiras (NOGUEIRA et al, 2019).

Variáveis Bioclimáticas

Para este trabalho, foram inicialmente selecionadas 19 variáveis bioclimáticas através do banco de dados *online* WorldClim® 2.1. Após a primeira triagem, 11 variáveis bioclimáticas foram selecionadas para a triagem final, que resultou em 7 variáveis ambientais utilizadas para as análises deste estudo (Tabela 1). Esse processo se deu em duas etapas:

- (1) Exclusão das variáveis bio8, bio9, bio10, bio11, bio16, bio17, bio18 e bio19. Essa exclusão se deu pelo fato de as variáveis trimestrais e quadrimestrais não contemplarem um período fixo anual. Tal instabilidade baseou a escolha da exclusão destas variáveis.
- (2) Análise do fator de inflação da variação (VIF) através do *vifstep* do pacote “usdm” (Naimi, 2013) no R versão 4.3.0 (R Core Team, 2023). O *vifstep* calcula o VIF para todas as variáveis, excluindo a que apresenta o maior VIF (valor maior que o *threshold*). O processo é então repetido até que nenhuma variável com VIF maior que o *threshold* se mantenha (Naimi, 2013). O *threshold* foi baseado no *Maximum test sensitivity plus specificity logistic*, como sugerido por Franklin (2009), Freeman & Moisen (2008) e Dalapicolla (2016). Durante esta calibração foi realizada a extração dos valores climáticos dos pontos de presença de cada espécie.

Ao final, para *Bothrops marajoensis*, foram selecionadas 7 variáveis: temperatura média anual (bio01), intervalo diurno médio (bio02), isothermalidade (bio03), sazonalidade da temperatura (bio04), precipitação do mês mais úmido (bio13), precipitação do mês mais seco (bio14),

sazonalidade da precipitação (bio15). Para *Bothrops atrox*, foram selecionadas as mesmas variáveis. A área de calibração foi delimitada pelo retângulo envolvente, cobrindo toda a área definida pelos pontos de distribuição de cada espécie.

Tabela 1: Variáveis bioclimáticas utilizadas no estudo e seus estágios de acordo com os processos de triagem de dados. IN = Inicial: as variáveis brutas, sem passar por qualquer processo de triagem; IT = Intermediária: as variáveis selecionadas após o primeiro processo de triagem; FN = Final: as variáveis finais selecionadas para utilização nas análises deste estudo (ressaltadas em verde).

Código	Significado	Estágio de Seleção
bio1	Temperatura média anual	FN
bio2	Faixa diurna média	FN
bio3	Isotermalidade	FN
bio4	Sazonalidade da Temperatura	FN
bio5	Temperatura máxima do mês mais quente	IT
bio6	Temperatura mínima do mês mais quente	IT
bio7	Faixa anual de temperatura	IT
bio8	Temperatura média do quarto mais úmido	IN
bio9	Temperatura média do quarto mais seco	IN
bio10	Temperatura média do quarto mais quente	IN
bio11	Temperatura Média do quarto mais frio	IN
bio12	Precipitação anual	IT
bio13	Precipitação do mês mais chuvoso	FN
bio14	Precipitação do mês mais seco	FN
bio15	Sazonalidade de precipitação	FN
bio16	Precipitação do quarto mais úmido	IN
bio17	Precipitação do quarto mais seco	IN
bio18	Precipitação do quarto mais quente	IN
bio19	Precipitação do quarto mais frio	IN

Fonte: <http://www.worldclim.org/>

Modelagem de Nicho Ecológico

Os nichos ecológicos das espécies foram modelados através do algoritmo de máxima entropia *Maxent* (Phillips, Anderson & Schapire, 2006) através do pacote *sdm* (Naimi & Araujo, 2016) inserido no R versão 4.3.0 (R Core Team, 2023). A escolha desse método se deu através de análises dos princípios da estatística mecânica e teoria da informação que afirmam que a probabilidade de distribuição com a máxima entropia (mais espalhado e mais próximo de ser uniforme), sujeito a restrições conhecidas, é a melhor aproximação de uma distribuição desconhecida, porque concorda com tudo que é conhecido, mas evita assumir qualquer elemento desconhecido (Phillips *et. al.*, 2006). Para a regulação e ajustes dos modelos, a melhor combinação entre o multiplicador de

regularização (RM) e a classe de recursos (FC), através da função *ENMevaluate* do pacote *ENMeval* (Muscarella *et al.*, 2014), foi utilizada, também em ambiente R. Estudos mostram que, para um melhor resultado, as configurações padrões não necessariamente atendem as expectativas (Morales, Fernández & Baca-González, 2017).

Os pontos de pseudo-ausência gerados, correspondem a um número 100 vezes maior aos pontos de ocorrência, como sugerido por Lobo & Tognolli (2010). Os pontos de pseudo-ausência foram gerados de forma aleatória dentro da área de calibração, executadas em 5 repetições independentes, sendo selecionado 80% dos pontos de ocorrência para treinamento e 20% para teste do modelo.

Para determinar se a capacidade discriminatória do modelo é melhor do que o acaso, as métricas utilizadas foram AUC (*area under the curve*) (Fielding & Bell, 1997) e TSS (*true skill statistic*) (Allouche, Tsoar & Kadmon, 2006). Foram descartados modelos que apresentavam $AUC \leq 0,7$ e $TSS < 0,4$ (Phillips *et al.* 2006; Peterson *et al.*, 2011).

Os modelos gerados para as 5 melhores replicações foram melhores que ao acaso, apresentando AUC e TSS acima do valor de desempenho moderado. Ao final, os modelos foram fundidos em um modelo único, calculando o valor médio de cada métrica. Para a distribuição final das espécies, foram gerados mapas binários a partir do *Maximum test sensitivity (se) plus specificity (sp) logistic*, onde a especificidade e a sensibilidade são calculadas baseadas no limite de probabilidade para o qual sua soma é maximizada (Franklin, 2010).

Para verificar a importância e contribuição de cada variável ambiental nas previsões geradas, foi realizado o teste de *jackknife* executado através do *Maxent*.

RESULTADOS

Registros de ocorrência e variáveis bioclimáticas

Para a espécie *B. atrox*, foram registrados 1.474 pontos de ocorrência, distribuídos no Brasil entre os estados do Maranhão, Pará, Tocantins, Amazônia, Acre, Amapá, Roraima e Mato Grosso; além de demais localidades em países da América do Sul, como Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela, Colômbia, Peru e Bolívia (Figura 1). Para *B. marajoensis*, foram coletados cerca

de 471 pontos de ocorrência, com sua distribuição ficando restrita à baía da Ilha de Marajó e sua fronteira com o Maranhão (Figura 2).

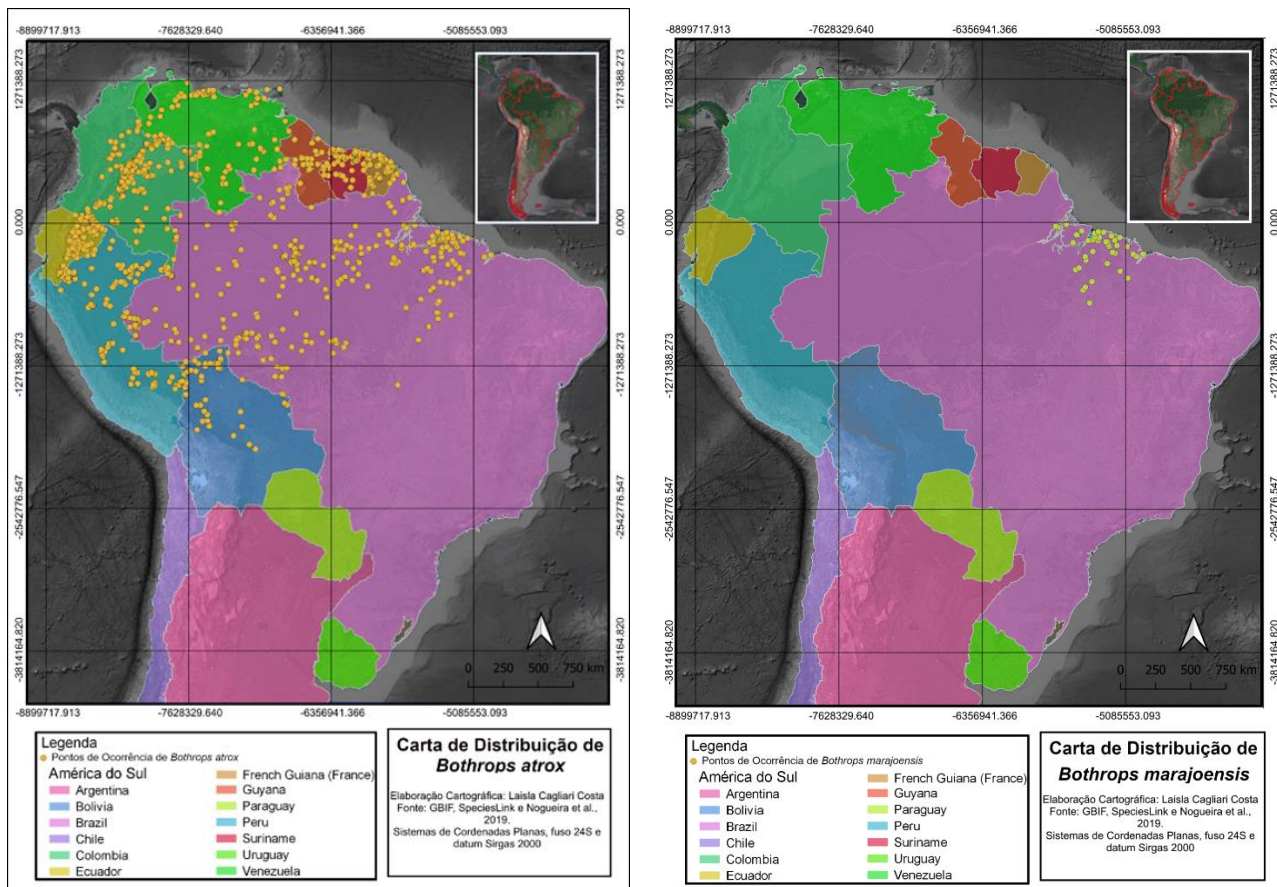


Figura 1: Pontos de Ocorrência de *Bothrops atrox* utilizados para a realização das análises do presente estudo, em função dos limites políticos geográficos sul-americanos.

Figura 2: Pontos de Ocorrência de *Bothrops marajoensis* utilizados para a realização das análises do presente estudo, em função dos limites políticos geográficos sul-americanos.

A Tabela 2 apresenta a relação das 3 variáveis bioclimáticas que mais contribuíram para a composição dos modelos de adequabilidade de nicho ecológicos gerados para *B. atrox* e *B. marajoensis* neste estudo.

Tabela 2: Resultado das 3 variáveis climáticas que mais contribuíram para a geração dos modelos de adequabilidade de nicho ecológico para *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Legenda: bio4 = Sazonalidade da Temperatura; bio13 = Precipitação do mês mais úmido; bio14 = Precipitação do mês mais seco; bio15 = Sazonalidade da precipitação.

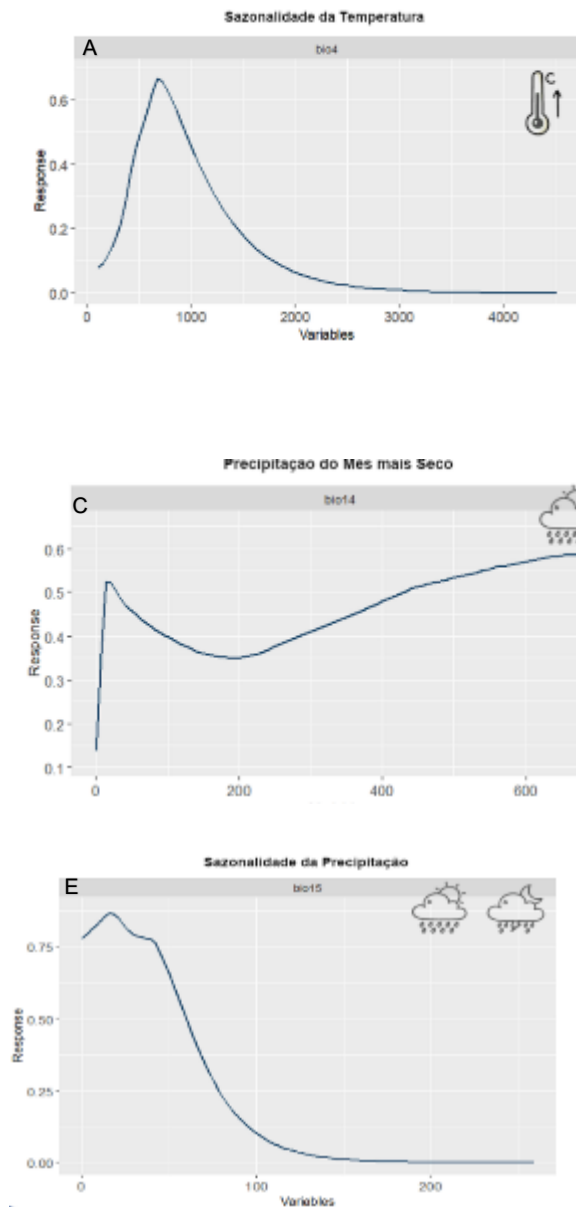
Variável	% de contribuição
<i>Bothrops atrox</i>	
bio4 - Sazonalidade temperatura	23,2%
bio14 – Precipitação/mês + seco	18,9%
bio15 – Sazonalidade precipitação	28,3%
<i>Bothrops marajoensis</i>	
bio4 - Sazonalidade temperatura	33,8%
bio13 – Precipitação/mês + úmido	21,2%
bio15 – Sazonalidade precipitação.	26%

As análises de adequabilidade realizadas para as duas espécies apresentaram duas mesmas variáveis bioclimáticas que mais contribuíram para a composição dos modelos gerados: bio4 – sazonalidade de temperatura e bio15 – sazonalidade de precipitação. Enquanto os valores de contribuição para bio 15 são muito similares, os valores da sazonalidade de temperatura são consideravelmente diferentes: ou seja, há uma diferença percentual de mais de 10% entre as duas espécies (Tabela 2). Ainda mais contrastantes na comparação entre as duas espécies foram as variáveis climáticas que não foram comuns às mesmas, aquelas identificadas dentre as três que mais contribuíram para o modelo de adequabilidades de cada uma das espécies. Estas foram as variáveis bio13 e bio 14, que se referem respectivamente à precipitação do mês mais úmido e precipitação do mês mais seco – diametralmente opostas em termos de adequabilidade ambiental, porém com valores percentuais similares de contribuição para o modelo de adequabilidade de cada uma das duas espécies. Estas similaridades, divergências e contrastes de características ambientais adequadas a cada uma das espécies, refletem a proximidade e, também, divergências entre as espécies e suas distribuições geográficas conhecidas.

Os modelos gerados para *B. atrox* previu uma melhor adequabilidade em temperaturas mais elevadas (bio4), porém, apresentou também uma resposta negativa quanto a variação exacerbada na sazonalidade da temperatura. Quanto a precipitação do mês mais seco (bio14), mostrou-se que variações exacerbadas podem afetar negativamente a adequabilidade da espécie. Com relação a sazonalidade da precipitação (bio15), houve uma resposta negativa a grandes variações de precipitação entre as estações (Figura 3).

Já o modelo de *B. marajoensis* previu uma melhor adequabilidade em temperaturas constantes quanto a sazonalidade, sem ocorrência de grandes variações entre as épocas do ano (bio4), além de uma considerável resposta à precipitação. A resposta para a precipitação do mês mais úmido (bio13) se mostrou benéfica com variações não muito exacerbadas. A resposta para sazonalidade da precipitação indicou uma constância quanto a resposta da espécie à variação da precipitação entre as épocas do ano, um fator relevante de adequabilidade para a espécie (bio15) (Figura 3).

Bothrops atrox



Bothrops marajoensis

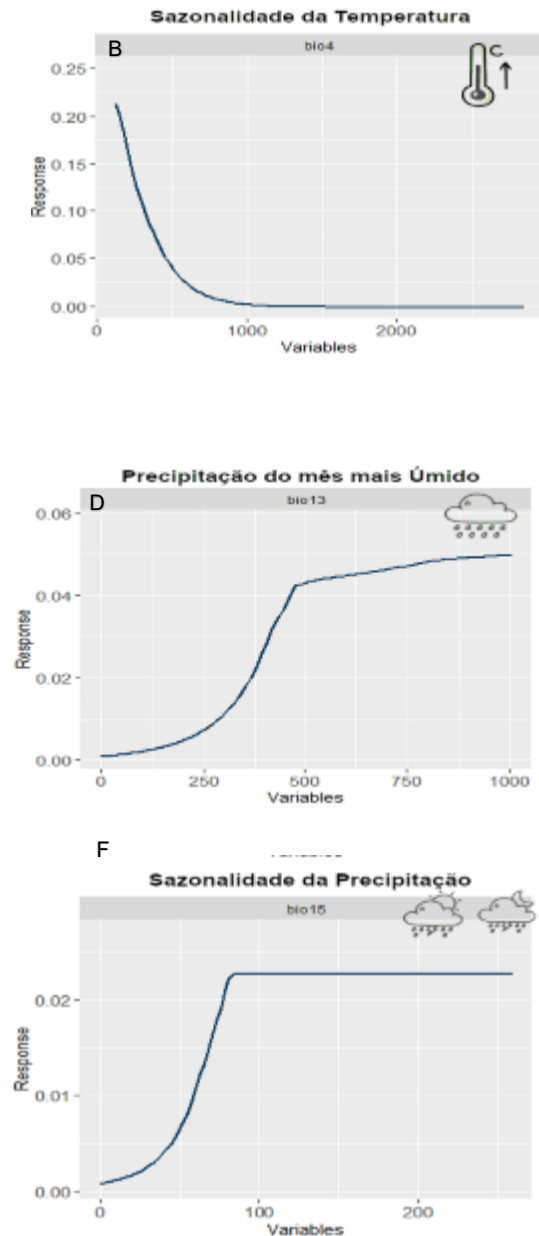


Figura 3: Curva de Resposta as variáveis bioclimáticas de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Pode-se notar que *B. atrox* apresenta uma resposta brusca a variações exacerbadas de temperatura e precipitação, aparentando possuir uma sensibilidade maior a mudanças nessas variáveis, quando comparado a *B. marajoensis* que, mesmo considerando os diferentes valores de respostas obtidas para cada variável, tende a estabilização em ao menos duas das variáveis selecionadas. Legenda: bio4: Sazonalidade da Temperatura; bio13: Precipitação do mês mais úmido, bio14: Precipitação do Mês mais Seco; bio15: Sazonalidade da Precipitação.

Modelagem de Nicho Ecológico

Os modelos gerados evidenciaram as áreas com potencial climático adequado para *B. atrox* e *B. marajoensis*, sendo, tanto os mapas de pontos-localidade quanto os modelos de nicho climático obtidos, semelhantes à distribuição atualmente reconhecida das espécies segundo o levantamento mais recente de Nogueira et al., 2019.

Para *B. atrox*, o modelo apresentou extensões de altíssima adequabilidade na porção norte e noroeste da América do Sul (Figura 6). Além disso, foi observado porções de alta e média adequabilidade na Planície Costeira e média a baixa adequabilidade em regiões do Planalto Central. As regiões que apresentaram melhores resultados quanto a adequabilidade para *B. atrox* foram a Planície Amazônica e Planalto das Guianas, se estendendo em manchas mais isoladas até o sopé dos Andes e posterior ao mesmo, em direção ao Oceano Pacífico, e na Planície do Pantanal.

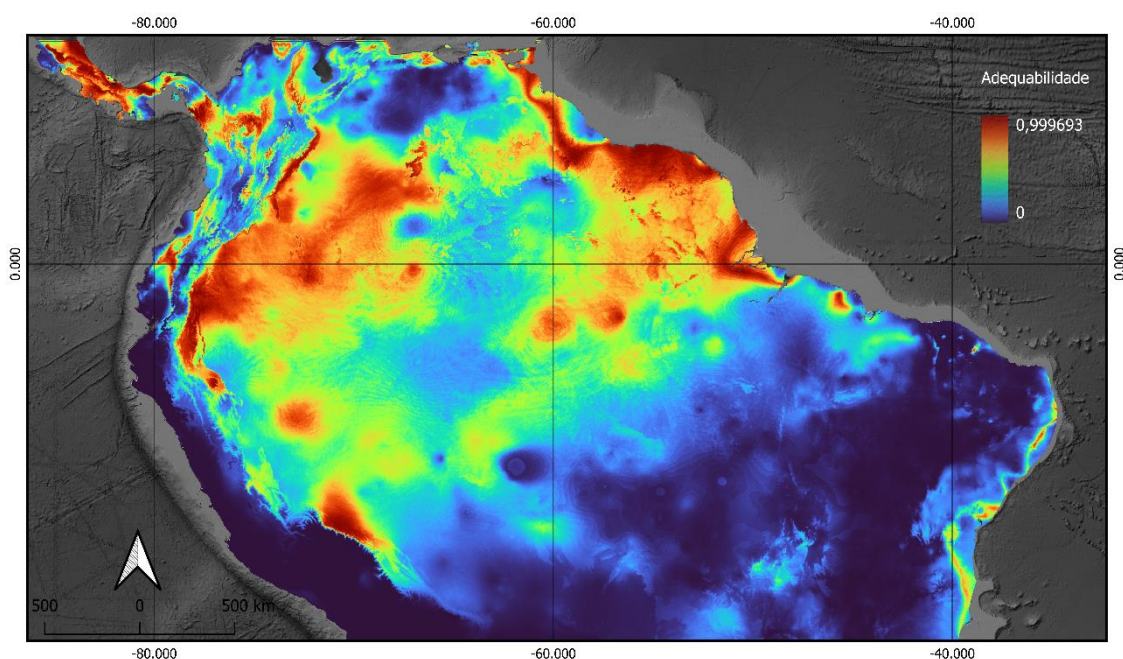


Figura 4: Mapa de adequabilidade de habitat gerado para *Bothrops atrox*. As áreas vermelhas indicam maior probabilidade da espécie ocorrer, enquanto áreas azuis escuras representam uma menor probabilidade de ocorrência dessa espécie.

Para *B. marajoensis*, o modelo apresentou regiões de alta adequabilidade principalmente na Planície Amazônica, próximo a foz do Rio Amazonas, e Planalto das Guianas (Figura 7).

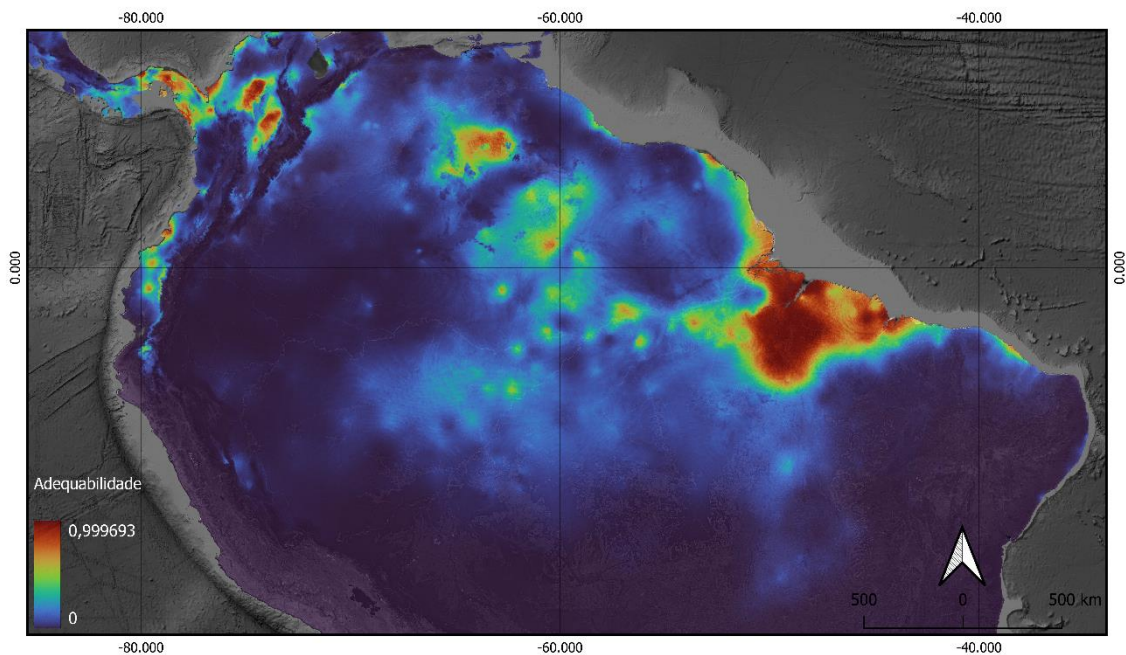


Figura 5: Mapa de adequabilidade de habitat gerado para *Bothrops marajoensis*. As áreas vermelhas indicam maior probabilidade da espécie ocorrer, enquanto áreas azuis escuras representam uma menor probabilidade de ocorrência dessa espécie.

As duas espécies demonstraram padrões de adequabilidade distintos, porém, ambas se sobrepõem em partes das porções central e noroeste da Amazônia.

Ambas as espécies obtiveram resultados significativos de adequabilidade para as regiões da Planície Amazônica e Planalto das Guianas. *Bothrops atrox*, mostrou-se plástica quanto a adequabilidade, com projeções para a Planície Costeira. Além disso, a adequabilidade das espécies para a Planície Amazônica e Planalto das Guianas também mostraram certa congruência com os principais cursos hídricos da região (Figuras 8).

Bothrops marajoensis mostrou uma adequabilidade relativamente aproximada com a distribuição atual encontrada para a espécie. Além disso, mostraram-se adequadas, porções restritas da Planície Amazônica, do Planalto das Guianas e pós Andinas, voltadas para o pacífico.

Modelos binários foram gerados para ambas, sendo: 1 – áreas onde a espécie definitivamente pode ocorrer de acordo com as variáveis climáticas extraídas; e 0 – áreas onde a espécie definitivamente não pode ocorrer, segundo critérios das mesmas variáveis. Os resultados observados se mostram em razoável concordância com a atual distribuição de *B. atrox* e *B. marajoensis*

O modelo binário gerado para *B.atrox* denota uma incongruência com a ocorrência da espécie em território amazônico. Apesar da projeção apontar probabilidade de ausência na porção central da Planície Amazônica, essa espécie ocorre em tal região. Para *B. marajoensis*, o modelo binário mostrou-se fiel às áreas de ocorrência real da espécie (onde houve coleta) e projetou áreas de condições ótimas para a ocupação da espécie próximo a foz do Rio Amazonas e em restritas porções da área central da planície Amazônica e do Planalto das Guianas. Ao sobrepor os modelos para ambas as espécies, é possível observar diversas áreas de sobreposição entre as duas espécies. Tal fato é um indicativo de que as áreas em sobreposição podem possuir fatores propícios para a ocupação das duas espécies estudadas (Figura 10).

Os produtos gerados mostram áreas semelhantes quanto a probabilidade de ocorrência entre as duas espécies em regiões da Planície Amazônica e Planalto das Guianas, sendo a simpatria dessas espécies já conhecida na região da Baía da Ilha de Marajó (Nogueira et. al., 2019).

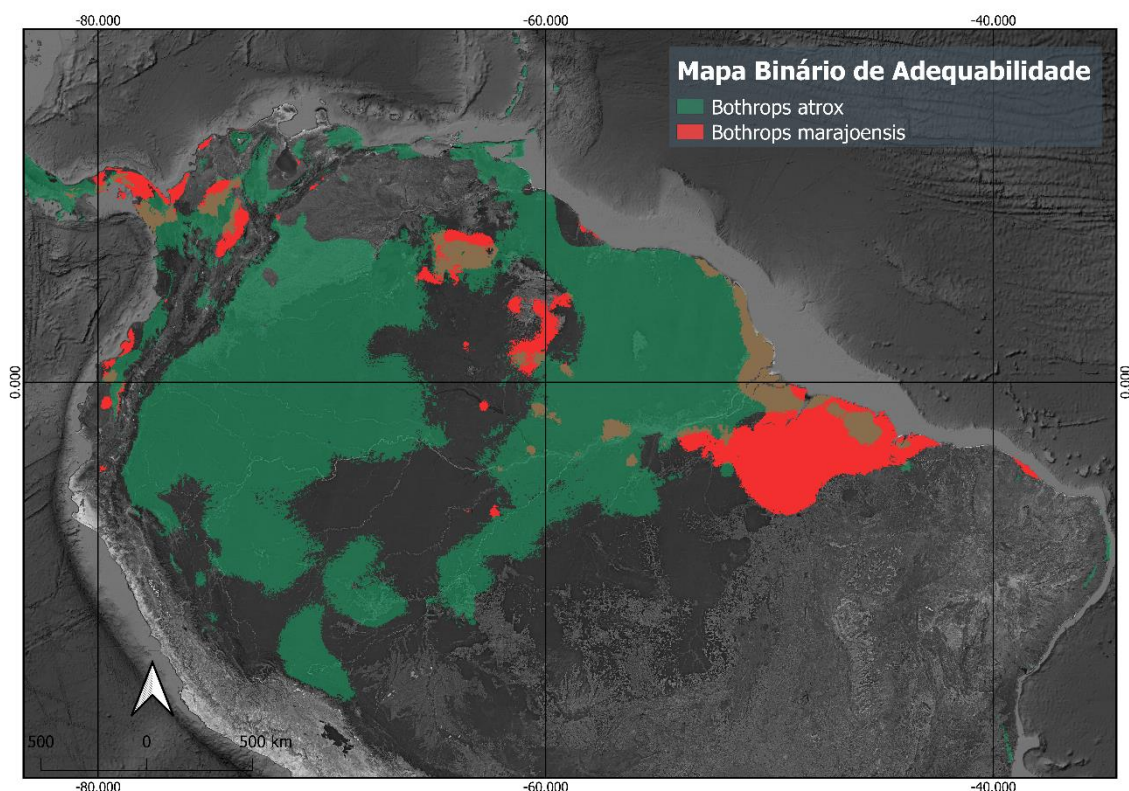


Figura 6: Mapa binários de adequabilidade climática gerados para *Bothrops atrox* (verde) e *Bothrops marajoensis* (vermelho). O modelo binário projetou uma probabilidade de distribuição para grande parte da Planície Amazônica, exceto a região central, Planalto das Guianas e Planície Costeira. Além disso, foi projetada condições ideais para ocorrência da espécie em porções da América Central e posteriores aos Andes.

DISCUSSÃO

Neste estudo, identificamos que as espécies *B. atrox* e *B. marajoensis* possuem discrepâncias claras quanto ao nicho ecológico ocupado. No entanto, apesar das divergências, observamos porções da Planície Amazônica e Planalto das Guianas onde a adequabilidade das duas espécies se sobrepõe.

Os resultados mostram também que as espécies são positivamente afetadas por climas quentes e úmidos, onde a variação de temperatura se mantém relativamente estável durante as estações (Figura 3-A, 3-B, 3-E e 3-F). Apesar disso, *B. atrox* e *B. marajoensis*, apresentam diferenças drásticas em relação as respostas para as variáveis selecionadas.

Bothrops atrox, quando em contraste com *Bothrops marajoensis*, se mostra mais sensível às variações sazonais de temperatura e precipitação, reagindo de forma brusca e negativa a variações exacerbantes nessas variáveis (Figura 3-A e 3-E), exceto com relação à precipitação no período mais seco, onde a resposta, também drástica, passa a ser positiva a partir de determinado ponto (Figura 3-C) para *B. atrox*. *Bothrops marajoensis* reage a essas variações de forma relativamente mais estável às nuances de precipitação a partir de um certo limite, porém, mantendo uma sensibilidade exacerbada com relação a altas variações na temperatura. Para *B. atrox*, é benéfico para a espécie um certo grau de variação, tendo a espécie reações negativas a variações muito baixas e muito altas de temperatura. As respostas encontradas para ambas as espécies em relação a temperatura possuem uma importância bem documentada, já que a temperatura, dada a ectotermalidade comumente associada à répteis, já provou ser um fator de grande influência para reprodutividade sazonal e distribuição de *B. atrox* e *B. marajoensis* (Melo-Araújo et. al, 2022; Oliveira & Martins, 2001; Silva et al., 2019). Um dos contrastes mais marcantes observados entre as duas espécies, no que se refere às três variáveis bioclimáticas que mais contribuíram para a composição dos modelos de adequabilidade de nicho ecológicos, está na sazonalidade de precipitação (bio15). Esta variável foi considerada uma das três, dentre as 19 inicialmente consideradas, como mais adequadas para explicar a distribuição de ambas as espécies. A porcentagem de contribuição dessa variável, para os modelos gerados, foi de 28,3% para *B. atrox* e 26% para *B. marajoensis* (Tabela 2), denotando a influência similar que a variável exerce

sobre ambas as espécies. No entanto, pela observação e contraste das curvas dos gráficos de resultado para as duas espécies, estas foram completamente antagônicas (Figura 3-E e 3-F). Tal antagonismo fica bastante explícito ao sobrepormos as curvas de respostas, ao passo que *B. marajoensis* tende a estabilização enquanto *B. atrox* reage negativamente a variações exacerbadas dessa variável (Figura 12). Esta diferença poderia ser melhor investigada em termos da história natural e ecologia das espécies, já que ambas se sobrepõem em parte da área de ocorrência.

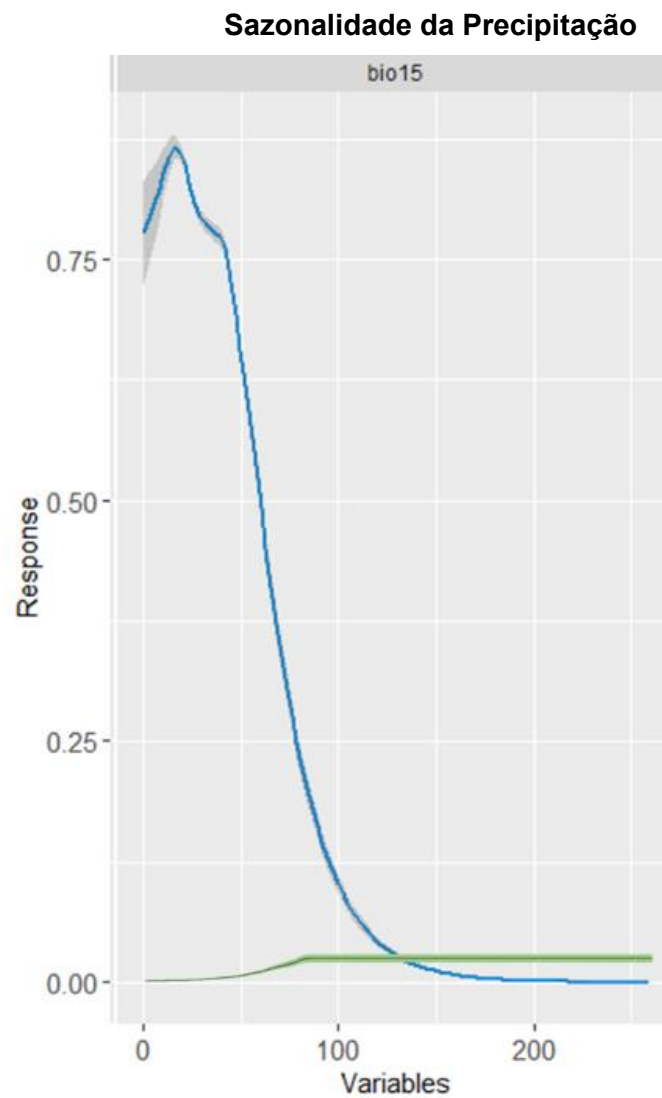


Figura 7: Sobreposição das curvas de resposta em relação a Sazonalidade da Precipitação (bio15) de *Bothrops atrox* e *Bothrops marajoensis*. Percebe-se o antagonismo quanto as respostas obtidas para cada espécie, ao passo que *B. marajoensis* tende a estabilização e *B. atrox* reage negativamente a exacerbadas variações na Sazonalidade da Precipitação. **Legenda:** Linha Azul: Curva de Respostas de *Bothrops atrox*; Linha Verde: Curva de Respostas de *Bothrops marajoensis*.

Tais diferenças nas respostas observadas para *B. atrox* e *B. marajoensis*, podem ser influenciadas pela enorme variância encontrada na distribuição dessas espécies. Cunha & Nascimento (1993) denotam que, além de sua enorme extensão de ocorrência, *B. atrox* possui alta variação no padrão de foliose e no padrão cromático, tanto em intrapopulações quanto em populações afastadas, tornando possível a existência de subespécies em sua área de ocorrência. Tal suspeita também é corroborada por Gibbs et al. (2018) e Werman (2005) ao afirmarem que *B. atrox* consiste em um complexo de formas diferenciadas. Dessa forma, o estudo desta espécie a nível populacional pode vir a gerar resultados mais estáveis quanto as respostas em função das variáveis bioclimáticas estudadas.

Foi observado em estudos anteriores que espécies que possuem amplas distribuições, como é o caso de *B. atrox*, e espécies que possuem distribuição restrita, como *B. marajoensis*, estão sujeitas a diferentes pressões seletivas e que, embora haja um bom conhecimento sobre a diversidade e distribuição geográfica sobre o complexo *Bothrops atrox*, estudos sobre padrões de distribuição geográfica sobre essa linhagem precisam ser explorados (Antunes, 2012).

Em quesito de ocupação de habitat, *B. atrox* e *B. marajoensis* são simpátricas, compartilhando, até certo ponto, a mesma distribuição (Figuras 5 e 6). Wellyngton (2018), visando entender os padrões de distribuição e evolução de nichos climáticos dos gêneros *Bothrops* e *Bothrocophias*, indicou que *B. atrox*, mesmo possuindo hábitos de ocupação de habitat relativamente generalistas, demonstra uma maior associação com as bacias hidrográficas amazônicas, bem como os limites leste e oeste da América do Sul. Tal achado, corrobora os resultados encontrados neste estudo, onde a adequabilidade encontrada para *B. atrox*, também se manteve em consonância com a hidrografia da planície amazônica (Figura 9).

Ayala (2018) estimou a ocupação de nichos climáticos de 26 espécies de viperídeos incluindo *B. marajoensis* e *B. atrox*, onde foi destacado adequabilidade elevada para *B. atrox* próximo aos grandes rios e áreas de florestas alagáveis, corroborando os resultados encontrados neste estudo (Figura 8). Em adendo, Melo-Araújo et al. (2022), através de análises de modelos

de distribuição de espécies, previu um nicho adequado para *B. marajoensis* nas regiões amazônicas do Maranhão e em porções do Cerrado, no extremo sul do estado, onde ainda não há registro desta espécie. Em ambos os levantamentos, a adequabilidade desta espécie se manteve restrita a região da Baía de Marajó e Maranhão, e corroboram a adequabilidade encontrada para *B. marajoensis* neste estudo.

Historicamente, *B. atrox* e *B. marajoensis*, dada sua simpatria e similaridade morfológica são alvos de diversas discussões. *Bothrops marajoensis* foi descrita por Hoge (1966) através de um exemplar adulto macho, proveniente de Severino, Ilha de Marajó, cujo holótipo da espécie foi descrito destacando a suas fortes cores e uma mancha na escama pós ocular que formava um gancho atrás do canto do lábio. Essa diferenciação morfológica foi amplamente discutida por Cunha & Nascimento (1975, 1978, 1982b, 1993), que realizaram diversos questionamentos quanto ao *status* da espécie, sugerindo a sinonimização da espécie com *B. atrox*. Tais questionamentos quanto a morfologia de *B. atrox* são reforçadas com as constantes discussões taxonômicas que cercam outras espécies possivelmente sinônimas de *B. atrox* e que, portanto, não se restringem somente à associação com *B. marajoensis*. *Bothrops atrox* já foi alvo de discussão quanto a coespecificidade em relação a diversas espécies sul-americanas de Crotalinae, podendo serem citadas *Bothrops asper*, *Bothrops colombiensis* e *Bothrops isabelae* (Nascimento, 2014), sendo as duas últimas já consideradas por muitos pesquisadores como sinônimos de *B. atrox*. Quanto a relação existente entre *B. atrox* e *B. marajoensis*, estudos de reconstrução filogenéticas, baseando-se em dados morfológicos e moleculares, observaram uma alta associação entre exemplares de ambas as espécies do baixo Rio Amazonas através de estudos de reconstrução filogenética (Nascimento, 2014; Salomão et al., 1999, Wüster & Salomão, 1999).

Alguns autores sugerem que a evolução de nichos ecológicos acontece de forma mais lenta que processos de especiação e, portanto, espécies intimamente relacionadas podem acabar por compartilhar dos mesmos parâmetros ecológicos (Holt & Gaines, 1992; Peterson et al., 1999; Kozak & Wiens, 2006; Martínez-Gordillo et al., 2010; Prinzing et al., 2001). Os resultados deste estudo corroboram essas suposições, onde foi possível observar, além de uma

interpolação nas projeções dos nichos ecológicos de *B. atrox* e *B. marajoensis*, uma semelhança com as variáveis climáticas que mais influenciaram os modelos gerados. No entanto, ao menos em relação a uma destas variáveis – sazonalidade de precipitação – há uma nítida discrepância entre as duas espécies. O que merece maior atenção em estudos posteriores sobre a relação da adequabilidade de nicho ecológico de cada espécie com aspectos de sua história natural, levando em consideração a dinâmica ambiental da área geográfica que ocupam.

Grande parte dos argumentos em relação à conceitos “ecológicos” de espécies se baseiam na diferenciação do nicho ecológico, porém muitos estudos demonstraram a eventos de especiação sem divergência ecológica (Peterson et al., 1999; Kozak e Wiens, 2006). Diversos estudos atestam a íntima relação morfológica, taxonômica e filogenética existente entre as espécies estudadas (Antunes, 2012; Carrasco et al., 2012; Hamdan et al., 2019; Nascimento, 2014; Wüster et al., 1999; Wüster et al., 2002). Neste contexto, estudos que evidenciem as relações das espécies com seus nichos ecológicos podem vir a ser poderosas ferramentas para subsidiar discussões sobre os limites taxonômicos e biogeográficos entre *B. atrox* e *B. marajoensis*.

CONCLUSÃO

Bothrops atrox e *Bothrops marajoensis* são espécies irmãs que se sobrepõem de forma parcial geograficamente e possuem semelhanças tanto morfológicas quanto aos requisitos climáticos relevantes que explicam sua distribuição, de acordo com os modelos de nicho ecológicos gerados por este estudo. Esses dados, em conjunto, podem estar relacionados à eventos de especiação recentes entre as duas populações ou, até mesmo, uma coespecificidade entre as espécies.

Tanto *B. atrox* quanto *B. marajoensis* demonstraram perda de adequabilidade com variações exacerbadas de temperatura sazonais. Contudo, *B. atrox* demonstrou uma perda de adequabilidade maior com variações acentuadas no

regime de precipitações quando comparado a *B. marajoensis* que se mostrou mais estável a essas nuances.

Bothrops atrox possui uma alta adequabilidade com variadas formas de relevo sul-americanos, evidenciando sua plasticidade quanto a ocupação de habitats. Enquanto isso, *B. marajoensis* demonstrou possuir uma zona de ocupação e adequabilidade mais restrita, porém, ainda assim, maior do que sua distribuição conhecida atualmente. Além disso, é evidente a necessidade de se explorar as respostas de ambas as espécies em função de variáveis bioclimáticas. No entanto, por *B. atrox* se tratar de um possível complexo por si só, dada a sua grande variação, tanto em folidose como em padrão cromático, estudos delimitados a nível populacional podem gerar resultados mais representativos com relação a distribuição atualmente reconhecida para a espécie.

Sendo assim, o desenvolvimento de estudos de espécies como as que compõe o clado *atrox* são fundamentais para melhor compreender o limite específico entre espécies intimamente relacionadas que compartilham desde distribuições geográficas em comum, caracteres morfológicos similares, quanto nichos ecológicos semelhantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alberto Barros, V. (n.d.). Universidade Estadual Paulista Instituto De Biociências, Letras E Ciências Exatas São José Do Rio Preto-Sp Programa De Pós-Graduação Em Biologia Animal.

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(6), 1223-1232.

Arantes, B., & Bueno, A. (2012). Universidade Federal De Uberlândia Instituto De Biologia Programa De Pós-Graduação Em Ecologia E Conservação De Recursos Naturais Modelagem De Nicho Ecológico Aplicada À Conservação Do Pato-Mergulhão (*Mergus octosetaceus*, Vieillot, 1817) No Brasil.

Ayala, W. E. (2018). Evolução de nichos e os efeitos de mudanças climáticas na distribuição e padrões de diversidade de serpentes Crotalinae (*Bothrops* e *Bothrocophias*, Squamata, Viperidae).

Borges SH, Da Silva JMC (2012) A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. *Wilson J Ornithol* 124(1):15–23

Costa, H., Guedes, T., & Bérnills, R. S. (2021). Lista de répteis do Brasil: padrões e tendências Checklist of Brazilian reptiles View project Macroecology and Biogeography of Tropical Vertebrates View project. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5838950>

Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (1989). The venomous reptiles of Latin America. London, UK: Comstock.

Campbell, J. A., & Lamar, W. W. (2004). The venomous reptiles of the Western Hemisphere. Comstock Pub. Associates.

Carrasco, P. A., Mattoni, C. I., Leynaud, G. C., & Scrocchi, G. J. (2012). Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 41(2), 109–124. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00511.x>

Colombo De Mendonça, G. (n.d.). Universidade Federal Do Espírito Santo Centro De Ciências Humanas E Naturais Programa De Pós-Graduação Em Ciências Biológicas O papel das mudanças climáticas no passado, presente e futuro de roedores montanos (*Juliomys* spp.).

Cunha, O. R., & Nascimento, P. F. (1993). Ofídios da Amazônia. As Cobras da Região Leste do Pará.

de Fraga, R., Magnusson, W. E., Abrahão, C. R., Sanaiotti, T., & Lima, A. P. (2013). Habitat selection by bothrops atrox (Serpentes: Viperidae) in central Amazonia, Brazil. *Copeia*, 4, 684–690. <https://doi.org/10.1643/CE-11-098>

Folguera, A., Orts, D., Spagnuolo, M., Vera, E. R., Sagripanti, L., Ramos, M. E., & Ramos, V. A. (2011). A review of Late Cretaceous to Quaternary palaeogeography of the southern Andes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 250–268. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01687.x>

Franklin, J (2010). Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

Gibbs, H. L., Sovic, M., Amazonas, D., Chalkidis, H., Salazar-Valenzuela, D., & Moura-Da-Silva, A. M. (2018). Recent lineage diversification in a venomous snake through dispersal across the Amazon River. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 123). <https://academic.oup.com/biolinnean/article-abstract/123/3/651/4840585>

Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigaray, S., & Bonatto, S. L. (2006). Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): Past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, 15(13), 3969–3982. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03057.x>

GREENE, H.W. (1992) The ecological and behavioral context of pitviper evolution. In: CAMPBELL, J.A., BRODIE JR., E.D. (eds). *Biology of the Pitvipers*. Texas: Selva, p. 107-118.

Haffer, J. (2008). Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 917–947. <https://doi.org/10.1126/science.215.4538.1351>

Hamdan, B., Guedes, T. B., Carrasco, P. A., & Melville, J. (2020). A complex biogeographic history of diversification in Neotropical lancehead pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta*, 49(2), 145–158. <https://doi.org/10.1111/zsc.12398>

HOGUE, A.R. (1966) Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes, Viperidae). *Memórias do Instituto Butantan*, v. 32, p. 109-184.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science*, 330, 927–931. <https://doi.org/10.1126/science/1194585>

Lira-da-Silva, R.M., Mise, Y.F., Casais-e-Silva, L.L., Ulloa, J., Hamdan, B., Brazil, T.K. (2009). Serpentes de importância médica do nordeste do Brasil. *Gaz. Med. Bahia* 79,7–20.

Machado, A. F., Nunes, M. S., Silva, C. R., dos Santos, M. A., Farias, I. P., da Silva, M. N. F., & Anciães, M. (2019). Integrating phylogeography and ecological

niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evolutionary Ecology*, 33(1), 111–148. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09968-1>

Marques, O.A.V., Eterovic, A., Endo, W. (2001): Seasonal activity of snakes in the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Amph.-Rept.* 22: 103-111.

MARTÍNEZ-GORDILLO, D.; ROJAS-SOTO, A; ESPINOSA DE LOS MONTEROS, A. Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology*, [S. l.], v. 23, n. 2, 13 jan. 2010. *J. Evol. Biol.*, p. 259-270. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01897.x>.

MARTINS, M., MARQUES, O.A.V., & SAZIMA, I. (2002) Ecological and phylogenetic correlates of feeding habits in Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops*, p. 307–328. In: *Biology of the Vipers*. G. W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas, and H. W. Greene (eds.). Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

Morales, NS, Fernández, IC & Baca-González, V (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 5, e3093.

Naimi, B (2013). *Usdm: Uncertainty analysis for species distribution models*. Version 1.1-12. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/usdm/index.html>.

Nascimento, D. S. (2014). FILOGENIA MOLECULAR DE SERPENTES NEOTROPICAIS DO GRUPO *BOTHROPS ATROX* (LINNAEUS, 1758) (VIPERIDAE: CROTALINAE).

Nogueira, C.C., et al., (2019). Atlas of Brazilian snakes: verified point-locality maps to mitigate the wallacean shortfall in a megadiverse snake fauna. *South Am J Herpetol.* 14 (Special Issue 1), 1–274. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-19-00120.1>.

OLIVEIRA, M. E. & MARTINS, M. (2001) When and where to find a Pitviper: Activity patterns and habitat use of the lancehead, *Bothrops atrox* in central Amazonia, Brasil. *Herpetological Natural History*, v. 8, n. 2, p.101-110.

Pearson, RG, Raxworthy, CJ, Nakamura, M & Townsend Peterson, A (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117.

Peterson, AT, Soberón, J, Pearson, RG, Anderson, RP, Martínez-Meyer, E, Nakamura, M & Araújo, MB (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49) Vol. 49*. Princeton University Press.

Phillips, SJ, Anderson, RP & Schapire, RE (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259.

R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. R version 4.3.0

Wüster W., Thorpe R.S, Puerto G., & BBBSP. (1996). Systematics Of the *Bothrops atrox* Complex (Reptilia: Serpentes: Viperidae) In Brazil: A Multivariate Analysis. *Herpetologica*, 52(2), 263–271.